

bionieuws

editie 9, 27-05-2006

achtergrond

Ecologisch nihilisme

Vijf jaar geleden bracht Stephen Hubbell de ecologie in rep en roer met zijn 'neutrale theorie,' waarin niches er niet toe doen. Inmiddels beginnen de bewijzen tegen neutraliteit binnen te stromen. Maar dat maakt de waardering er niet minder om.

Door Menno Schilthuizen

© *bionieuws*

'When we look at the plants and bushes clothing an entangled bank, we are tempted to attribute their proportional numbers and kinds to what we call chance. But how false a view this is!' Zo schreef Darwin het bijna anderhalve eeuw geleden in een beroemd geworden passage. Als je ergens een stuk bos omkapt, komt er eerst een heel andere vegetatie op, zo ging hij verder. Maar na verloop van tijd benadert de soortensamenstelling steeds meer de oorspronkelijke. Dat zie je bijvoorbeeld, zei Darwin, aan oude Indiaanse grafheuvels, die exact dezelfde flora dragen als het gebied eromheen.

En zo ook dachten tot voor kort de meeste ecologen erover. De dier- en plantensoorten in een gebied en hun relatieve algemeenheden worden bepaald door de aanwezigheid van niches van die verschillende soorten. Er zit wel wat ruimte in voor toevalsprocessen, maar niet veel. Geen wonder dus dat ecologen zich een groot deel van de twintigste eeuw voornamelijk met niches hebben beziggehouden. Maar, zo bleek onlangs uit een overzichtsartikel, de laatste jaren zit de klad erin. Want tussen 1990 en 2004 verschenen maar dertien studies aan plantenniches.

Eikel

Dat de niche als onderzoeksobject in het slop geraakt lijkt te zijn, zou best te maken kunnen hebben met een nieuwe visie die sinds kort opgeld doet. In 2001 publiceerde de Amerikaanse tropisch ecooloog Stephen Hubbell namelijk zijn boek *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. En het sloeg in als een bom. Biodiversiteitsgoeroe Edward O. Wilson noemde het 'een van de belangrijkste bijdragen aan de ecologie en biogeografie in een halve eeuw'.

De 64-jarige Hubbell is dan ook niet de eerste de beste. Hij bekleedt posities als hoogleraar aan de Universiteit van Georgia, en als stafid aan het Smithsonian Tropical Research Institute in Panama, en heeft bovendien een nominatie voor de Crafoord-prijs (de 'Nobel' van de wetenschappen waar geen Nobelprijs voor bestaat) op zak. Maar liefst acht keer heeft hij over zijn onderzoek aan tropische biodiversiteit in *Science* en *Nature* gepubliceerd. 'Ik ben zeer van hem onder de indruk; en hij kan zijn onderzoek goed verkopen,' zegt de Leidse ecooloog Jacques van Alphen.

Heel kort gezegd betoogt Hubbell dat de diversiteit en frequentieverdeling van soorten, althans binnen één groep van ecologisch vergelijkbare organismen (zeg boomsoorten in een bos, of koraalsoorten van een koraalrif) helemaal te begrijpen valt als het evenwicht tussen immigratie, soortvorming en uitsterven. Ook als die soorten ecologisch identiek zijn. Met andere woorden: het is een kansproces waar niches geen rol bij hoeven te spelen. Een eikel die op een open plek in het bos landt heeft daar dus evenveel kans uit te groeien tot een volwassen boom als bijvoorbeeld een kastanje of beukenootje. Terwijl de niet-neutrale ecologie ervan uitgaat dat het belangrijk is dat een eikel een hogere kans heeft wanneer de omstandigheden in die open plek voldoen aan de typische 'eikenniche' (zie kader).

Strikt genomen is een dergelijke nihilistische kijk op biodiversiteit niet nieuw. De beroemde, veertig jaar oude theorie van de eilandbiogeografie bijvoorbeeld, omzeilt niches net zo goed en Hubbell zegt dan ook in alle bescheidenheid dat hij niet meer heeft gedaan dan

eilandbiogeografie te verbinden met de studie van frequentieverdelingen van soorten. Toch had zijn theorie een lange wordingsgeschiedenis. In 1979 maakte hij al een beginnetje in een artikel in Science en in 1997 presenteerde hij een uitgewerkte versie van het neutrale model in het tijdschrift Coral Reefs. Maar de discussie barstte pas los na het verschijnen van zijn boek, dat inmiddels maar liefst 648 keer is geciteerd in de wetenschappelijke literatuur.

Fynbos

'Hubbells model is wiskundig erg elegant,' zegt theoretisch ecooloog Brian McGill van McGill University (geen familie) in het Canadese Montreal. Hij legt uit dat een van de voorspellingen ervan is dat de frequentieverdeling van soorten voldoet aan een zogenoemde nulsom-multinomiaal. En Hubbell claimt in zijn boek dat dat inderdaad heel mooi opgaat voor bijvoorbeeld de boomsoorten op het Panamese eiland Barro Colorado. 'Toen ik dat voor het eerst las, dacht ik, "Te gek voor woorden! Dat kan niet waar zijn!"' zegt McGill.

Maar het viel hem op dat Hubbell niet had getoetst of zijn model de gegevens inderdaad beter beschrijft dan andere modellen. Dus gebruikte McGill de Barro-Coloradogegevens om te kijken of de nulsom-multinomiaal het beter deed dan de lognormale verdeling. Dit laatste model wordt al zestig jaar gebruikt om frequentieverdelingen van soorten te beschrijven, en wordt verwacht als soorten zich verdelen over niches. Zoals McGill in 2003 in Nature rapporteerde, vond hij dat de lognormale verdeling juist beter paste dan door het neutrale model gegenereerde verdelingen. Vier maanden later sloeg Hubbell terug door in Nature te melden dat een analytische formule voor de nulsom-multinomiaal weer wél beter paste. En komende maand verschijnt een stuk in Ecology waarin McGill dat dan weer weerlegt.

Een vergelijkbaar mathematisch debat speelde eind vorig jaar. In Science publiceerden Andrew Latimer van de Universiteit van Connecticut en collega's een analyse van de beroemde 'fynbos' flora van de Zuidafrikaanse Kaapprovincie. Fynbos staat bekend als een levensgemeenschap met hoge diversiteit, veel soortvorming en weinig migratie tussen gebieden. Door de neutrale theorie toe te passen op hun floristische frequentieverdelingen, wisten de onderzoekers zowel de lage migratie tussen gebieden als de hoge mate van soortvorming exact te bepalen.

Maar, zegt Rampal Etienne van de Rijksuniversiteit Groningen, 'ze hadden de methode niet correct toegepast.' In de afgelopen jaren ontwikkelde Etienne een nauwkeuriger bepaling van de neutrale parameters in een serie artikelen in Ecology Letters. Toen hij daarmee de fynbos-gegevens heranalyseerde (Science, 3 februari 2006) bleek dat er voor de meeste gebieden twee even waarschijnlijke oplossingen waren: hoge migratie en lage soortvorming, of juist het omgekeerde. En hoewel dit niets afdoet aan de neutrale theorie op zich, zegt Etienne, 'toont het wel de beperkingen van het gebruik van frequentieverdelingen aan.'

Tsunami's

De neutrale theorie lijkt dus een beetje in een dip te zitten. De methode 'faalt,' zegt McGill. Ook Van Alphen heeft zo zijn bedenkingen over de algemene toepasbaarheid ervan. Hij wijst erop dat een van de aannamen van Hubbells theorie is dat er een constant aantal individuen is: dus een situatie waarbij ieder plekje in het ecosysteem bezet is en een nieuw individu zich alleen maar kan vestigen als een ander het loodje legt. Dat geldt inderdaad voor bomen in een bos of koralen op een koraalrif. Maar, zegt Van Alphen, 'de neutrale literatuur begint vervuild te raken met voorbeelden die daar helemaal niet aan voldoen,' en hij noemt onderzoek aan nachtvlinders en vissen. 'Het is onzin om daar Hubbells theorie ook op te willen toepassen,' zegt hij.

Toch zijn de meeste ecologen blij met de neutrale revolutie, al was het maar omdat het wat leven in de brouwerij brengt. 'Hubbells boek heeft me ontzettend gestimuleerd om na te gaan denken,' zegt Van Alphen. En in een artikel dat in het augustusnummer van Trends in Ecology and Evolution gaat verschijnen zegt Etienne dat de theorie een uitstekend nulmodel is en bovendien 'een rijk debat in gang heeft gezet' en 'ontwikkelingen in de gemeenschapsecologie heeft gestimuleerd en zal blijven stimuleren.'

Tegelijkertijd beginnen zowel de theorie als de toetsen ervan zich te verfijnen. In Nature van

5 december vorig jaar publiceerde Hubbell samen met Igor Volkov van de Pennsylvania State University en anderen een aangepaste versie van de neutrale theorie. Hierin gaven ze zeldzame soorten een klein voordeel en algemene soorten een klein nadeel; een bekend verschijnsel wanneer individuen die uit de buurt van soortgenoten opgroeien minder last hebben van soortspecifieke parasieten. De aangepaste theorie bleek eveneens goed te passen op werkelijke frequentieverdelingen (hoewel dat in een debat in Nature van 4 mei weer in twijfel werd getrokken door onder andere de Groningse groep). En Etienne laat weten aan een artikel te werken waarin hij aantoont dat ook de aanname van een constant aantal individuen niet essentieel is, wat de toepasbaarheid van de theorie verder vergroot.

Er gaan dan ook stemmen op om niet langer alleen te kijken naar frequentieverdelingen. Zo zegt de neutrale theorie (in tegenstelling tot Darwin) dat de soortensamenstelling van een levensgemeenschap willekeurig is en van plek tot plek sterk zal verschillen. Die voorspelling werd onlangs getoetst door Maria Dornelas en collega's van de Australische James Cook University (Nature, 2 maart). Ze vonden niet alleen dat bij koraalriffen de soortensamenstelling van de koralen sterk verschilde, maar dat die zó ongecontroleerd van plek tot plek fluctueerde dat zelfs de neutrale theorie er geen raad mee wist. Vermoedelijk komt dit doordat ecologische catastrofes (orkanen en tsunami's) zo vaak voorkomen dat koraalriffen de kans niet krijgen te stabiliseren.

Het kan dus nog wel even duren voordat de neutrale theorie zich heeft ontwikkeld tot een echte 'unified' theorie van biodiversiteit. Maar dat we op de goede weg zitten staat voor Etienne als een paal boven water. Hij denkt dan ook dat de vrees van klassieke niche-georiënteerde ecologen onterecht is. 'Op de schaal van insecten en hun waardplanten moet je niet de neutrale theorie willen toepassen. Drie moleculen gedragen zich ook niet als een gas.'

Kader: Grafisch verwerpen

In een habitat komen, binnen dezelfde trofische groep, gewoonlijk weinig erg algemene en veel zeldzame soorten voor. Die frequentieverdeling wordt meestal weergegeven in een 'standard rank-abundance plot', waarin op de x-as de rangorde van de soorten staat weergegeven en op de logaritmische y-as de relatieve frequentie van elke soort. Meer dan 25 verschillende modellen zijn inmiddels ontwikkeld om die curve te beschrijven. De 60 jaar geleden beschreven lognormale verdeling van Preston levert bijvoorbeeld een curve die aan het eind abrupt s-vormig ombuigt: relatief weinig extreem zeldzame soorten. De nulsom-multinomiaal van Hubbell daarentegen buigt rechts veel geleidelijker af: relatief veel extreem zeldzame soorten. Hubbell zegt dat zijn model tellingen uit het veld beter beschrijft dan de andere modellen.

Kader: Recept voor een revolutie

In zijn neutrale theorie gaat Hubbell uit van een gemeenschap van een constant, groot aantal individuen binnen dezelfde trofische groep, bijvoorbeeld bomen in een tropisch bos. Bij iedere tijdstap in het proces wordt één individu vervangen door een willekeurig gekozen nakomeling van de al aanwezige soorten, waarbij er altijd een kleine kans bestaat dat op dat moment soortvorming plaatsvindt. Het model kan ook worden uitgebreid met een extra hiërarchisch niveau, een aantal plaatselijke gemeenschappen die onderling migranten uitwisselen. Na een groot aantal stappen volgt de frequentieverdeling van de soorten een zogenoemde nulsom-multinomiaal, die sterk lijkt op frequentieverdelingen die in de natuur worden waargenomen, zonder dat de niches van de soorten in het model zijn betrokken. Veel ecologen vinden het moeilijk te accepteren dat biodiversiteit op zo'n 'on-ecologische' manier verklaard kan worden. ■