

BACHELORSCHRIJF

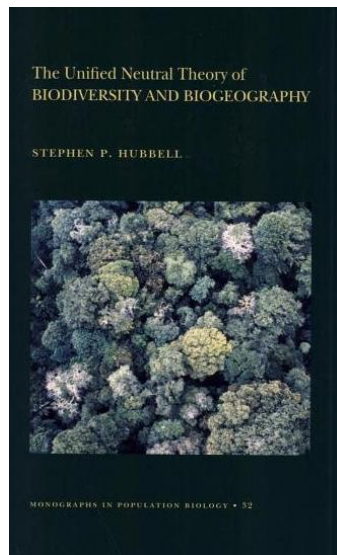
De Verenigde Neutrale Theorie voor Biodiversiteit en Biogeografie

Auteur:

Lexmy van den Boogaard

Begeleider:

Bob Planqué



Juni 2010

Inhoudsopgave

Inleiding	5
1 Eerdere theorieën	7
1.1 Fishers logaritmische reeks	7
1.2 Prestons lognormale verdeling	10
1.3 MacArthurs gebroken-stok hypothese	11
1.4 Discussie	12
2 De neutrale theorie	15
2.1 Dynamica van lokale gemeenschappen	16
2.1.1 De geïsoleerde gemeenschap	16
2.1.2 De gemeenschap met immigratie	18
2.1.3 Het geval voor $D > 1$	25
2.2 Dynamica van metagemeenschappen	27
2.3 De vereniging van de neutrale theorie	29
2.4 Resultaten van de neutrale theorie	30
3 Een alternatief model	35
3.1 Stochastische niche theorie van David Tilman	36
3.2 Simulatie van het samenstellen van een gemeenschap	40
3.2.1 Resultaten	40
3.2.2 Algemene kenmerken van stochastische samenstelling .	41
4 Discussie	47
Nawoord	49

Inleiding

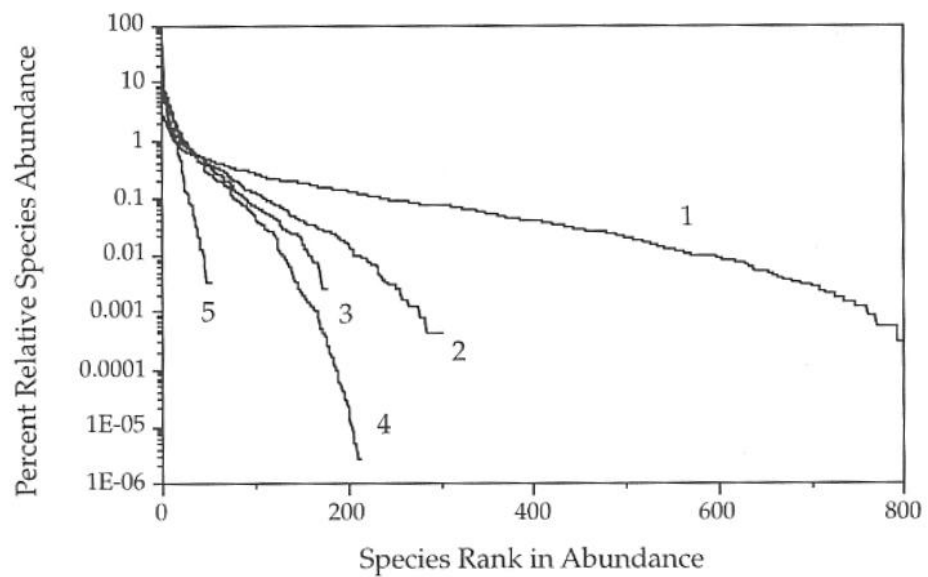
De neutrale theorie voor biodiversiteit en biogeografie is een nieuwe algemene theorie voor biodiversiteit in een geografische context, bedacht door Stephen P. Hubbell. Het is bedoeld om de rijkdom aan soorten (diversiteit) en de relatieve abundantie¹ van soorten in ecologische gemeenschappen in ruimte en tijd te verklaren. Hierbij heeft Hubbell zich vooral op planten gericht, maar de theorie is algemeen toepasbaar op willekeurige soorten organismen. Met de rijkdom aan soorten wordt het totaal aantal soorten bedoeld in een aangewezen ruimte op een gegeven tijd en de relatieve abundantie van soorten wijst naar hun voorkomen en zeldzaamheid. Neutraliteit is gedefinieerd als de per capita ecologische equivalentie tussen alle individuen van alle soorten in een gegeven trofisch² gedefinieerde gemeenschap.

Het belangrijkste doel van deze scriptie is om de totstandkoming van Hubbells neutrale theorie uit te leggen. Deze theorie is het resultaat van de speurtocht naar een mechanistische theorie om de relatieve abundantie van individuele soorten te voorspellen, zodat diversiteitspatronen kunnen worden uitgelegd. Neem als voorbeeld Figuur 1. Hier zien we patronen van relatieve abundanties van soorten in een diverse collectie van ecologische gemeenschappen. Elke lijn is een plot van het percentage relatieve abundantie van soorten op de y-as (logaritmisch getransformeerd) tegen de rangorde van de abundantie van soorten op de x-as. De meest voorkomende soort heeft de laagste rangorde (1) en hoe hoger de rangorde hoe zeldzamer de soort. Ondanks dat de curven in veel opzichten van elkaar verschillen, hebben ze wel allemaal dezelfde S-vorm. Dit suggereert dat er een algemene theoretische verklaring voor al deze curven is en dat er een mechanistische theorie te vinden is die deze relatieve abundantie van de individuele soorten in elk van de verdelingen accuraat voorspelt.

Voor de opbouw van deze scriptie zal ik beginnen met het bespreken van een aantal eerdere theorieën. Vervolgens wordt stap voor stap Hubbells neutrale theorie uitgelegd met bijbehorende resultaten. Ook bespreek ik een

¹In de ecologie: de talrijkheid van voorkomen van een (planten)soort op een bepaalde oppervlakte.

²Een trofisch niveau is een groep organismen gekenmerkt door het type voedsel, waarbij het hoogste niveau bovenaan de voedselketen staat en wordt gegeten door het tweede niveau enzovoorts.



Figuur 1: Dominantie-diversiteitscurve: patronen van relatieve soorten abundantie in een diverse collectie van ecologische gemeenschappen.

alternatief model, van David Tilman, dat gebaseerd is op andere aannames, maar merkwaardig genoeg wel dezelfde soort dominantie-diversiteitscurven voorspelt als de neutrale theorie. Ter afsluiting volgt een korte discussie over de vraag welke theorie het beste biodiversiteit kan verklaren.

Hoofdstuk 1

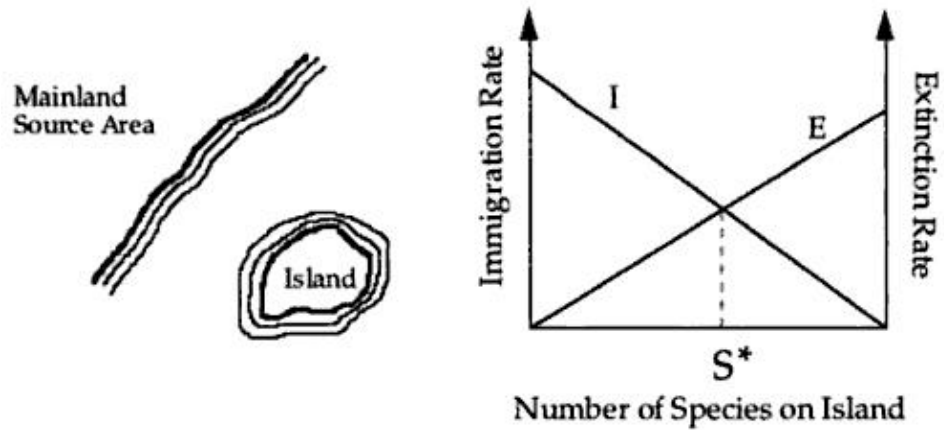
Eerdere theorieën

Al lang voordat Hubbell met zijn neutrale theorie kwam, werd er nagedacht over biogeografie en biodiversiteit. Bekende Griekse filosofen waren destijds al bezig met de vraag waarom bepaalde soorten in sommige gebieden wel en in andere gebieden niet voorkwamen. In de loop van de tijd zijn er allerlei verschillende theorieën bedacht die de vragen omtrent de biogeografie trachten te verklaren.

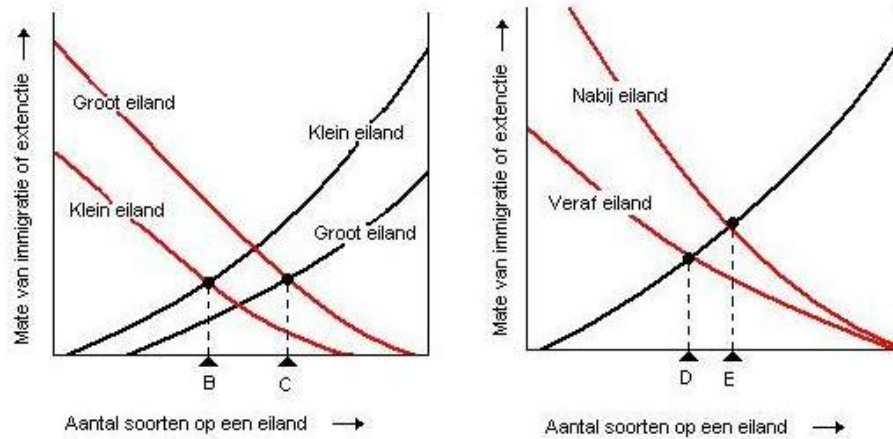
Een hele bekende theorie is die van de eilandbiogeografie, bedacht door Robert H. MacArthur en Edward O. Wilson. In 1967 werd hun boek *The Theory of Island Biogeography* gepubliceerd, waarin een verband werd gelegd tussen de biodiversiteit van een eiland en de combinatie van de oppervlakte van dat eiland en de afstand tot het vasteland. Het aantal soorten wordt volgens de theorie bepaald door het uitsterven en de immigratie van soorten (zie Figuur 1.1). Een grotere oppervlakte en een kleinere afstand tot het vasteland zorgen beiden voor een hogere biodiversiteit (zie Figuur 1.2). Toch ontbreekt er iets heel belangrijks in de theorie van eilandbiogeografie van MacArthur en Wilson: de relatieve abundantie van soorten. Dit is verrassend, aangezien er weinig andere algemene aspecten over ecologische gemeenschappen zoveel theoretische en empirische aandacht hebben gekregen als de relatieve abundantie. De eerste theorieën die zich wel richtten op de relatieve soorten abundantie waren inductief en gebaseerd op fittingen van statistische verdelingen zonder onderliggende ecologische theorie. De bekendste voorbeelden hiervan zijn Fishers logaritmische reeks en Prestons lognormale verdeling, die ik nu beiden zal bespreken.

1.1 Fishers logaritmische reeks

Neem een steekproef van N individuen. Fisher nam aan dat het verwachte aantal individuen van elke aanwezige soort een Poisson verdeling volgt. Dus de verdeling voor de abundantie n van een willekeurig gegeven soort is de Poisson verdeling $P_m(n) = e^{-m} m^n / n!$ met m de verwachte abundantie van



Figuur 1.1: MacArthur en Wilsons bekende evenwichtshypothese die het aantal soorten op eilanden verklaart als een dynamisch evenwicht tussen de immigratiesnelheid van nieuwe soorten op het eiland en de uitstervingsnelheid van soorten die al op het eiland leefden. I = immigratiesnelheid; E = uitstervingsnelheid.



Figuur 1.2: Uitbreiding van de standaard evenwichtshypothese. De effecten van de afstand van het eiland tot het vasteland en de grootte van het eiland op de immigratie- en uitstervingsnelheid zijn gelijk voor alle soorten.

deze soort. Vervolgens veronderstelde hij dat de kans dat een willekeurig gekozen soort een verwachte abundantie m heeft, gegeven wordt door de gamma verdeling $p_{k,a}(m) = \alpha^k m^{k-1} e^{-\alpha m} / \Gamma(k)$ met $\Gamma(k) = (k-1)!$ voor $k \geq 0$. Het aantal soorten met n individuen kan dan worden verkregen door

$$F_{k,a}(n) = \int_0^\infty p_{k,a}(m) P_m(n) dm.$$

Deze uitdrukking heeft een gesloten vorm en verwijst naar de bij nul afgeknotte negatief-binomiale verdeling

$$F_{k,a}(n) = \frac{1}{1 - (1-x)^k} \frac{\Gamma(k+n)}{\Gamma(k)n!} x^n (1-x)^k, \text{ voor } n > 0,$$

met $x = 1/(1+\alpha)$. De eerste factor aan de rechterkant is te wijten aan het feit dat het aantal soorten met geen enkel individu $F_{k,a}(0)$ een niet observeerbaar getal is. Vandaar dat de som $\sum_{n=1} F_{k,a}(n)$ moet sommeren tot S en niet $\sum_{n=0} F_{k,a}(n)$. Vervolgens nam Fisher aan dat de parameter k in de buurt van nul zou zitten en daarmee vond hij dat

$$F_\alpha(n) \approx \alpha \frac{x^n}{n}, \text{ voor } n > 0.$$

Dit is de logaritmische reeks. Hierbij is α een maat voor diversiteit, die in de verwachting gelijk is aan het aantal soorten dat uit één individu bestaat, gedeeld door x . Alle termen bij elkaar opgeteld geeft het totaal aantal soorten S , dus

$$S = \sum_{n=1}^{\infty} \alpha x^n / n = \alpha \ln \left(\frac{1}{1-x} \right),$$

en het totaal aantal individuen N in de collectie wordt gegeven door

$$N = \sum_{n=1}^{\infty} n \alpha x^n / n = \sum_{n=1}^{\infty} \alpha x^n = \alpha x \sum_{n=0}^{\infty} x^n = \alpha x / (1-x).$$

Als we x uit deze twee vergelijkingen elimineren, krijgen we

$$S = \alpha \ln \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right).$$

De enige overgebleven parameter α is bekend als Fishers α en relateert het aantal soorten in een steekproef aan het aantal individuen in de steekproef. Het wordt veelal gebruikt als maat voor diversiteit van soorten in collecties, omdat het onafhankelijk is van de steekproefgrootte.

1.2 Prestons lognormale verdeling

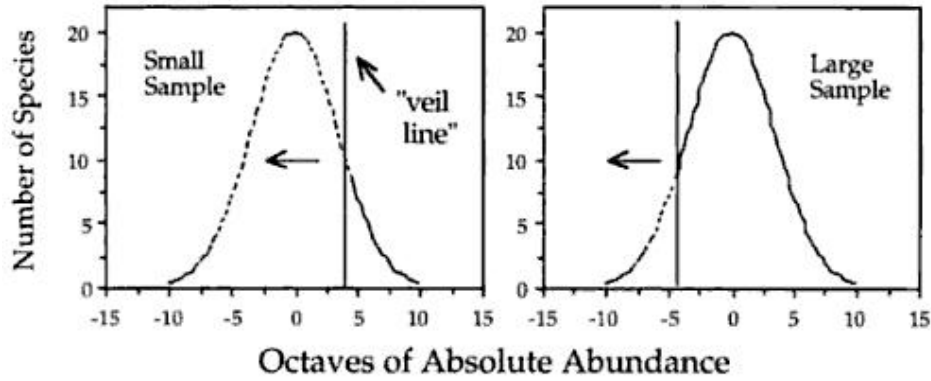
Preston had echter kritiek op Fishers logaritmische reeks, omdat het altijd voorspelt dat de soorten met de minste individuen samen de grootste abundantieklasse vormen. Dit was in tegenspraak met data die hij had verzameld. Volgens hem zou de relatieve abundantie verdeling meer klokvormig moeten zijn, zodat er meer soorten zijn die een gemiddelde abundantie hebben dan dat er hele zeldzame soorten zijn. Uiteindelijk introduceerde hij de lognormale verdeling voor de relatieve abundantie van soorten. Hij groepeerde de abundanties in klassen van machten van twee (1,2,4,8, enzovoorts) en telde hoeveel soorten in elke klasse zaten. Deze verdubbende abundantieklassen, die Preston octaven noemde, zorgen voor een logaritmische transformatie van de relatieve abundantie data naar de log basis 2. De curve met op de x-as de octaven en op de y-as het aantal soorten noemde hij de Soorten Curve. Door de modale abundantie gelijk te zetten aan nul en elke abundantie als een afwijking hiervan te berekenen, krijgen we de gestandaardiseerde Soorten Curve: laat S_0 het aantal soorten in de modale octaaf van abundantie zijn en S_R het aantal soorten in de R^e octaaf links of rechts van de modale octaaf. De gestandaardiseerde Soorten Curve wordt dan gegeven door

$$S_R = S_0 e^{-a^2 R^2}, \quad R = 0, 1, 2, \dots,$$

met a een constante die afhangt van de variantie van de lognormale verdeling, $a = 1/\sqrt{2\sigma}$.

Preston voorspelde dat de links-scheefheid die geobserveerd werd in frequentiehistogrammen van de abundantie van soorten (zoals die van Fisher) simpelweg kwam door te kleine steekproeven. Gegeven dat soorten aan de linkerkant van de x-as toenemend zeldzaam zijn, is de kans groot dat deze ontbreken bij een willekeurige steekproef van soorten. Als de steekproefgrootte toeneemt, dan zal er meer en meer van de lognormale verdeling ontbloeit worden, omdat de kans op het verzamelen van zeldzame soorten dan ook toeneemt. Het punt waarop zeldzame soorten niet meer kunnen worden verzameld heeft de term *Preston's veil line* gekregen. Dus voor een gegeven steekproefgrootte, is de *veil line* net links geplaatst van de meest zeldzame abundantieklasse die nog observeerbaar is. Hieruit volgt dat wanneer de steekproefgrootte toeneemt, *Preston's veil line* meer naar links gaat en er meer van de normale curve zichtbaar wordt.

Naast de Soorten Curve bestaat er ook de Individueen Curve, door de abundanties van de soorten in elke octaaf van de Soorten Curve te sommeren. Het aantal individuen behorende bij de verzameling van soorten in een bepaalde abundantieklasse is namelijk precies die abundantie vermenigvuldigd met het aantal soorten in die klasse. Dus stel dat er n_0 individuen per soort in de modale octaaf zitten, dan is het aantal individuen per soort in de R^e octaaf rechts van de modus, N_R , gelijk aan $n_0 2^R$ en het aantal in de R^e



Figuur 1.3: Het effect van het vergroten van de steekproefgrootte op de verdeling van individuen per soort. Als de steekproefgrootte toeneemt, beweegt de klasse met de meest zeldzame soorten verder naar links. Pas na een voldoende grote steekproef zorgt een toenemende steekproefgrootte voor een afname in het aantal soorten in de octaven die de meest zeldzame soorten bevatten. Dit effect wordt omschreven als de zogenaamde onthulling van de verdeling.

octaaf links van de modus gelijk aan $n_0 2^{-R}$. Oftewel, de Individuen Curve wordt gegeven door

$$N_R = S_0 n_0 2^R e^{-a^2 R^2},$$

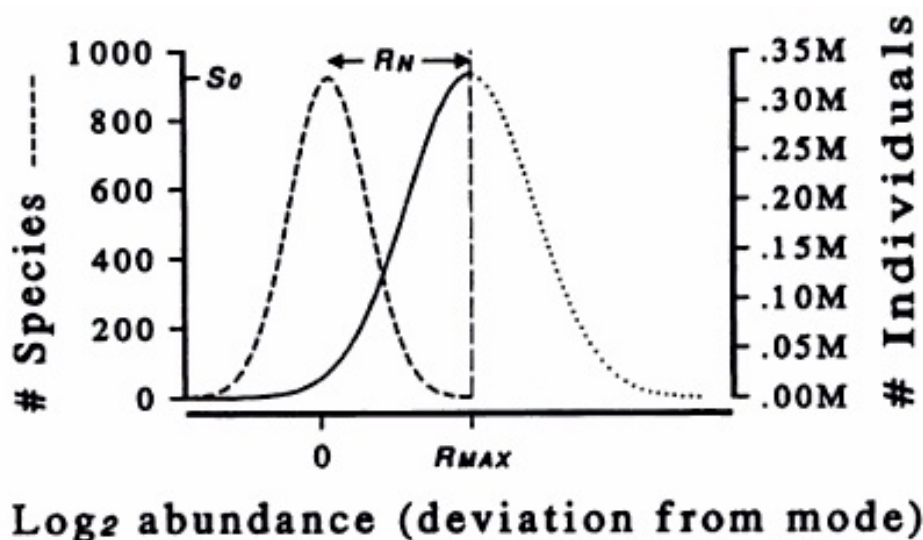
wat kan worden herschreven tot

$$N_R = S_0 n_0 e^{(\ln 2 / 2a)^2} e^{-a^2 [R - (\ln 2 / 2a^2)]^2}.$$

Dit laat zien dat de Individuen Curve ook lognormaal is verdeeld met dezelfde variantie, maar met de modus $\ln 2 / 2a^2$ naar rechts verplaatst. Hierdoor kan de afstand R_N tussen de modale abundantieklassen van de twee curven (de twee pieken) worden berekend. Omdat er echter geen soorten zijn die in grotere hoeveelheid voorkomen dan de maximale abundantieklasse R_{max} van de Soorten Curve waarin nog soorten aanwezig zijn, mist de rechterhelft van de Individuen Curve. Wanneer er geldt dat $R_N = R_{max}$ wordt de lognormale verdeling *canoniek* genoemd (zie Figuur 1.4). Dit is een veelvoorkomende karakteristieke eigenschap van abundantieverdelingen.

1.3 MacArthurs gebroken-stok hypothese

Latere theorieën over de relatieve abundantie van soorten waren deductief en gebaseerd op hypothesen over hoe ecologische gemeenschappen waren georganiseerd. Al deze theorieën boden simpele a priori regels, voor hoe



Figuur 1.4: Prestons canonieke lognormale verdeling. Hij beweerde dat er een relatie was tussen de Soorten Curve en de Individuele Curve. Deze canonieke relatie voorspelt dat de Individuele Curve zijn modale waarde bereikt in de octaaf die de meest voorkomende soorten in de gemeenschap bevat.

gelimiteerde grondstoffen verdeeld zouden worden onder de concurrerende soorten in een gemeenschap. Een bekend voorbeeld van een dergelijke theorie is MacArthurs gebroken-stok hypothese. Stel dat in een gemeenschap van S soorten de gemeenschappelijke grondstoffen willekeurig worden verdeeld. Verdeel nu de beschikbare grondstoffen door $S - 1$ willekeurige punten op de eenheidsstok te zetten. Breek de stok op elk aangegeven punt en orden de fragmenten van klein naar groot. De verwachte relatieve abundantie van de i^e meest zeldzame (kortste) soort, y_i , wordt dan gegeven door

$$E(y_i) = \frac{1}{S} \sum_{x=i}^S \frac{1}{x}.$$

1.4 Discussie

Toch zijn er achteraf gezien erg veel problemen met al deze theorieën. In de deductieve gevallen is bijvoorbeeld het aantal soorten in de gemeenschap een vrije parameter, die niet kan worden voorspeld uit de beginselen van de theorieën. Ook is het onduidelijk hoe de modellen getest kunnen worden met echte data. Verder is de grootste zwakte van al deze theorieën, dat ze statisch zijn en niet op een heldere manier zijn uit te leggen als een noodzakelijke dynamische consequentie van geboorte, dood en verspreidingsprocessen in

natuurlijke populaties.

Uiteindelijk hebben nieuwere en uitgebreidere dataverzamelingen van relatieve abundanties van soorten laten zien dat alle verdelingen lange en negatiefscheve staarten hebben voor zeer zeldzame soorten. Geen enkele van deze theorieën, inclusief Prestons lognormale verdeling, kan deze negatieve scheefheid verklaren. In het volgende hoofdstuk zal blijken dat Hubbells theorie het bestaan van een nieuwe verdeling voor de relatieve abundantie van soorten voorspelt, die hij de nulsom multinomiaal heeft genoemd. Deze laat negatieve scheefheid zien, waarvan de omvang afhangt van de grootte van de lokale gemeenschap en de immigratiesnelheid. Hiermee kunnen de dataverzamelingen wel worden verklaard.

Hoofdstuk 2

De neutrale theorie

Om de dynamica in gemeenschappen goed te kunnen analyseren heeft Hubbell het probleem in twee ruimte-tijd schalen opgesplitst: de dynamica van lokale gemeenschappen, die relatief snel zijn, en de dynamica van metage-meenschappen¹, die veel trager zijn en op grote schaal plaatsvinden. Uiteindelijk worden de theorieën voor beide dynamica samengevoegd tot de verenigde neutrale theorie.

In zijn theorie doet Hubbell een aantal belangrijke aannames:

- Er is sprake van functionele equivalentie tussen verschillende soorten (neutraliteit);
- Er is sprake van speciatie door middel van puntmutatie;
- De dynamica van ecologische gemeenschappen is een nulsom.

Met de laatste aanname wordt bedoeld dat wat er ook gebeurt, de veranderingen in abundantie altijd tot nul sommeren. Dus toename van een soort gaat samen met een gelijke afname van één of meer andere soorten.

De neutrale theorie voorspelt het bestaan van een dimensieloos biodiversiteitgetal θ , dat gelijk is aan twee keer de speciatiesnelheid in de metage-meenschap maal de grootte van de metage-meenschap. Het getal blijkt fundamenteel te zijn, in die zin dat het op elke ruimte-tijd schaal in de theorie verschijnt. In een metage-meenschap die in het evenwicht tussen speciatie en uitsterven is, kan de talrijkheid en de relatieve abundantie van soorten volledig worden bepaald door een formule met θ als enige parameter. Met twee extra parameters, de immigratiesnelheid en de grootte van de lokale gemeenschap, kan de neutrale theorie deze ook voor lokale gemeenschappen bepalen.

¹Verzameling van lokale gemeenschappen waarbinnen uitwisseling is van individuen.

2.1 Dynamica van lokale gemeenschappen

We richten ons eerst op de dynamica van lokale gemeenschappen en bekijken dit vanuit het perspectief van een willekeurige soort die ecologische drift² ondergaat. Ook maken we onderscheid tussen een geïsoleerde gemeenschap en een gemeenschap die immigranten vanuit een externe metagemeenschap ontvangt.

Laat elke verstoring D willekeurige individuen uit de gemeenschap doden. Laat M van deze individuen vervangen worden door immigranten en $D - M$ door een willekeurige trekking uit de overlevende soorten. Dan ondergaat de gemeenschap onafhankelijke ecologische drift als $M = 0$ en zal het beïnvloed worden door de relatieve abundantie van soorten uit het gebied waar de immigranten vandaan komen als $M > 0$. In het eerste geval is er sprake van het zogenaamde absorberende geval, omdat wanneer een soort eenmaal uitsterft of monodominantie bereikt, er verder niks meer zal veranderen. In het tweede geval spreken we van het ergodische³ geval, omdat alle abundantietoestanden bereikbaar zijn vanuit elke andere. In andere woorden: lokale extinctie en monodominatie zijn dan niet permanent en dus geen definitieve toestanden.

2.1.1 De geïsoleerde gemeenschap

We beschouwen nu eerst de geïsoleerde gemeenschap, dus het absorberende geval waarin $M = 0$. Het is dan interessant om af te vragen hoe lang het duurt voordat een willekeurige soort uitsterft of complete dominantie bereikt onder nulsom ecologische drift. De absorptietijd hangt af van de grootte van de gemeenschap J , de sterftesnelheid D en de beginabundantie N_i van soort i . Als we eerst kijken naar het geval waar $D = 1$, dan worden de overgangskansen voor de abundantie N_i van de i^e soort gegeven door

$$\begin{aligned}\Pr(N_i - 1|N_i) &= \mu \left(\frac{N_i}{J} \right) \left(\frac{J - N_i}{J - 1} \right), \\ \Pr(N_i|N_i) &= 1 - \mu + \mu \left(\frac{N_i}{J} \right) \left(\frac{N_i - 1}{J - 1} \right) + \mu \left(\frac{J - N_i}{J} \right) \left(\frac{N_i}{J - 1} \right), \\ \Pr(N_i + 1|N_i) &= \mu \left(\frac{J - N_i}{J} \right) \left(\frac{N_i}{J - 1} \right),\end{aligned}$$

met μ de kans op één dode per tijdseenheid. Aan de hand hiervan kunnen we de overgangskansenmatrix M opstellen. Voor de eenvoud en zonder verlies van algemeenheid herschalen we de tijd met de gemiddelde sterftesnelheid in de gemeenschap, zodat er één dode per tijdseenheid plaatsvindt (oftewel

²Demografische stochasticiteit: de dynamica van het model is een toevalsbeweging.

³Het begrip ergodiciteit betekent dat de eigenschappen van een systeem voor elke verschijningsvorm hetzelfde blijven; als het systeem lang genoeg gevolgd wordt, dan komen alle mogelijke toestanden voorbij. In dit geval dus alle abundantietoestanden.

$\mu = 1$). De Markoviaanse matrix M voor het absorberende geval van nul-som ecologische drift voor soort i en voor het speciale geval $D = 1$ is dan

$$M = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{J} & \frac{J-2}{J} & \frac{1}{J} & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{2(J-2)}{J(J-1)} & \frac{J(j-1)-4(J-2)}{J(J-1)} & \frac{2(J-2)}{J(J-1)} & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & \frac{\binom{J-2}{k-1}}{\binom{J}{k}} & \frac{\binom{J}{k}-2\binom{J-2}{k-1}}{\binom{J}{k}} & \frac{\binom{J-2}{k-1}}{\binom{J}{k}} & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & \frac{1}{J} & \frac{J-2}{J} & \frac{1}{J} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

De rijen corresponderen met de abundantie van de i^e soort op tijdstip t en de kolommen met hun abundantie op tijdstip $t + 1$. Merk op dat deze oriëntatie van rijen en kolommen andersom is dan gebruikelijk. Dus als $N(t)$ een rijvector zou zijn van kansen voor abundanties 0 tot en met J voor soort i op tijdstip t , dan kan de rijvector van kansen op tijdstip $t + 1$ worden berekend door $N(t + 1) = N(t) \cdot M$.

Door de twee absorberende abundantietoestanden 0 en J zo te rangschikken dat ze de linkerbovenhoek innemen, kan de matrix M in vier submatrices worden verdeeld:

$$M = \begin{pmatrix} I & 0 \\ R & Q \end{pmatrix},$$

met I de 2×2 identiteitsmatrix die de submatrix van absorberende toestanden representeert, Q de submatrix van overgangen tussen de overgangs-abundanties 1 tot en met $J - 1$, 0 de submatrix met nullen (omdat per definitie de absorberende abundantietoestanden van 0 en J niet verlaten kunnen worden) en R de submatrix die de uiteindelijke overgangen naar de absorberende toestanden representeert. Deze herschikte matrix M is de standaard vorm van een absorberende Markovketen. De fundamentele matrix A van het absorberende ecologische drift proces voor soort i wordt gegeven door $A = (I - Q)^{-1}$. De elementen $a_{j,k}$ van de fundamentele matrix A geven het verwachte aantal keer dat soort i , begonnen in abundantie N_j , door abundantie N_k gaat, voordat uitsterving of volledige dominantie plaatsvindt. Met behulp van matrix A kunnen we dus het totale aantal geboortes en sterfgevallen in de gemeenschap bepalen die zich voordoen voor uitsterving of volledige dominantie, beginnend met abundantie N_i . De vector $T(n)$ met fixatietijden is $T(n) = A\zeta$ met ζ de eenheidsvector. Voor het

speciale geval waar $D = 1$ geeft dit

$$T(N_i) = (J - 1) \left[(J - N_i) \sum_{k=1}^{N_i} \frac{1}{J - k} + N_i \sum_{k=N_i+1}^{J-1} \frac{1}{k} \right].$$

Hierin is de eerste term de gemiddelde tijd dat soort i verwacht wordt een abundantie kleiner of gelijk aan N_i te hebben en de tweede term is de gemiddelde tijd dat soort i verwacht wordt een abundantie groter dan N_i te hebben voordat er absorptie optreedt.

Als de i^e soort een kleine fractie van de totale grootte van de gemeenschap vertegenwoordigt, dus $N_i \ll J$, dan $T(N_i) \approx N_i(J-1)[1 + \ln(J)]$. Met andere woorden groeit de tijd tot uitsterven of volledige dominantie als het product van de populatiegrootte van de gegeven soort, maal de grootte van de gemeenschap, maal de logaritme van de grootte van de gemeenschap. Dit is mogelijk een heel groot getal. Pure ecologische drift tot fixatie kan dus een erg langzaam proces zijn als er maar één individu per verstoring doodgaat en vervangen wordt. Aan het einde van deze sectie zal echter blijken dat dit proces veel sneller gaat als $D \gg 1$.

2.1.2 De gemeenschap met immigratie

In de realiteit komen geïsoleerde gemeenschappen echter niet veel voor. Daarom is het zinvol om ook te kijken naar een gemeenschap waar wel immigratie plaatsvindt ($M > 0$). In dit geval kan de metagemeenschap als bron van immigranten dienen. Ook hier is de populatiedynamica Markoviaans, maar nu hebben we te maken met een ergodisch proces omdat uitsterving en monodominantie in de lokale gemeenschap geen absorberende toestanden meer zijn. Een belangrijke vraag is nu wat de verwachte abundantie en de bijbehorende variantie is van een gegeven soort in de gemeenschap in het stochastische evenwicht. Ook interessant is wat de incidentie is van een gegeven soort in de ergodische gemeenschap onder nulsom ecologische drift. Cruciaal hierin is de linker abundantie eigenvector ψ van de proportie van tijd doorgebracht in elke abundantie van 0 tot en met J als $t \rightarrow \infty$. De eigenvector is de oplossing van de vergelijking $\psi^T B = \psi^T$, met B de overgangsmatrix van de ergodische gemeenschap en zodanig dat $\sum_{n=0}^J \psi(n) = 1$.

De verwachte lokale abundantie van de i^e soort en de bijbehorende variantie kunnen dan worden berekend door

$$E(N_i) = \sum_{n=1}^J n \cdot \psi(n),$$

$$Var(N_i) = \sum_{n=1}^J (n - E(N_i))^2 \cdot \psi(n).$$

De incidentie van een soort is de proportie van tijd dat de soort aanwezig is in de lokale gemeenschap en wordt dus gegeven door $\sum_{n=1}^J \psi(n) = 1 - \psi(0)$, de som van de elementen van de eigenvector bestaande uit alle abundanties ongelijk aan nul.

Als we opnieuw aannemen dat er per tijdseenheid precies één sterfgeval en één vervanging (geboorte of immigrant) plaatsvinden, dus $D = 1$, dan worden de overgangskansen voor de abundantie N_i van de i^e soort in de ergodische gemeenschap met immigratie gegeven door

$$\begin{aligned}\Pr(N_i - 1|N_i) &= \frac{N_i}{J} \left[m(1 - P_i) + (1 - m) \left(\frac{J - N_i}{J - 1} \right) \right], \\ \Pr(N_i|N_i) &= \frac{N_i}{J} \left[mP_i + (1 - m) \left(\frac{N_i - 1}{J - 1} \right) \right] + \left(\frac{J - N_i}{J} \right) \\ &\quad \times \left[m(1 - P_i) + (1 - m) \left(\frac{J - N_i - 1}{J - 1} \right) \right], \\ \Pr(N_i + 1|N_i) &= \left(\frac{J - N_i}{J} \right) \left[mP_i + (1 - m) \left(\frac{N_i}{J - 1} \right) \right],\end{aligned}$$

met m de kans dat een sterfgeval door een immigrant wordt vervangen en P_i de fractionele relatieve abundantie van de i^e soort uit de metagemeenschap. Deze vergelijkingen zijn gemakkelijk na te gaan. De eerste vergelijking geeft bijvoorbeeld de overgangskans voor de i^e soort om met één individu in abundantie af te nemen. Dit is het geval als er een sterfgeval is bij de i^e soort, waarop de kans N_i/J is, en de vervanging van een ander soort is: met kans $m(1 - P_i)$ is dit een immigrant van een ander soort dan soort i en met kans $(1 - m)(J - N_i)/(J - 1)$ is dit een lokale geboorte van een ander soort dan soort i en is er verder geen immigratie.

Voor een ergodische gemeenschap met maar een enkel individu zien we meteen dat de vergelijkingen reduceren tot de matrix

$$B = \begin{pmatrix} 1 - mP_i & mP_i \\ m(1 - P_i) & 1 - m(1 - P_i) \end{pmatrix},$$

met eigenvector $\psi_i(n) = \Pr(0, 1) = (1 - P_i, P_i)$. De eigenvector voor een ergodische gemeenschap van willekeurige grootte J is echter een stuk gecompliceerder en wordt gegeven door

$$\psi_i(n) = \Pr \begin{pmatrix} N_i = 0 \\ N_i = 1 \\ \vdots \\ N_i = k \\ \vdots \\ N_i = J - 1 \\ N_i = J \end{pmatrix} =$$

$$\left(\begin{array}{c} \frac{\binom{J}{0}(1-P_i)(1-mP_i) \prod_{x=1}^{J-2} G(J, m, P_i, x)}{\prod_{x=1}^{J-2} [(J-1)-x(1-m)]} \\ \frac{\binom{J}{1}(1-P_i)mP_i \prod_{x=1}^{J-2} G(J, m, P_i, x)}{\prod_{x=1}^{J-2} [(J-1)-x(1-m)]} \\ \vdots \\ \frac{\binom{J}{k}(1-P_i)mP_i \prod_{x=1}^{k-1} H(J, m, P_i, x) \prod_{x=k}^{J-2} G(J, m, P_i, x)}{\prod_{x=1}^{J-2} [(J-1)-x(1-m)]} \\ \vdots \\ \frac{\binom{J}{J-1}(1-P_i)mP_i \prod_{x=1}^{J-2} H(J, m, P_i, x)}{\prod_{x=1}^{J-2} [(J-1)-x(1-m)]} \\ \frac{\binom{J}{J}P_i[1-m(1-P_i)] \prod_{x=1}^{J-2} H(J, m, P_i, x)}{\prod_{x=1}^{J-2} [(J-1)-x(1-m)]} \end{array} \right),$$

met

$$G(j, m, P_i, x) = (J-1)(1-mP_i) - x(1-m)$$

en

$$H(j, m, P_i, x) = (J-1)mP_i + x(1-m).$$

De verwachte abundantie van de i^e soort blijkt echter enorm te versimpelen en wordt

$$E(N_i) = \sum_{n=1}^J n \cdot \psi(n) = JP_i.$$

De gemiddelde lokale abundantie van de i^e soort is dus onafhankelijk van de immigratiesnelheid m . De variantie wordt gegeven door

$$\begin{aligned} Var(N_i) &= \sum_{n=1}^J (n - E(N_i))^2 \cdot \psi(n) \\ &= \frac{\sum_{k=0}^J [C(J, m, P_i, k) \cdot \prod_{x=1}^{k-1} H(J, m, P_i, k) \cdot \prod_{x=k}^{J-2} G(J, m, P_i, K)]}{\prod_{x=1}^{J-2} (J-1) - x(1-m)}, \end{aligned}$$

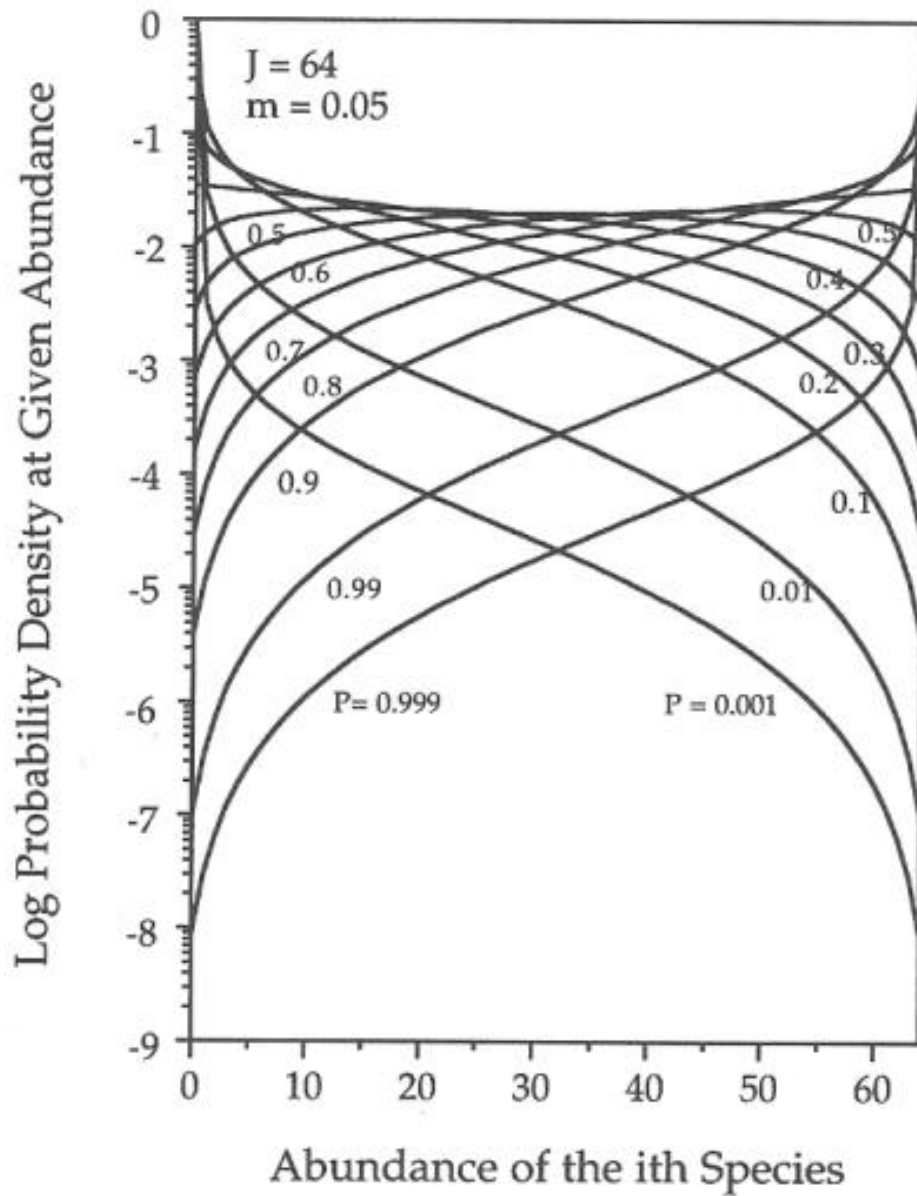
met

$$C(J, m, P_i, k) = \begin{cases} \binom{J}{k} (JP_i)^2 (1-P_i)(1-mP_i) & \text{als } k = 0; \\ \binom{J}{k} (k - JP_i)^2 (1-P_i)mP_i & \text{als } k = 1, 2, \dots, J-1; \\ \binom{J}{k} (k - JP_i)^2 P_i [1-m(1-P_i)] & \text{als } k = J, \end{cases}$$

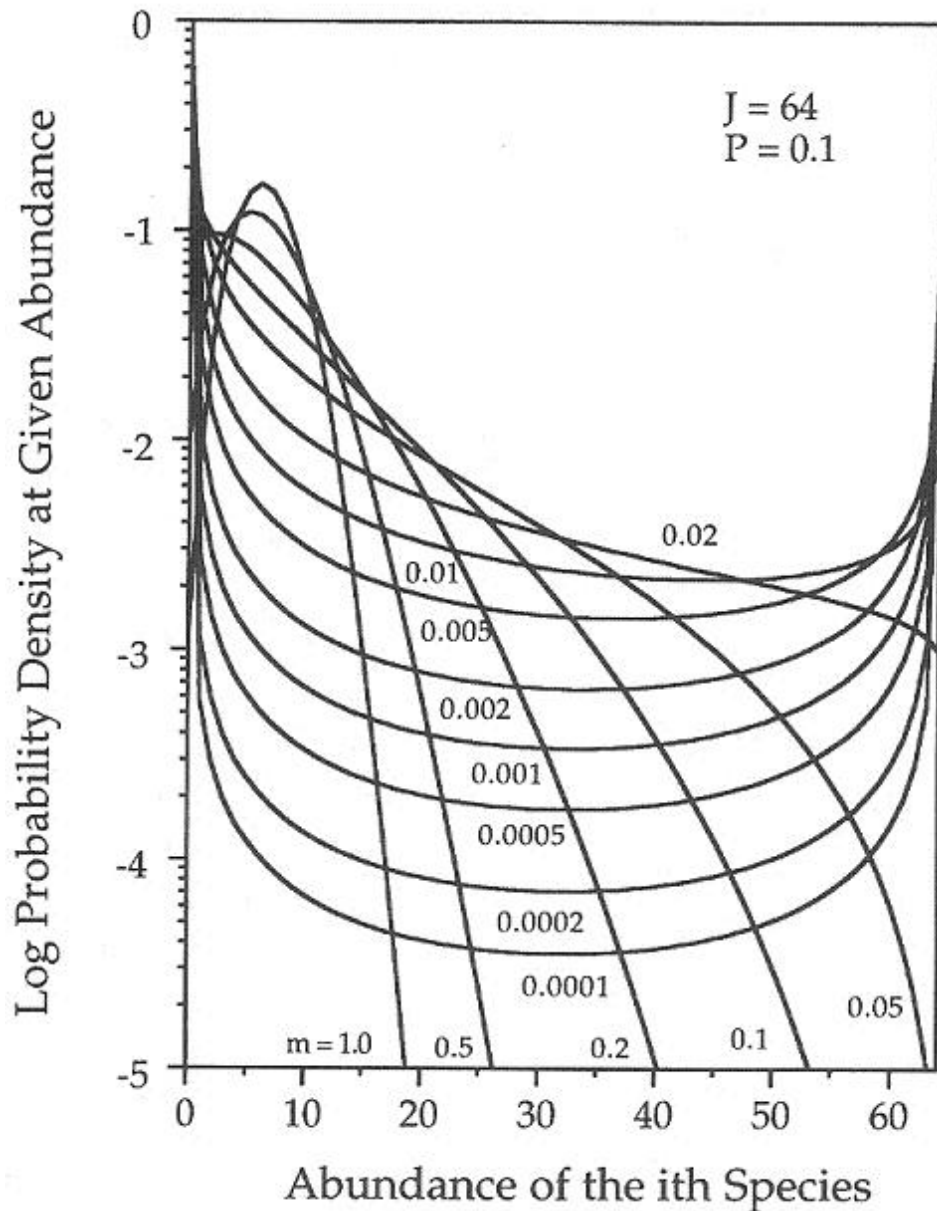
en

$$\prod_{x>k-1}^{k-1} H(J, m, P_i, x) = 1 \quad \text{en} \quad \prod_{x>J-2}^{J-2} G(J, m, P_i, x) = 1.$$

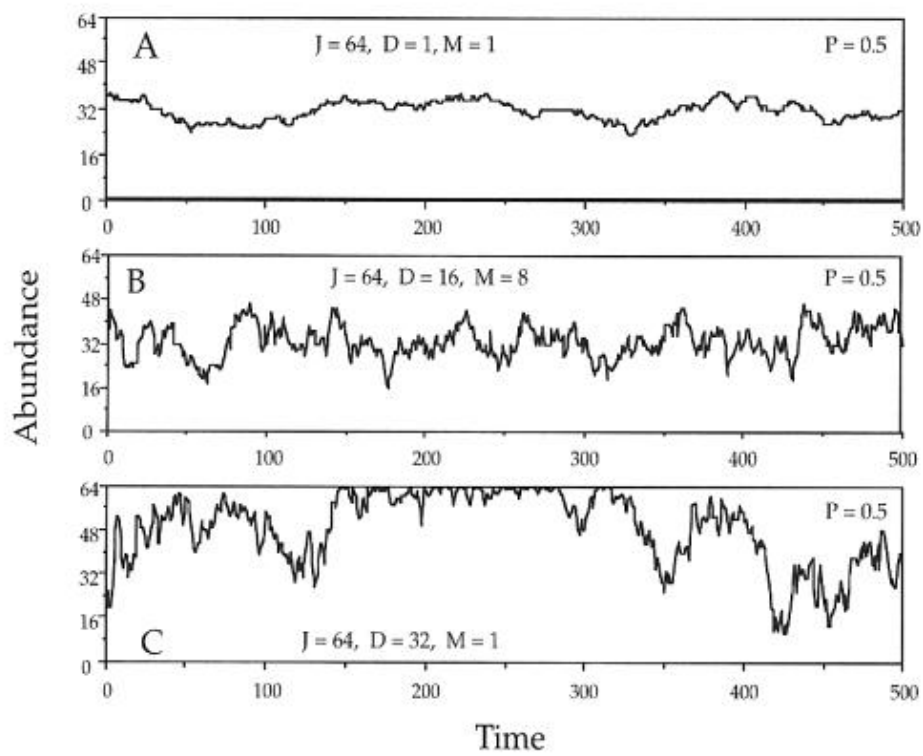
Met behulp van deze formules kan het gedrag van de abundantie eigenvector en het gemiddelde en de variantie van soort i numeriek worden bestudeerd.



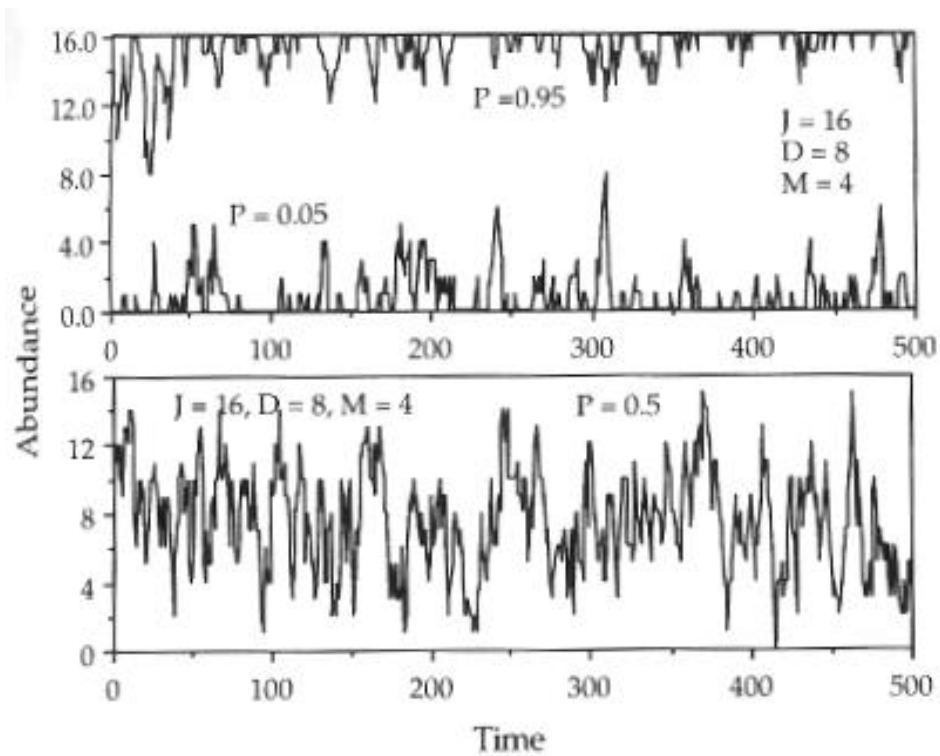
Figuur 2.1: Het effect van het variëren van de fractionele relatieve abundantie van de metagemeenschap P_i van de i^e soort op zijn evenwicht kansdichtheidsfunctie in een ergodische gemeenschap onder nulsom ecologische drift. De lijnen beschrijven de kans dat een willekeurige soort i een op de x-as gegeven abundantie zal hebben.



Figuur 2.2: Het effect van het variëren van de immigratiekans m op de evenwicht kansdichtheidsfunctie voor de i^e soort in een ergodische gemeenschap met nulsom ecologische drift. Wanneer de lokale gemeenschap erg geïsoleerd is van de metagemeenschap, neemt de kansdichtheidsfunctie van de abundantie een U-vorm aan: de soort brengt het grootste gedeelte van zijn tijd ofwel afwezig van de lokale gemeenschap ofwel monodominant door.



Figuur 2.3: Het effect van het variëren van de sterftesnelheid D en de immigratiekans $m = M/D$ met $M \leq D$. Hoe groter de sterftesnelheid, des te meer de relatieve abundanties fluctueren.



Figuur 2.4: Drie toevalsbewegingen van een willekeurige soort in een kleine gemeenschap met fractionele relatieve abundanties $P_i = 0.95$, $P_i = 0.05$ (beiden in bovenste figuur) en $P_i = 0.5$ (onderste figuur) in de metagemeenschap.

Er kan bijvoorbeeld worden gekeken naar de effecten van het variëren van parameters (zie Figuur 2.1, 2.2 en 2.3) en naar het dynamisch gedrag van de i^e soort onder ecologische drift (zie Figuur 2.4).

In Figuur 2.1 zien we verschillende kansdichtheidsfuncties behorende bij verschillende fractionele relatieve abundanties P_i in de metagemeenschap. In dit geval lijken de curven symmetrisch te zijn, maar dit verandert wanneer we de immigratiekans m variëren (zie Figuur 2.2). Hier zien we dat wanneer lokale gemeenschappen erg geïsoleerd leven van de metagemeenschap (lage immigratiesnelheid m), de kansdichtheidsfuncties van abundantie U-vormig zijn en de soort het grootste gedeelte van zijn tijd ofwel afwezig van de lokale gemeenschap (in de meeste gevallen) ofwel monodominant doorbrengt. Als er echter veel immigratie plaatsvindt, dan is de lokale gemeenschap sterk gekoppeld aan de metagemeenschap en blijken de relatieve abundanties ook meer te lijken op die in de metagemeenschap.

2.1.3 Het geval voor $D > 1$

Tot zover hebben we alleen gekeken naar een model waarbij er één sterfgeval met bijbehorende vervanging per tijdseenheid plaatsvindt ($D = 1$). We gaan het proces nu generaliseren zodat het geschikt is voor verstoringen van willekeurige grootte, $1 \leq D \leq J$. Dit is een stuk ingewikkelder, dus we splitsen het probleem op in twee delen: eerst rekenen we het sterfteproces uit en daarna het vervangingsproces.

Als er x sterfgevallen van soort i zijn, dan moeten er $D - x$ sterfgevallen van de overige soorten zijn. De kans $\mu(x)$ dat soort i precies x sterfgevallen telt is hypergeometrisch verdeeld:

$$\mu(x) = \Pr(x|N_i) = \frac{\binom{N_i}{x} \binom{J-N_i}{D-x}}{\binom{J}{D}}$$

voor $x \leq N_i$ en $\mu(x) = 0$ als $x > N_i$. Stel nu dat soort i een netto verlies van d individuen heeft in de huidige verstoringcyclus, dan is het minimum aantal sterfgevallen dat soort i heeft uiteraard ook d . We moeten dus naar alle termen van $\mu(x)$ kijken waarvoor $d \leq x \leq D$. Verder geldt dat als $x = d$ dan moeten alle vervangende individuen van een ander soort dan soort i zijn en als $x > d$ dan moeten er precies $x - d$ van de vervangende individuen van soort i zijn en de rest $(D - x + d)$ van andere soorten.

Het vervangingsproces bestaat uit twee deelprocessen: immigratie vanuit de metagemeenschap of een lokale geboorte. We hebben de kans nodig voor elke mogelijke combinatie van immigranten en lokale geboortes die de $x - d$ vervangingen door soort i en de $D - x + d$ vervangingen door de overige soorten omvatten. Omdat elk van deze mogelijkheden om de D sterfgevallen te vervangen onderling onafhankelijk en uniek zijn, kunnen de kansen worden gesommeerd. Vervolgens kan deze som worden vermenigvuldigd met de

hypergeometrische sterftekans $\mu(x)$ voor de gegeven x -waarde, zodat uiteindelijk deze producten gesommeerd kunnen worden van $x = d$ tot $x = D$ om de totale kans te krijgen dat soort i een netto verlies van d individuen zal lijden.

Laat nu ϕ_i de kans zijn dat een individu van soort i immigrereert, $\phi_{\bar{i}}$ de kans dat een individu van de overige soorten immigrereert, λ_i de kans dat een lokale geboorte van soort i plaatsvindt en $\lambda_{\bar{i}}$ de kans dat een lokale geboorte van een overige soort plaatsvindt. Aangezien de immigratiekansen onafhankelijk zijn van de verdeling van lokale sterfgevallen tussen soort i en de overige soorten en alleen afhangen van de immigratiekans en de relatieve abundantie van soorten in de metagemeenschap, geldt dat $\phi_i = mP_i$ en $\phi_{\bar{i}} = m(1 - P_i)$. De lokale geboortekansen zijn daarentegen wel afhankelijk van de hoeveelheid sterfgevallen die plaats hebben gevonden in de verstoringcyclus: als x lokale sterfgevallen van soort i hebben plaatsgevonden, dan $D - x$ van de overige soorten. De lokale geboortekansen worden dan

$$\lambda_i(x) = (1 - m) \left(\frac{N_i - x}{J - D} \right),$$

$$\lambda_{\bar{i}}(D - x) = (1 - m) \left(\frac{J - N_i - D + x}{J - D} \right).$$

Uit dit alles volgt dus dat de overgangskansen met een verlies en winst van d individuen per tijdseenheid (met $d \leq D$) worden gegeven door respectievelijk

$$\begin{aligned} \Pr(N_i - d | N_i) &= \sum_{x=d}^D \mu(x) \cdot \sum_{y=0}^{x-d} \sum_{z=y+1}^{D-x+d} \frac{D!}{y!(x-d-y)!z!(D-x+d-z)!} \phi_i^y \\ &\cdot [\lambda_i(x)]^{x-d-y} \cdot \phi_{\bar{i}}^z \cdot [\lambda_{\bar{i}}(D-x)]^{D-x+d-z} \end{aligned}$$

en

$$\begin{aligned} \Pr(N_i + d | N_i) &= \sum_{x=d}^{D-d} \mu(x) \cdot \sum_{y=0}^x \sum_{z=y+1}^{D-x} \frac{D!}{y!(x-y)!z!(D-x-z)!} \phi_i^y \\ &\cdot [\lambda_i(x)]^{x-y} \cdot \phi_{\bar{i}}^z \cdot [\lambda_{\bar{i}}(D-x)]^{D-x-z} \end{aligned}$$

en dat $\Pr(N_i | N_i)$ met behulp van beide vergelijkingen kan worden verkregen door $d = 0$ te zetten. Aangezien er in dit geval grotere veranderingen per tijdseenheid mogelijk zijn, zal het ook minder tijdstappen kosten voor een soort uitsterft of monodominant wordt. In het absorberende geval blijkt de tijd tot fixatie $T(n)$ omgekeerd evenredig te zijn met de sterftesnelheid D , zodat het klopt dat het proces tot fixatie veel sneller gaat als $D \gg 1$. Bovendien zorgt het vergroten van de sterftesnelheid D niet alleen voor een verkorting van de gemiddelde tijd tot fixatie, maar ook voor een zeer grote verlaging van de frequentie van lange fixatietijden. Voor de ergodische gemeenschap verandert er niet veel als $D > 1$. De verwachte abundantie blijft JP_i en alleen de variantie in relatieve abundantie wordt wat groter (zie Figuur 2.3).

2.2 Dynamica van metagemeenschappen

In de vorige paragraaf hebben we de kansdichtheidsfunctie voor de abundantie van de i^e soort in een ergodisch lokale gemeenschap afgeleid als een functie van P_i , de fractionele relatieve abundantie van de i^e soort in de metagemeenschap. Impliciet zijn we er toen vanuit gegaan dat deze i^e soort daar altijd bestaat. In de realiteit is dit echter niet waar: vroeg of laat sterft elke soort in de metagemeenschap uit en dus wordt de dynamica van de soorten bepaald door absorberende processen. Aangezien alle soorten dus uiteindelijk uitsterven, zal diversiteit in de metagemeenschap enkel worden behouden door het ontstaan van nieuwe soorten, genaamd speciatie. In deze theorie gaan we er vanuit dat nieuwe soorten ontstaan door zeldzame puntmutaties en zich ofwel kunnen verspreiden en uitbreiden ofwel snel weer uitsterven. We zullen de parameter ν gebruiken voor de speciatiesnelheid, gedefinieerd als de kans op een speciatie per geboorte in de metagemeenschap.

In de vorige paragraaf hebben we alleen maar de dynamica van een enkele soort per keer hoeven bestuderen. Nu gaan we het probleem bekijken van de simultane nulsom ecologische drift van alle soorten in de metagemeenschap. Een analoog multinomiaal probleem bestaat in de neutrale theorie voor populatiegenetica, zodat we gebruik kunnen maken van de door Ewens (1972) en Karlin en McGregor (1972) ontwikkelde analytische strategie om de evenwicht dominantie-diversiteitsverdeling voor de metagemeenschap op te lossen.

Laat J_M de grootte van de metagemeenschap en n_i^t de abundantie van soort i in generatie t zijn. Dan is de multinomiale kans dat de abundantie van de i^e tevoren bestaande soort n_i^{t+1} zal zijn in generatie $t+1$ en de abundantie x_k van de k^e nieuw ontstane soort

$$\begin{aligned} & \Pr(n_1^{t+1}, n_2^{t+1}, \dots, x_1, x_2, \dots, n_1^t, n_2^t, \dots) \\ &= \frac{J_M!}{\prod_i n_i^{t+1}! \prod_k x_k!} \prod_i \left[\frac{n_i^t (1 - \nu)}{J_M} \right]^{n_i^{t+1}} \cdot \prod_k \nu^{x_k}. \end{aligned}$$

voor $i = 1, 2, 3, \dots$ en $k = 1, 2, 3, \dots$. Dit proces is echter extreem complex en daarom is er een alternatieve analytische strategie nodig om de stationaire dominantie-diversiteitsverdeling in de metagemeenschap te vinden. Deze alternatieve strategie zal ons uiteindelijk tot de formule voor de onvoorwaardelijke kans op een willekeurige dominantie-diversiteitsconfiguratie leiden. De configuraties reiken van het ene uiterste waarbij één enkele soort J individuen heeft tot het andere uiterste waarbij er J verschillende soorten met elk één individu zijn en alle mogelijke configuraties daartussen.

We beginnen met een functie voor de kans F_2^{t+1} dat twee individuen, die willekeurig uit de metagemeenschap in generatie $t+1$ worden getrokken,

van dezelfde soort zijn, als functie van dezelfde kans F_2^t in generatie t :

$$F_2^{t+1} = (1 - \nu)^2 \left[\frac{1}{J_M} + \left(1 - \frac{1}{J_M} \right) F_2^t \right].$$

Dit volgt omdat als de twee individuen van dezelfde soort moeten zijn, geen van beide net gespecieerd kan zijn, waarop de kans $(1 - \nu)^2$ is. En verder kunnen beide in de voorgaande generatie dezelfde ouder hebben gehad (met kans $1/J_M$), of ze kunnen nageslacht zijn van verschillende ouders van dezelfde soort, die op hun beurt een gezamenlijke voorouder in een eerdere generatie hebben gehad. In het dominantie-diversiteitsevenwicht van de metagemeenschap zal er geen verandering meer zijn in deze kans en geldt dus $F_2^{t+1} = F_2^t = F_2$. Als we dit oplossen naar F_2 en de hogere orde termen van ν verwaarlozen (wat geen consequenties heeft aangezien $\nu \ll 10^{-10}$), krijgen we

$$F_2 = \frac{(1 - \nu)^2}{J_M - (1 - \nu)^2(J_M - 1)} \cong \frac{1}{1 + 2J_M\nu}.$$

Het blijkt dat $2J_M\nu$ een samengestelde parameter is die gedurende de rest van de theorie vaak verschijnt. Vanwege zijn fundamentele belang heeft deze parameter het symbool θ gekregen en wordt deze, zoals al eerder aangekondigd, het biodiversiteitgetal genoemd. Dus $\theta = 2J_M\nu$ en $F_2 \cong (1 + \theta)^{-1}$.

Met inductie is uiteindelijk de kans te vinden om J individuen van dezelfde soort te trekken:

$$F_J \cong \frac{(J - 1)!}{(1 + \theta)(2 + \theta) \dots (J - 1 + \theta)}.$$

Dit is echter ook de kans dat een willekeurige steekproef van J individuen precies uit één soort bestaat. We kunnen hiermee nu de kans op elke meer-soortige configuratie tussen de J individuen van de steekproef uitrekenen. Als voorbeeld: de kans dat een willekeurige steekproef van J individuen uit twee verschillende soorten bestaat met respectievelijk $J - 1$ en 1 individuen is

$$\Pr(J - 1, 1) = J(F_{J-1} - F_J) \cong \frac{J(J - 2)! \theta}{(1 + \theta)(2 + \theta) \dots (J - 1 + \theta)}$$

voor $J \geq 3$ en $\Pr(1, 1) = \theta/(1 + \theta)$ voor $J = 2$. Hier komen we aan omdat voor elke enkele ordening van de individuen de kans gelijk is aan $F_{J-1} - F_J$ en er in dit geval J mogelijke ordeningen van $\{J - 1, 1\}$ individuen in de steekproef zijn.

Als we op dezelfde manier verder gaan voor de andere meersoortige configuraties, kan met inductie de gewenste onvoorwaardelijke kans op een willekeurige dominantie-diversiteitsconfiguratie verkregen worden.

De neutrale theorie voor biodiversiteit voorspelt dat de kans dat een gemeenschap van J individuen is samengesteld uit S verschillende soorten met abundantie n_1 voor soort 1, n_2 voor soort 2, enzovoorts tot en met n_S voor soort

S , wordt gegeven door

$$\Pr(n_1, n_2, \dots, n_S | \theta, J) = \frac{J! \theta^S}{1^{\phi_1} 2^{\phi_2} \dots J^{\phi_J} \phi_1! \phi_2! \dots \phi_J! \prod_{k=1}^J (\theta + k - 1)}$$

met $\theta = 2J_M \nu$ het biodiversiteitgetal (ν de speciatiesnelheid) en ϕ_i het aantal soorten dat i individuen heeft in de steekproef.

Deze vergelijking laat zien dat er volgens de neutrale theorie een niet-triviaal dominantie-diversiteitsevenwicht is tussen speciatie en uitsterving. De verwachte abundantie r_i van de i^e meest voorkomende soort in het evenwicht van de dominantie-diversiteitsverdeling van de metagemeenschap voor een steekproefgrootte J kan vervolgens worden berekend door

$$E(r_i | J) = \sum_{k=1}^C r_i(k) \cdot \Pr(S; r_1, r_2, \dots, r_S, 0, \dots, 0)_k,$$

met C het totale aantal configuraties, $r_i(k)$ de abundantie van de i^e soort in rang in de k^e configuratie en $\Pr(S, r_1, r_2, \dots, r_S, 0, 0, \dots, 0)_k$ de dominantie-diversiteitskans van de k^e configuratie. De nullen zijn toegevoegd om de verzameling $\{r_i\}$ tot een totaal van J elementen op te vullen, omdat dit het maximum aantal soorten is dat voor kan komen in een steekproef van grootte J . Dit verandert niets aan de bijbehorende kans. De rangordeverdeling van de abundantie van soorten, oftewel de dominantie-diversiteitscurve van de metagemeenschap (zoals Figuur 1 in de Inleiding), is nu simpelweg de verwachtingen $E(r_i)$, $i = 1, 2, \dots$, zodanig geordend dat de soort met de laagste rang het meest voorkomt.

Met deze resultaten kunnen we dus de verwachte talrijkheid en de relatieve abundantie van soorten in een metagemeenschap berekenen, wanneer er sprake is van nulsom ecologische drift in het evenwicht tussen speciatie en uitsterven. We zien dat inderdaad θ de enige parameter is die hiervoor nodig is.

2.3 De vereniging van de neutrale theorie

We zagen al eerder dat om de kansdichtheidsfunctie voor de i^e soort in de lokale gemeenschap te berekenen, we de fractionele relatieve abundantie P_i van de i^e soort uit de metagemeenschap moeten substitueren in de eigenvector ψ met evenwichtsabundanties. Deze kunnen we nu uitrekenen:

$$P_i = \frac{E(r_i)}{J_M} = \frac{1}{J_M} \sum_{k=1}^C r_i(k) \cdot \Pr(S, r_1, r_2, \dots, r_S, 0, 0, \dots, 0)_k.$$

De eigenvector ψ voor alleen de i^e soort is echter niet voldoende om de meer-soortige dominantie-diversiteitscurve voor de lokale gemeenschap te verkrijgen.

gen. Hiervoor hebben we het evenwicht van alle soorten in de lokale gemeenschap nodig. We moeten dus een overgangskansenmatrix maken waarvan de toestanden alle mogelijke combinaties van geheeltallige abundanties van de S soorten zijn, die samen sommeren tot de lokale gemeenschaps grootte J . Voor het gemak gaan we weer even uit van een enkel sterfgeval en bijbehorende vervanging per tijdseenheid ($D = 1$), zodat de overgangskansen alleen ongelijk aan nul zijn tussen abundantietoestanden met een verschil van maximaal één. De kans dat soort i met één individu toeneemt en soort j met één individu afneemt, wordt dan gegeven door

$$\begin{aligned} \Pr(N_i + 1, N_j - 1, N_k, \dots, N_S | N_i, N_j, N_k, \dots, N_S) \\ = \frac{N_j}{J} \left[mP_i + (1 - m) \left(\frac{N_i}{J - 1} \right) \right], \end{aligned}$$

en de kans dat er geen verandering is in de relatieve abundantie van soorten is

$$\begin{aligned} \Pr(N_i, N_j, N_k, \dots, N_S | N_i, N_j, N_k, \dots, N_S) \\ = \sum_{i=1}^S \frac{N_i}{J} \left[mP_i + (1 - m) \left(\frac{N_i - 1}{J - 1} \right) \right]. \end{aligned}$$

De eigenvector van de matrix met deze overgangskansen is de eigenvector die we nodig hebben en zullen we voortaan $\phi(k)$ noemen, waarbij k de index is voor elke combinatie van relatieve abundantie.

Op dezelfde manier als de berekening van de dominantie-diversiteitsverdeling voor de metagemeenschap, wordt de verwachte abundantie van de gerangschikte soorten in de lokale gemeenschap met grootte J nu gegeven door

$$E_{local}(r_i | J) = \sum_{k=1}^C r_i(k) \cdot \phi(k),$$

met C het totaal aantal configuraties, $r_i(k)$ de abundantie van de i^e gerangschikte soort in de k^e configuratie en $\phi(k)$ de kans op de k^e configuratie. Net als in de metagemeenschap zijn de abundanties van de gerangschikte soorten nu simpelweg de geordende verwachtingen, $E(r_i)$, $i = 1, 2, \dots$, zodanig geordend dat de soort met de laagste rang het meest voorkomt. Merk op dat r_i in dit geval refereert naar de i^e rangpositie in de lokale gemeenschap en niet naar de rang van de gelabelde i^e soort in de evenwichtsverdeling van de metagemeenschap.

2.4 Resultaten van de neutrale theorie

Nog even kort samengevat heeft Hubbell zijn theorie dus ontwikkeld om de diversiteit en de relatieve abundantie van soorten in ecologische gemeenschappen te verklaren. Hierbij heeft hij aangenomen dat verschillende soorten functioneel equivalent zijn (neutraliteit), dat er sprake is van speciatie

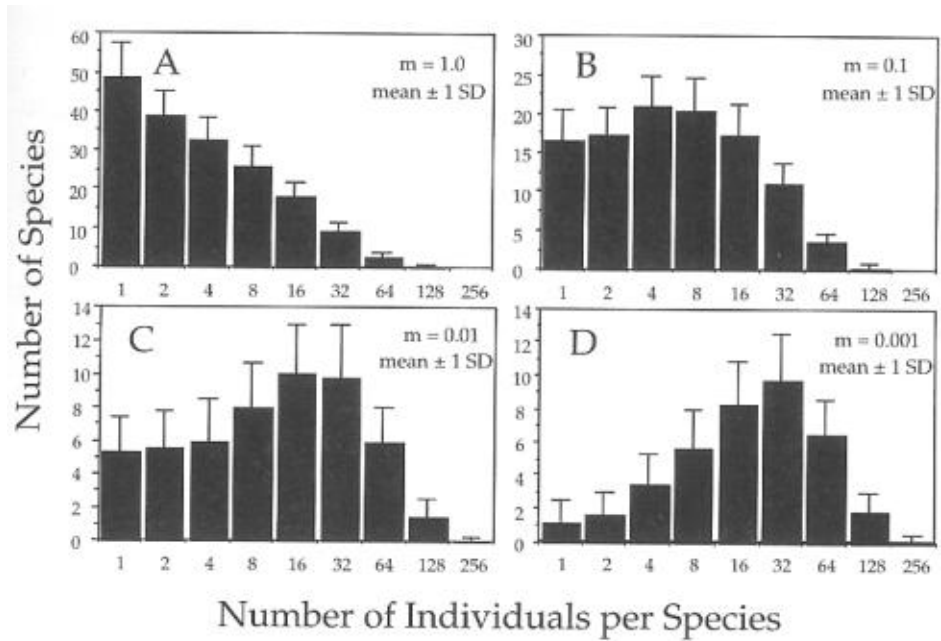
door middel van puntmutatie en dat de ecologische gemeenschap een constante populatiegrootte heeft.

Een belangrijk resultaat is dat het combineren van de dynamica van de metagemeenschap en de lokale gemeenschap tot een enkele verenigde theorie, een nieuwe statistische verdeling voor de relatieve abundantie van soorten voorspelt: de nulsom multinomiaal. Deze verdeling beschrijft de relatieve abundantie van soorten in de lokale gemeenschap in het spreidingsevenwicht met de metagemeenschap.

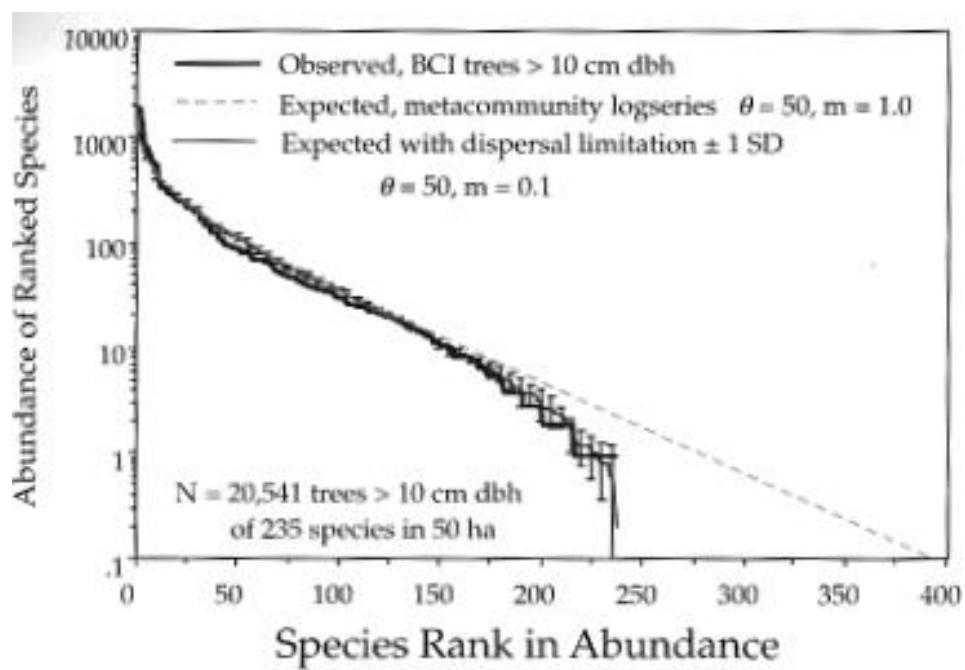
Verder hebben we gezien dat de verenigde neutrale theorie slechts drie parameters gebruikt: het fundamentele biodiversiteitgetal θ , de immigratiekans m en de grootte van de lokale gemeenschap J . Het blijkt dat het fundamentele biodiversiteitgetal θ asymptotisch identiek is aan Fishers α als $J \rightarrow \infty$ en daarmee ook dat de nulsom multinomiale verdeling voor de relatieve abundantie van soorten in de metagemeenschap asymptotisch equivalent is met de logaritmische reeks. Volgens de neutrale theorie is Fishers verdeling dus een steekproeftheorie voor de metagemeenschap. Prestons verdeling daarentegen blijkt juist een steekproeftheorie voor de relatieve abundantie van soorten in lokale gemeenschappen. Dit is duidelijk te zien in Figuur 2.5. Als er geen sprake is van isolatie ($m = 1$), dan is de lokale relatieve abundantie verdeling een willekeurige trekking uit de metagemeenschapsverdeling, die op de logaritmische reeks van Fisher lijkt. De grootste abundantieklasse is dan die van de soorten bestaande uit een enkel individu (zie A). Naarmate de lokale gemeenschap meer geïsoleerd is, verandert de vorm van de relatieve abundantie verdeling meer in de vorm van Prestons verdeling: zeldzame soorten worden zeldzamer en soorten met veel individuen komen steeds meer voor.

Zoals aan het einde van het eerste hoofdstuk al was opgemerkt, is het grootste probleem van de eerdere theorieën het gebrek aan negatieve scheefheid van de verdelingen. Figuur 2.6 geeft een fit van zowel Hubbells verdeling als de logaritmische reeks op bestaande data in een metagemeenschap, waarbij we duidelijk de overschatting van Fishers verdeling voor het aantal zeldzame soorten zien. Hubbells verdeling daarentegen is opvallend nauwkeurig over de hele linie.

De verenigde theorie voorspelt dat in lokale gemeenschappen veelvoorkomende soorten zelfs nog meer voorkomen en zeldzame soorten nog zeldzamer en minder talrijk zijn dan men zou verwachten aan de hand van hun relatieve abundanties in de metagemeenschap. Dit komt doordat zeldzame soorten per tijdseenheid een grotere kans hebben om uit te sterven en een kleinere kans om na lokale uitsterving opnieuw aanwezig te zijn door immigratie, dan veelvoorkomende soorten in de metagemeenschap. Dit zorgt ervoor dat in het evenwicht de zeldzame soorten in lokale gemeenschappen een kleinere fractie van de gemeenschap vormen dan in de metagemeenschap.



Figuur 2.5: Het effect van isolatie op de verwachte nulsom multinomiaal verdeling voor de relatieve abundantie van soorten in een lokale gemeenschap met grootte $J = 1600$ volgens de neutrale theorie. De staven geven het gemiddelde aantal soorten in de op de x-as gegeven octaaf met één standaarddeviatie. Bij (A) is geen sprake van isolatie van de metagemeenschap ($m = 1$). We zien dat de verdeling lijkt op Fishers logaritmische verdeling. De grootste abundantieklasse is die van de soorten bestaande uit een enkel individu. Bij (B) en (C) is er een respectievelijk lage en matige spreidingsbeperking en bij (D) is sprake van zeer hevige isolatie. We zien dat de verdeling geleidelijk steeds meer op Prestons lognormale verdeling is gaan lijken.



Figuur 2.6: Gefitte en geobserveerde dominantie-diversiteitsverdelingen voor bomen met een doorsnede > 10 cm in een 50 ha proefvlak op Barro Colorado Island, Panama. De beste fit heeft een waarde van $\theta = 50$.

Hoofdstuk 3

Een alternatief model

Hubbell beweert met zijn theorie dat de diversiteit en de relatieve abundantie van soorten binnen één groep van ecologisch vergelijkbare organismen volledig te verklaren vallen aan de hand van het evenwicht tussen immigratie, soortvorming en uitsterving. Niches¹ spelen dus geen enkele rol bij dit kansproces, wat deze theorie neutraal maakt. Dit heeft echter voor een hoop tegenstand binnen de wetenschap gezorgd, omdat het veel realistischer lijkt dat milieufactoren en eigenschappen van soorten wel degelijk invloed hebben op hun voorkomen. Deze factoren zijn wel opgenomen in de klassieke niche theorieën² waar interspecifieke competitie plaatsvindt, maar ook op deze theorieën is een hoop aan te merken. Zo is er geen limiet voor de diversiteit van soorten, waardoor er geen verklaring is voor de relatieve abundantie van soorten.

Het is dus de vraag of het de neutrale processen of de niche processen zijn die de diversiteit en samenstelling van ecosystemen bepalen. David Tilman ontwikkelt in zijn artikel *Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly* (2004) een stochastische niche theorie die volgens hem een oplossing biedt voor deze controverse. Dit doet hij door de klassieke niche theorieën aan te passen door stochastische processen toe te voegen die ook ten grondslag liggen aan de neutrale theorie.

¹De ecologische niche is een multidimensionale ruimte waarbinnen de soort een stabiele en leefbare populatie kan onderhouden. De coördinaten zijn verschillende parameters die de conditie van het bestaan van de soort vertegenwoordigen en tot waar deze is beperkt door de aanwezigheid van concurrenten. Het is het geheel van milieufactoren waaraan een organisme is aangepast, waarin het dus optimaal kan overleven en zich voortplanten.

²Gebaseerd op de Lotka-Volterra competitie vergelijkingen (Levins 1968, Rose 1987). Deze vormen een simpel model voor de populatiedynamica van soorten die om een grondstof concurreren.

3.1 Stochastische niche theorie van David Tilman

Net als de neutrale theorie is ook de stochastische niche theorie toepasbaar op willekeurige soorten organismen, maar net als Hubbell praat ook Tilman vooral over planten. Hij gaat er vanuit dat de samenstelling van een gemeenschap het gevolg is van het succes of falen van binnendringende zaadjes van planten. Soorten die een gemeenschap binnenvallen kunnen zich enkel vestigen wanneer de zaadjes stochastische sterfte kunnen overleven tijdens het volwassen worden met de grondstoffen die niet door de gevestigde soorten geconsumeerd zijn. Vanwege hun zeldzaamheid verliezen ze in de meeste gevallen door toedoen van demografische stochasticiteit. Als een bepaald soort zaad dan toch succesvol is, moet deze gigantisch in biomassa kunnen groeien en lang genoeg overleven om een vruchtbare volwassene te worden, waarbij het enkel de grondstoffen kan gebruiken die niet door de reeds gevestigde soorten zijn geconsumeerd. Verder moet de kans op een succesvolle vestiging afhangen van de grondstofbehoeftes van de indringer ten opzichte van de behoeftes van reeds gevestigde soorten. De theorie doet drie voorspellingen over de structuur van de gemeenschap:

- Het stochastisch samenstellen van niches creëert gemeenschappen waar soorten over ongeveer even grote stukken van de habitat heersen. Deze nichebreedtes ontwikkelen realistische verdelingen voor de relatieve abundanties van soorten waarvoor er een sterke correlatie is tussen eigenschappen van soorten, soortenabundanties en milieufactoren. Dit is in strijd met de neutrale theorie, maar wel consistent met tal van observaties.
- Een kleine afname van het grondstofniveau veroorzaakt een grote afname in de kans dat een zaadje het overleeft tot volwassene. Een dergelijke afname zorgt ervoor dat lokale diversiteit beperkt wordt door de remmende effecten van het gebruik van grondstoffen door gevestigde soorten op de werving van potentiële indringers. Als de indringers deze grondstofbeperking zouden kunnen overwinnen, dan zouden veel meer soorten voor onbepaalde tijd kunnen samenleven.
- De lage kans op een invasie in gemeenschappen met een grote diversiteit is niet per se een gevolg van de diversiteit zelf, maar van de uniforme lage grondstofniveaus die voorkomen in gemeenschappen met een grote diversiteit wanneer deze door stochastische concurrentie zijn samengesteld.

Het samenstellen van een gemeenschap is in dit model een iteratief proces. Zoals gezegd kan een zaadje na het arriveren op een plaats ofwel falen, ofwel groeien en zich verspreiden door de gemeenschap. In het laatste geval zal deze invloed uitoefenen op de grondstofniveaus en de abundanties van de

soorten. Het arriveren van een nieuw zaadje is het begin van een mogelijke vestiging van een nieuwe soort. Hiervoor moet het zaadje niet alleen overleven, maar ook in massa gigantisch toenemen (met een factor van ruim 100) om een reproductieve ouder te worden. Bovendien hebben de zaadjes een veel grotere sterftekans dan volwassenen en is het overleven zowel afhankelijk van de groeisnelheid als van de grondstoffen. De analyse die nu volgt gaat er vanuit dat de sterftekans m_s van een zaadje per tijdseenheid constant is, maar dat de hoeveelheid tijd die hij doorbrengt als zaadje, en hiermee dus de kans om te overleven tot een volwassene, afhangt van de grondstoffen en groeisnelheden. Laat p de kans zijn dat een ontkiemend zaadje het overleeft tot een volwassene en laat y de tijd zijn die nodig is om in massa van een zaadje (B_s) tot een volwassene (B_a) te groeien. Dan nemen we aan dat

$$p = (1 - m_s)^y \text{ met } y = \frac{\ln \left[\frac{B_a}{B_s} \right]}{U}.$$

De overlevingskans tot een volwassene is hier dus een sterk dalende functie van de tijd tot rijpheid y , die op zijn beurt weer afhangt van de hoeveelheid biomassa dat een zaadje moet groeien om een volwassene te worden en van zijn grondstofafhankelijke vegetatieve groeisnelheid U . Deze groeisnelheid U is volgens Tilman goed te modelleren met een Monod functie van de beperkte hoeveelheid grondstof R , namelijk

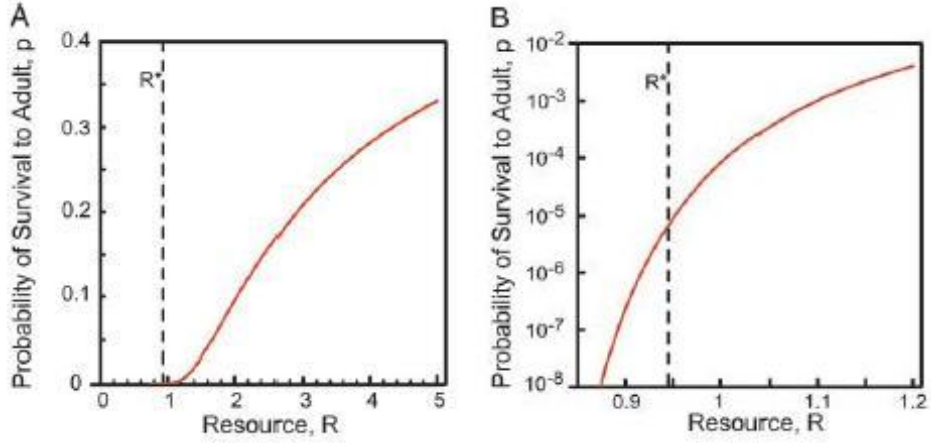
$$U = \frac{1}{B_i} \frac{dB_i}{dt} = \frac{g_i R}{R + K_i} - S_i, \quad (3.1)$$

waarbij de i verwijst naar een binnenvallend individu met g_i zijn maximale groeisnelheid, B_i zijn biomassa, K_i de waarde van R waarop de helft van de maximale groeisnelheid bereikt wordt en S_i zijn verliessnelheid van biomassa aan veroudering, herbivorie, enzovoorts. Merk op dat dit individu een positieve vegetatieve groeisnelheid heeft dan en slechts dan als $R > K_i S_i / (g_i - S_i)$.

Als we aan vergelijking 3.1 het verlies door sterfte van planten m_p toevoegen, dan wordt ook de dynamica van de biomassa van een gevestigde soort hierdoor beschreven. In het evenwicht, waar geldt dat $U = 0$, krijgen we dan

$$\begin{aligned} \frac{g_e R}{R + K_e} - S_e - m_p &= 0 \Leftrightarrow \\ R_e^* &= \frac{K_e (S_e + m_{p,e})}{g_e - S_e - m_{p,e}}. \end{aligned} \quad (3.2)$$

waarbij de e verwijst naar een gevestigde soort die de beperkte grondstof tot R_e^* reduceert. De R^* van een soort bepaalt zijn concurrerend vermogen. De soort met de laagste R^* verdringt alle andere soorten in het evenwicht



Figuur 3.1: Grondstofafhankelijke overlevingskans met $m_p = 0.2 \text{ yr}^{-1}$, $m_s = 0.4 \text{ yr}^{-1}$, $B_s = 0.1$, $B_a = 10$, $K_i = 3$, $S_i = 1.0 \text{ yr}^{-1}$ en $r_i = 5.0 \text{ yr}^{-1}$. (A) Het effect van de omgevingstemperatuur als grondstof op de kans dat een zaadje het overleeft tot een volwassene. R^* is tot waar het grondstofniveau daalt als zich een nieuw evenwicht instelt nadat de indringer zich heeft gevestigd. (B) Dezelfde curve, maar dan met p op een logaritmische schaal. Hier is duidelijk het grote effect op p van kleine veranderingen in R te zien.

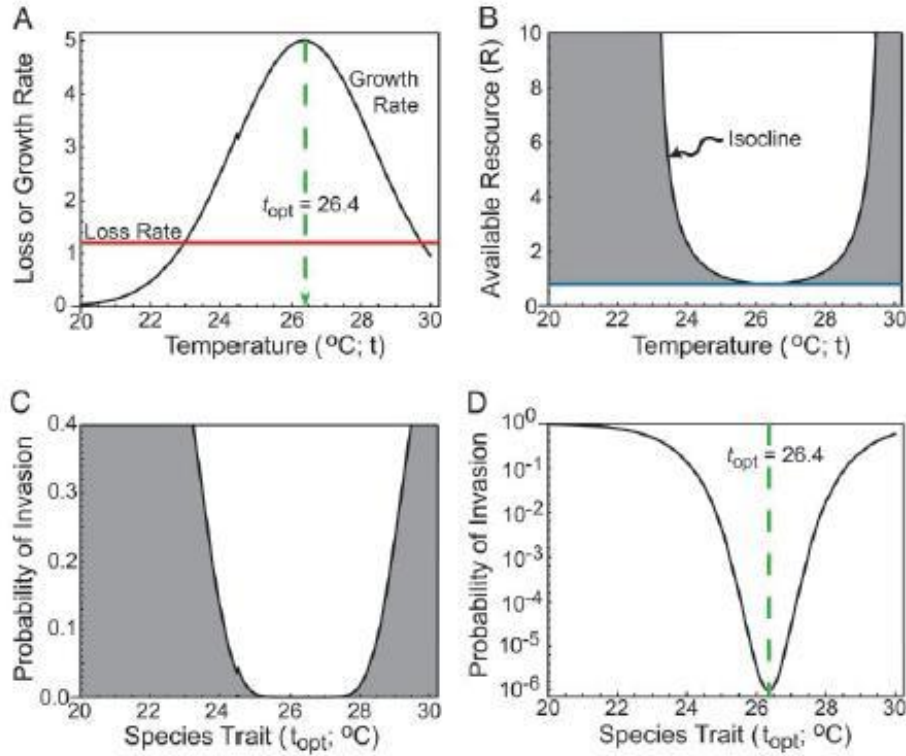
wanneer de soorten concurreren om een enkele grondstof. Als we de vergelijkingen combineren zien we dat de kans voor een zaadje van een indringer om te overleven tot een volwassene wordt gegeven door

$$p = (1 - m_s) \left(\frac{\ln \left[\frac{B_a}{B_s} \right]}{\frac{g_i R_e^*}{R_e^* + K_i} - S_i} \right). \quad (3.3)$$

Deze vergelijking laat zien dat p sterk afhankelijk is van R_e^* (zie Figuur 3.1). Wanneer een indringer een R^* heeft die groter of gelijk is aan die van een gevestigde soort, dan is de kans dat de indringer zich zal vestigen extreem klein. Voor het vervolg zullen we aannemen dat (i) soorten concurreren om een enkele grondstof, (ii) maximale groeisnelheden een Gaussiaanse functie van temperatuur zijn, (ii) soorten identiek zijn behalve in hun optimale temperatuur, en (iv) de habitat ruimtelijke heterogeniteit in temperatuur heeft. Het maakt voor de theorie echter niet uit als we temperatuur zouden vervangen door een andere factor.

De vegetatieve groeisnelheid van een indringer in een willekeurig habitat wordt nu nog steeds door vergelijking 3.1 gegeven, behalve dat g_i nu wordt gegeven door

$$g_i(t) = r_i e^{\left[\frac{-(t - t_{opt,i})^2}{2\sigma_i^2} \right]}, \quad (3.4)$$



Figuur 3.2: (A) Temperatuurafhankelijkheid van de groeisnelheid g . (B) De temperatuur- en grondstofafhankelijke isocline van de soort uit A. De isocline laat het niveau zien tot waar R vermindert zodra het populatie-evenwicht is ingesteld van deze soort. (C) De afhankelijkheid van de kans op een invasie op de optimale temperatuur van de indringer voor het geval geïllustreerd in B. (D) De curve in C op logaritmische schaal. $m_p = 0.2 \text{ yr}^{-1}$, $m_s = 0.33 \text{ yr}^{-1}$, $B_s = 0.05$, $B_a = 50$, $K_i = 2.5$, $S_i = 1.0 \text{ yr}^{-1}$ en $r_i = 5.0 \text{ yr}^{-1}$, $\sigma_i = 2^\circ\text{C}$ en $f = 10^5$.

met t de temperatuur, $t_{opt,i}$ de optimale temperatuur voor soort i , r_i de maximale groeisnelheid van zijn biomassa en σ_i de standaard deviatie van deze Gaussiaanse functie (zie Figuur 3.2A). Zodra een soort eenmaal gevestigd is zal hij de grondstof verminderen tot zijn temperatuurafhankelijke R^* . De isocline in Figuur 3.2B laat de grondstofniveaus zien die een indringer zal ervaren voor de verschillende temperaturen en het gearceerde gebied laat de grondstoffen zien die nog beschikbaar zijn. Deze niveaus bepalen vervolgens weer de overlevingskansen van de indringers (zie Figuur 3.2C en D).

Gevestigde soorten houden soortgelijke indringers sterk tegen. Bovendien neemt met elke gevestigde soort de waarschijnlijkheid van het vestigen van een nieuwe indringer over een tamelijk breed gebied van optimale temperatuurwaarden af. Dit zorgt voor een stochastische beperking van gelijk-

soortigheid, aangezien de Gaussiaanse groeicurve (Figuur 3.2A) is afgevlakt wanneer deze geïnverteerd is om de grondstofafhankelijke netto nulgroei isocline te produceren (Figuur 3.2B), die vervolgens op zijn beurt nog meer wordt afgevlakt om de curve van de kans op een invasie te geven (Figuur 3.2C). De grootte van dit effect is duidelijk zichtbaar als we naar de logaritme van de kans op het vestigen van een indringer kijken (Figuur 3.2D).

3.2 Simulatie van het samenstellen van een gemeenschap

Om te kijken hoe grondstofconcurrentie, ruimtelijke heterogeniteit en stochastische grondstofafhankelijke vestiging op elkaar inwerken om eigenschappen van gemeenschappen te bepalen, heeft Tilman simulaties gedaan van het samenstellen van een gemeenschap. Bij zijn simulaties wordt de optimale temperatuur van elke potentiële indringer gekozen door een willekeurige trekking uit de normale of uniforme verdeling. De temperatuur van de habitat die binnengevallen wordt door een zaadje, wordt willekeurig getrokken uit de kansverdeling (normaal of uniform) van alle mogelijke habitatsoorten. Verder bepalen de grondstof- en temperatuurafhankelijke overlevingskansen en de vruchtbaarheid van elke indringer of deze uitsterft of overleeft en of zijn nageslacht overleeft enzovoorts.

Een zaadje en de habitat waar deze in terecht komt worden dus onafhankelijk en willekeurig gekozen. Vervolgens wordt de overlevingskans p van het zaadje bepaald met behulp van vergelijking 3.3 en 3.4 en wordt deze vergeleken met een willekeurig getal Q uit de uniforme (0,1) verdeling. Als $p < Q$ dan sterft de indringer en worden er opnieuw een zaadje en een habitat gekozen. Als echter $p > Q$, dan overleeft het zaadje en wordt het een vruchtbare volwassene. Vervolgens worden de geboorte- en sterfteprocessen van deze volwassene en al zijn nakomelingen gevolgd voor 40 iteraties om te bepalen of deze soort uitsterft of zich zal vestigen. Elke volwassene heeft een vruchtbaarheid van f zaadjes per jaar ($f = 10^5$ in de simulatie van Tilman), waarbij elk zaadje dus weer een kans p heeft om een volwassene te worden. Als een levensvatbare populatie zich gevestigd heeft, kunnen de soorten zich verspreiden over de heterogene habitat en tot een evenwicht komen met alle eerder gevestigde soorten. Dit gehele proces wordt vervolgens geïtereerd voor een vast aantal invasies van zaadjes (gebruikelijk tussen de 10^6 en 10^8 keer).

3.2.1 Resultaten

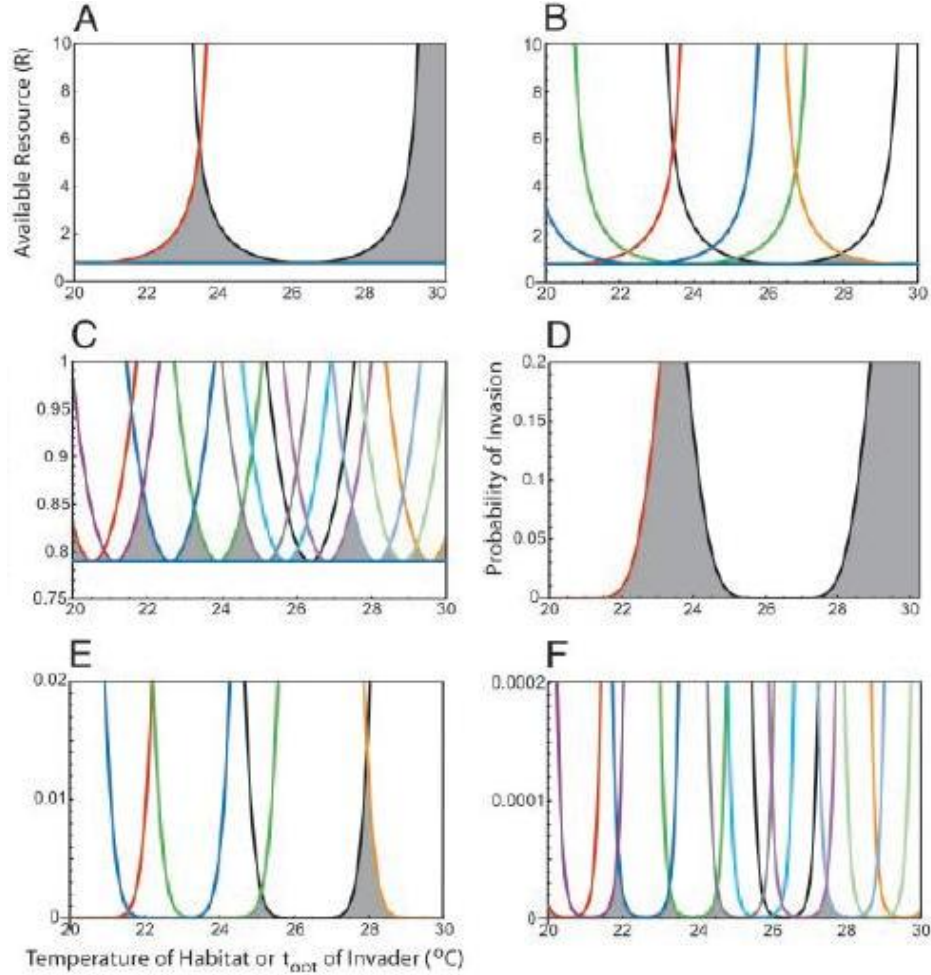
In Figuur 3.2 en 3.3 zijn de resultaten weergegeven van een simulatie waarbij uniforme verdelingen zijn gebruikt voor de habitatteremperaturen en voor de t_{opt} -waarden van de zaadjes. Merk op dat bij een nieuwe simulatie de

resultaten er heel anders uit kunnen zien, aangezien alle soorten (ongeacht hun optimale temperatuur) een even grote kans hebben om zich als eerste succesvol te koloniseren. In ons geval heeft de eerste succesvolle indringer een optimale temperatuur van 26.4°C (zie Figuur 3.2) en na 51 invasiegebeurtenissen heeft zich een tweede soort met een optimale temperatuur van 20.5°C gevestigd. Deze twee soorten hebben het grondstofniveau verlaagd (zie Figuur 3.3A), wat de invasiekansen weer heeft beïnvloed (zie Figuur 3.3B). Na 7.600 invasiegebeurtenissen hebben zich nog drie soorten gevestigd, met optimale temperaturen van 22.6 , 23.9 en 29.6°C . We konden al zien in Figuur 3.3D dat met de eerste twee gevestigde soorten er voor deze temperaturen inderdaad nog een grote invasiekans was. Het niveau en patroon van de grondstof die de vijf gevestigde soorten niet hebben geconsumeerd (zie Figuur 3.3B) bepalen vervolgens weer de kansen voor de volgende invasie (zie Figuur 3.3E). Uiteindelijk hebben zich in deze simulatie na 580.000 invasiegebeurtenissen in totaal 11 soorten gevestigd. Deze soorten hebben samen zo weinig grondstof overgelaten (zie Figuur 3.3C) en daardoor de invasiekansen dusdanig klein gemaakt (zie Figuur 3.3F), dat de grootste kans op een volgende invasie rond de 0.00005 ligt en enkel van toepassing is op soorten met een optimale temperatuur van rond de 21.9°C die een habitat met een dergelijke temperatuur koloniseren. Geen van de volgende 420.000 binnendringers heeft zich in deze simulatie dan ook gevestigd.

3.2.2 Algemene kenmerken van stochastische samenstelling

Het eerste wat opvalt uit de simulatie is dat het aantal soorten in het begin snel toeneemt, maar daarna afvlakt. Uit nog honderden extra simulaties blijkt dat het aantal soorten logaritmisch toeneemt met de invasiegebeurtenissen (zie Figuur 3.4A). Dat het steeds langer duurt voor een nieuwe soort zich vestigt, wordt veroorzaakt door de lagere en meer uniforme grondstofniveaus die ontstaan naarmate het samenstellen vordert. Dit patroon van grondstofverlaging zorgt ervoor dat de kans voor een binnendringer om zich te vestigen exponentieel afneemt als de diversiteit toeneemt (zie Figuur 3.4B). Een andere factor die het aantal soorten kan beïnvloeden is de massa-hoeveelheid waarin een zaadje moet toenemen om een vruchtbare volwassene te worden (zie Figuur 3.4C).

Een ander belangrijk algemeen kenmerk van het samenstellen van een gemeenschap door middel van stochastische concurrentie is dat, in tegenstelling tot Hubbells neutrale theorie, de relatieve abundanties van soorten afhangen van hun eigenschappen en milieufactoren. De meest voorkomende soorten zijn gemiddeld de beste concurrenten voor de meest voorkomende toestanden. Dit is te zien in Figuur 3.5A, waar de relatieve abundanties van soorten is weergegeven voor vijf simulaties, die onder dezelfde omstandigheden zijn uitgevoerd, met een Gaussiaanse verdeling (met $\mu = 25^{\circ}\text{C}$ en $\sigma = 3^{\circ}\text{C}$) voor de temperaturen. De relatieve abundantie van een soort daalt

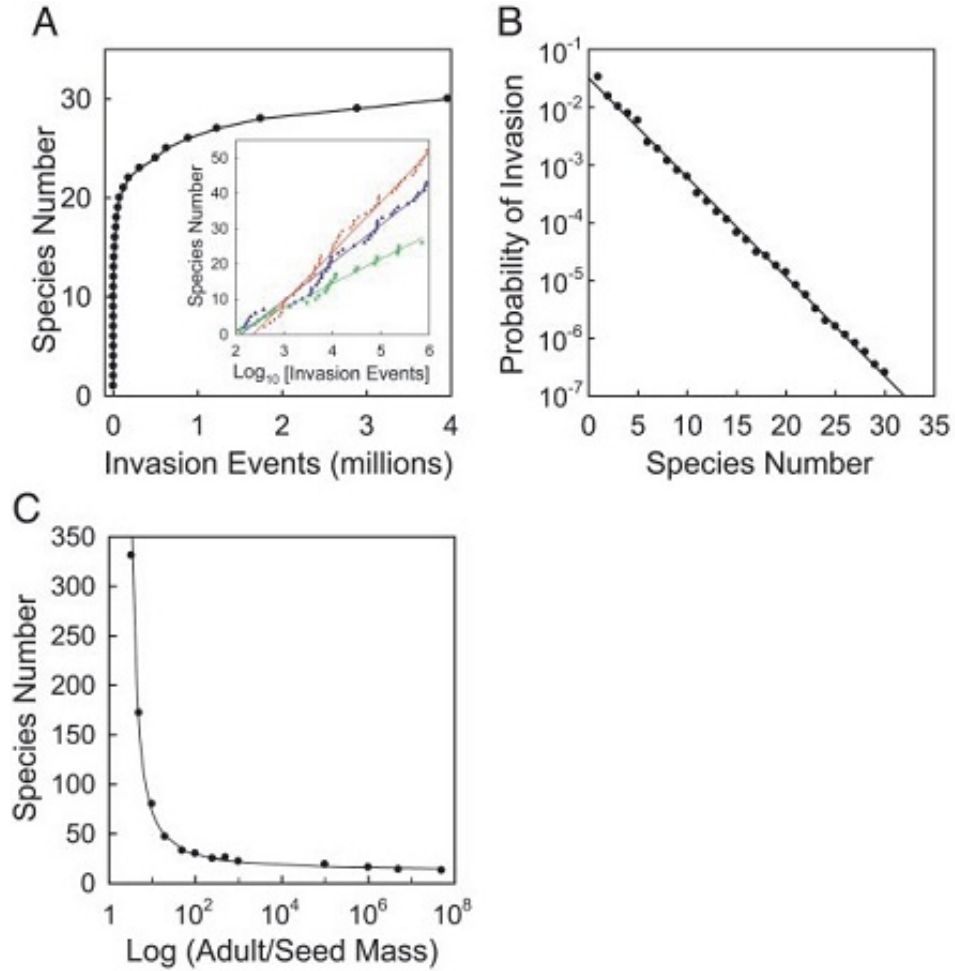


Figuur 3.3: Samenstelling van een gemeenschap door middel van stochastische concurrentie, gebaseerd op een simulatie van vergelijking 3.1, 3.2, 3.3 en 3.4. De temperatuur van een habitat en de optimale temperatuur van een zaadje zijn beide onafhankelijk en willekeurig getrokken uit een uniforme verdeling op het temperatuurinterval van 20°C tot 30°C . Beschikbare grondstofniveaus voor de gemeenschap nadat twee soorten zich hebben gevestigd zijn weergegeven in (A), nadat vijf soorten zich hebben gevestigd in (B) en nadat elf soorten zich hebben gevestigd in (C). De kansen op een volgende invasie voor de gevallen van (A), (B) en (C) zijn weergegeven in respectievelijk (D), (E) en (F), waarbij is aangenomen dat elke soort een plaats koloniseert met een temperatuur die gelijk is aan zijn optimale temperatuur.

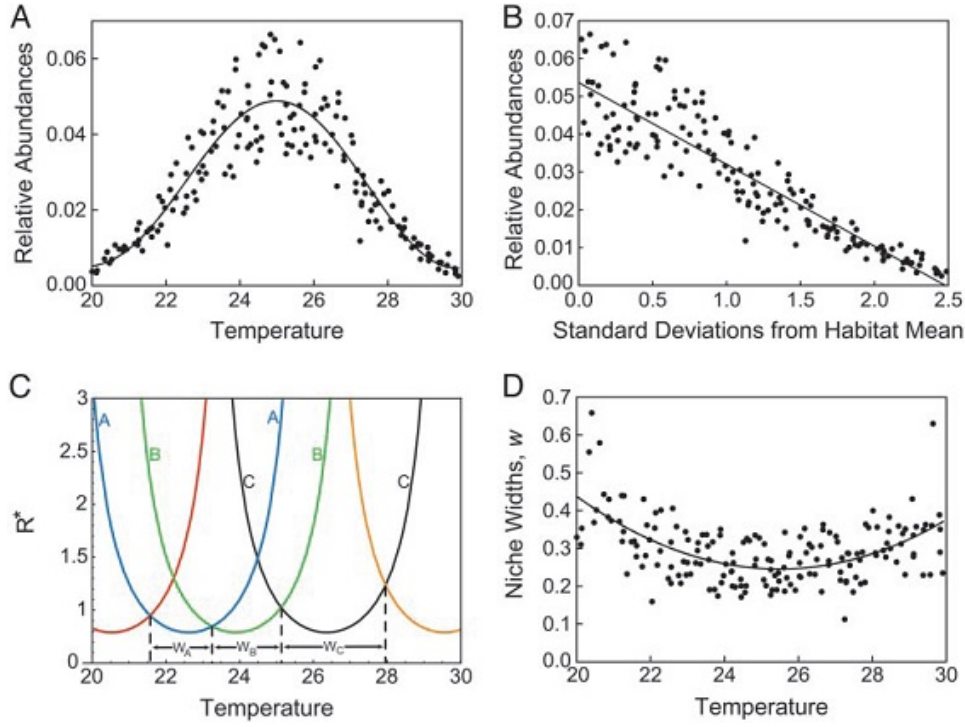
met de afwijking tussen zijn optimale temperatuur en de gemiddelde temperatuur van de habitat (gemeten in standaard deviaties, zie Figuur 3.5B). Deze overeenkomst tussen eigenschappen van soorten en hun abundantie treedt op omdat soorten over ongeveer even grote stukken van de habitat heersen. De beste concurrenten voor de meest voorkomende toestanden hebben een grote abundantie, simpelweg omdat ze in staat zijn te voorkomen dat soortgelijke soorten zich daar ook vestigen. De nichebreedte van een dergelijke soort is het temperatuurgebied waar hij de laagste R^* heeft en dus het gebied waar hij dominant is. Zo hebben de soorten A, B en C in Figuur 3.5C een nichebreedte van respectievelijk w_A , w_B en w_C .

Het samenstellen van een gemeenschap door middel van stochastische concurrentie zorgt ervoor dat soorten ongeveer gelijke nichebreedtes hebben. In Figuur 3.5D zijn geobserveerde nichebreedtes weergegeven voor vijf simulaties. We zien weliswaar geen horizontale lijn, maar met behulp van statistische toetsen heeft Tilman kunnen concluderen dat zijn model voor het samenstellen van een gemeenschap wel degelijk zorgt voor relatief gelijkmatig verdeelde soorten.

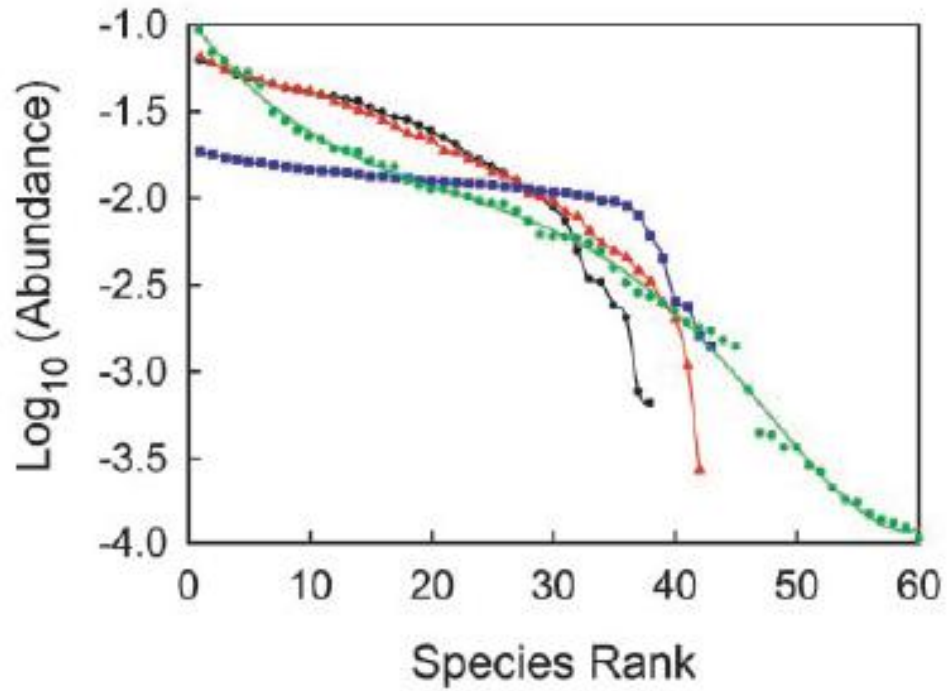
Net als Hubbell kan ook Tilman met zijn stochastische niche theorie de verdeling van de relatieve abundantie van soorten bepalen (zie Figuur 3.6). Opvallend is dat deze curven erg veel lijken op de curven van de neutrale theorie, terwijl beide een andere onderliggende oorzaak hebben. De vraag blijft dan ook welke theorie het beste is om de relatieve abundantie van soorten te voorspellen.



Figuur 3.4: Diversiteit en invasie. (A) Dynamica van soortvermeerdering gedurende samenstelling door middel van stochastische concurrentie. Gebaseerd op een simulatie met de Gaussiaanse verdeling (met $\mu = 25^\circ\text{C}$ en $\sigma = 2^\circ\text{C}$) voor zowel de habitattemperaturen als de optimale temperaturen van zaadjes. Er zijn dezelfde parameters als in Figuur 3.2 en 3.3 gebruikt, behalve dat $\sigma_i = 0.4^\circ\text{C}$. De invoeging laat zien dat het aantal soorten logaritmic toeneemt met de invasiegebeurtenissen. (B) Logaritme van de kans op een volgende invasie neemt lineair af met het aantal soorten. (C) Aantal soorten na 10^6 invasiegebeurtenissen met op de x-as de verhouding tussen de biomassa van een volwassene en van een zaadje (B_a/B_s).



Figuur 3.5: Resultaten van het samenstellen van een gemeenschap door middel van stochastische concurrentie. (A) Resultaten van vijf hetzelfde uitgevoerde simulaties met de Gaussiaanse verdeling voor zowel de habitat-temperaturen als de optimale temperaturen van de zaadjes. De parameters zijn hetzelfde als in Figuur 3.4. (B) De relatieve abundantie data van A uitgezet tegen het aantal standaard deviaties van de habitat heterogeniteit ($\sigma = 2^\circ\text{C}$) die de optimale temperaturen van soorten verschillen van de gemiddelde habitat temperatuur. De meest voorkomende soorten zijn degene met optimale temperaturen die corresponderen met de meest voorkomende habitattypes. (C) De nichebreedte is gedefiniëerd als het bereik van temperaturen waarin een soort dominant is. (D) De waargenomen nichebreedtes voor de vijf simulaties van A en B.



Figuur 3.6: Relatieve abundantie van soorten. Er is steeds het gemiddelde van vijf simulaties met elk 10^7 invasiegebeurtenissen genomen. Blauwe curve: uniforme verdeling voor zowel de habitattemperaturen als de t_{opt} -waarden met dezelfde parameters als in Figuur 3.2 en 3.3, behalve dat $\sigma_i = 0.4^\circ\text{C}$. Rode curve: Gaussiaanse habitattemperaturen en uniforme t_{opt} -waarden met dezelfde parameters als de blauwe curve maar met $\mu = 25^\circ\text{C}$ en $\sigma = 2^\circ\text{C}$ voor de habitat. Zwarte curve: Gaussiaanse habitattemperaturen en Gaussiaanse t_{opt} -waarden (hetzelfde geval als weergegeven in Figuur 3.4 en 3.5). Groene curve: Gaussiaanse habitattemperaturen (met $\mu = 28.5^\circ\text{C}$ en $\sigma = 2^\circ\text{C}$) en Gaussiaanse t_{opt} -waarden (met $\mu = 21.5^\circ\text{C}$ en $\sigma = 2^\circ\text{C}$) en verder dezelfde parameters als in Figuur 3.4 en 3.5 behalve dat $\sigma_i = 0.09^\circ\text{C}$.

Hoofdstuk 4

Discussie

Bijna een eeuw lang is de niche de conceptuele basis geweest voor de ecologische wetenschap. Al die tijd hebben ecologen geprobeerd om verdelingspatronen, abundanties en coëxistentie van soorten te verklaren aan de hand van niches. Zo stelt het concurrerende uitsluitingsprincipe dat twee soorten niet dezelfde ecologische niche kunnen bezetten. Hubbell gaat er in zijn neutrale theorie echter vanuit dat de nicheverschillen irrelevant zijn om het samenleven van concurrenten te verklaren. Naar zijn mening neemt concurrerende uitsluiting zoveel tijd in beslag, dat andere processen als speciatie, spreiding en ecologische drift domineren.

Het is opmerkelijk hoeveel discussie er sinds Hubbells neutrale theorie is ontstaan over de vraag wat nu de beste theorie is om biodiversiteit te verklaren. Het tegenstrijdige voor de meeste ecologen is dat ondanks Hubbells onrealistische aannames zijn neutrale theorie ecosystemen kan voorspellen die precies lijken op de werkelijkheid. Sceptici zeggen echter dat het nadenken van patronen iets anders is dan het daadwerkelijk begrijpen van de mechanismen die de patronen veroorzaken. En het probleem van de neutraliteitsaannames is dat deze bijna niet te testen zijn. De grote vraag blijft daarom of biodiversiteit uit neutrale ecologische processen volgt, wat zou betekenen dat ecologen het belang van niches hebben overschat, of dat de accuraatheid van het neutrale model toeval is.

In eerste instantie kon Hubbell mij geheel overtuigen van zijn theorie. Na het lezen van allerlei kritiek van wetenschappers sloeg de twijfel echter snel toe. Ik had er niet bij stil gestaan dat aannames zoals functionele equivalentie tussen verschillende soorten nogal onrealistisch zijn. Toen ik vervolgens Tilmans stochastische niche theorie voor het eerst las, kon ik me daar dan ook erg goed in vinden. Zijn aannames zijn een stuk realistischer en het samenstellen van de gemeenschap wordt op een simpele maar logisch klinkende manier gemodelleerd. Wanneer ik me echter ook hier beter in ging verdiepen, merkte ik dat ik het er toch niet mee eens ben. Allereerst is het onduidelijk hoe de abundantie van elke gevestigde soort precies bepaald

wordt en bovendien voorspelt de theorie dat wanneer een soort eenmaal gevestigd is, deze altijd voort zal blijven bestaan.

Al met al merk ik dat ik in de loop van mijn scriptie uiteindelijk meer aan Hubbells kant sta. Het kan toch niet simpelweg toeval zijn dat zijn model zo goed klopt met de werkelijkheid? Het probleem is vooral dat het zo moeilijk te begrijpen is waarom het werkt, omdat de aannames niet realistisch zijn. Verder heeft de theorie wel zijn beperkingen. Het is bijvoorbeeld alleen van toepassing binnen hetzelfde trofisch niveau. Zo kan het wel de diversiteit van bomen en de diversiteit van herbivorische insecten verklaren, maar niet hoe het aantal boomsoorten het aantal herbivorische insecten kan beïnvloeden. Bovendien zegt Hubbell in zijn boek dat het meer aannemelijk is dat de theorie geldt voor planten dan voor dieren, omdat verschillende soorten planten elkaar meer overlappen in de manier waarop ze grondstoffen benutten dan dieren.

Nawoord

Het kiezen van een onderwerp voor mijn Wiskunde Bachelorscriptie was niet makkelijk. Aangezien mijn passie voor voeding en gezondheid mij de afgelopen drie jaar vaak heeft doen twijfelen over de keuze van mijn studie, hoopte ik met mijn scriptie een mogelijkheid te vinden om mijn passie met mijn studie te combineren. Helaas bleek al snel dat dit een onmogelijke opgave zou zijn. Vervolgens richtte ik me meer op het gezondheidsaspect en besloot ik mijn scriptie over Wiskundige modellen voor borstkanker te doen. Omdat ook hier de hoeveelheid informatie zeer beperkt was, zonk de moed me alweer snel in de schoenen. Ondertussen volgde ik het vak Populatiedynamica bij Bob Planqué en ontdekte ik hoe leuk ik de Biologische Wiskunde vind. Bob stelde voor om mijn begeleider te zijn en dat ik mijn scriptie zou baseren op het boek *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* van Stephen P. Hubbell. Naarmate ik me er meer in ging verdiepen, begon ik het steeds interessanter en leuker te vinden. Ik heb dan ook met veel plezier aan mijn scriptie gewerkt en ben trots op het resultaat.

Ter afsluiting wil ik graag vier mensen in het bijzonder bedanken. Allereerst mijn begeleider Bob, voor al zijn tijd, hulp en interesse. En verder mijn ouders en Tim voor het kritisch doornemen van mijn scriptie, hun waardering voor mijn prestaties en hun interesse en steun in wat ik doe.

Bibliografie

- [1] G. Bell. The distribution of abundance in neutral communities. *American Naturalist*, 155:606–617, 2000.
- [2] J. Chave. Neutral theory and community ecology. *Ecology letters*, 7:241–253, 2004.
- [3] W. Ewens. The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theoretical Population Biology*, 3:87–112, 1972.
- [4] S. P. Hubbell. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, 2001.
- [5] S. Karlin and J. McGregor. Addendum to a paper of w. ewens. *Theoretical Population Biology*, 3:113–116, 1972.
- [6] R. Levins. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, 1968.
- [7] R. H. MacArthur and E. O. Wilson. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, 1967.
- [8] R. May and A. McLean. *Theoretical ecology*. Oxford University Press, 2007.
- [9] A. S. Corbet R. A. Fisher and C. B. Williams. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12:42–58, 1943.
- [10] M. R. Rose. *Quantitative Ecological Theory*. John Hopkins University Press, 1987.
- [11] D. Tilman. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101:10854–10861, 2004.
- [12] J. Whitfield. Neutrality versus the niche. *Nature*, 417:480–481, 2002.