

Bachelorproject

Coëvolutie en Soortvorming

Jaldert Rombouts [1398601] Tessa Verhoef [1404148]
Matthijs Zwinderman [1398660]

Begeleider: Bart de Boer

Rijksuniversiteit Groningen

16 juli 2006

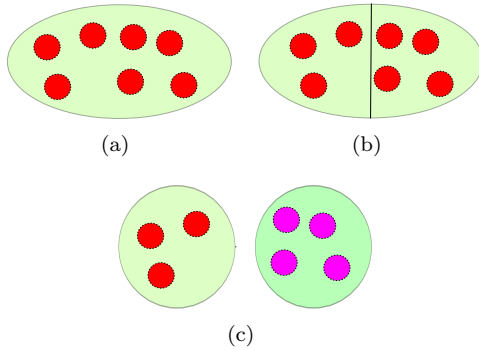
Samenvatting

Binnen de evolutiebiologie is soortvorming een onopgelost probleem. Vaak wordt aangenomen dat een geografische barrière de oorzaak is van een vertakking van één soort in twee of meerdere andere soorten. Deze verklaring valt onder de noemer allopatrische soortvorming. In dit artikel is een alternatieve verklaring onderzocht, de zogeheten sympatrische soortvorming. Deze verklaring is onder evolutiebiologen een bron van discussie waarbij er vaak wordt gedacht dat sympatrische soortvorming in de natuur niet of slechts onder specifieke omstandigheden voorkomt. In dit artikel is onderzocht of soortvorming in een gemengde populatie kan ontstaan als er coëvolutie bestaat tussen prooidieren en roofdieren. Een prooidier heeft hierbij beperkte middelen om zich te verdedigen tegen verschillende typen roofdieren. De aanname is dat de roofdiersoort zich zal splitsen, aangezien de prooidiersoort zijn middelen dan over twee soorten verdediging moet verdelen, wat voordeel oplevert voor individuen in beide groepen van de roofdiersoort. Deze hypothese is onderzocht met behulp van een agent-gebaseerd, nonspatieel, random-mixing computermodel. Met dit model zijn experimenten gedaan om vast te stellen of deze vorm van soortvorming mogelijk is en zo ja, onder welke voorwaarden. Ook is onderzocht of de soortvorming daadwerkelijk ontstaat als gevolg van de interactie tussen prooidiersoort en roofdiersoort. We laten zien dat soortvorming binnen het model inderdaad ontstaat en dat dit onder uiteenlopende parameterinstellingen gebeurt. Ook laten we zien dat de interactie tussen prooidier en roofdier hieraan ten grondslag ligt.

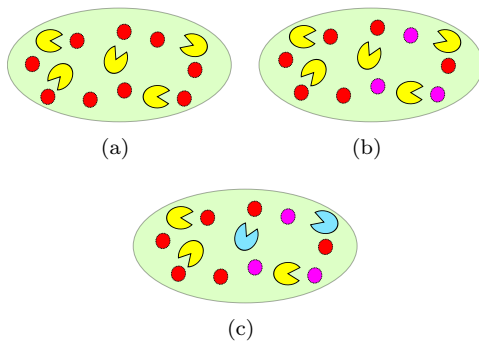
1 Inleiding

Evolutiebiologen zijn het er nog altijd niet over eens welke oorzaak er aangewezen moet worden voor het ontstaan van nieuwe soorten in de biologie. Dat de diversiteit van organismen steeds verandert is duidelijk, maar wat deze verandering precies veroorzaakt blijft een raadsel. Grofweg zijn er twee theorieën die soortvorming proberen te verklaren. De meest geaccepteerde theorie is *allopatrische soortvorming*. Hierbij wordt er aangenomen dat een geografische barrière de oorzaak is van het splitsen van een groep (zie figuur 1). Als beide groepen lang genoeg niet bij elkaar kunnen komen en onafhankelijk van elkaar evolueren

en zich aanpassen aan de nieuwe omgeving, dan kunnen ze op een gegeven moment niet meer met elkaar voortplanten en zijn er twee soorten ontstaan. De andere theorie, *sympatrische soortvorming*, zegt dat soorten ook kunnen ontstaan zonder dat een geografische barrière hiervan de oorzaak is (zie figuur 2). Hierbij splitst een populatie zich in twee groepen terwijl ze nog wel door elkaar leven. Er is dan geen sprake van een fysieke barrière, maar er moet een ander mechanisme van kracht zijn dat zorgt voor de splitsing. Heel lang werd allopatrische soortvorming gezien als de enige juiste theorie voor het ontstaan van soorten, maar steeds vaker wordt ook sympatrische soortvorming als serieuze verklaring beschouwd. Dit



Figuur 1 – *Allopatrische soortvorming.* (a) *Be-gintoestand.* (b) *Ontstaan van een geografische barrière.* (c) *Soortvorming*



Figuur 2 – *Sympatrische soortvorming.* (a) *Be-ginsituatie met interactie tussen roofdiersoort en prooidiersoort.* (b) *Splitsen van de prooidiersoort in twee groepen.* (c) *Reactie van de roofdiersoort.*

komt doordat er steeds meer bewijs gevonden wordt in de richting van deze verklaring, onder andere door resultaten van computermodellen en voorbeelden die in de natuur zijn gevonden.

In dit artikel zal worden besproken hoe met een eenvoudig model het ontstaan van soorten zonder geografische barrière is onderzocht. Dit model simuleert een situatie waarin er coëvolutie bestaat tussen een roofdier- en een prooidiersoort. De interactie tussen de twee populaties stellen we ons als volgt voor: de prooidieren moeten zich verdedigen tegen de roofdieren en de roofdieren proberen deze verdediging te omzeilen. Stel dat er een insectensoort is die zich moet voeden met een bepaalde plantensoort, de prooi. Als deze plantensoort zich zo evolueert dat hij giftig wordt voor de insecten, dan zal de insectensoort zich zo evolueren dat het gif zo min mogelijk schade aanricht, terwijl de prooi zich steeds meer zal

specialiseren tegen de insecten. Om deze *arms race* te doorbreken zou het gunstig kunnen zijn voor de insecten om zich te vertakken in twee soorten, zodat de prooi zich niet meer kan specialiseren in zijn verdediging tegen één type roofdier.

De populaties roofdieren en prooidieren in het model bestaan uit individuen met een circulair genotype, gebaseerd op een verdeling die vergelijkbaar is met een Gaussiaanse verdeling. Er is een directe afbeelding van genotype op fenotype. Het model is nonspatueel en voortplanting gebeurt asexueel. Generaties worden los van elkaar beschouwd. Met dit model is onderzocht onder welke voorwaarden er sympatrische soortvorming kan ontstaan door de interactie tussen een roofdiersoort en een prooidiersoort.

In de volgende sectie zal een kort overzicht van de literatuur worden gegeven, waarna in de probleemstelling de precieze onderzoeksvraag wordt geïntroduceerd. Hierna zal uiteengezet worden hoe het model is opgebouwd en in de daaropvolgende sectie zal de implementatie worden besproken. Vervolgens wordt een overzicht gegeven van de experimenten die we hebben gedaan, gevolgd door een bespreking van de resultaten. Het artikel wordt afgesloten met een discussie en een conclusie.

2 Literatuur in vogelvlucht

Thoday en Gibson (1962) introduceerden naar aanleiding van een laboratoriumonderzoek het idee dat *disruptive natural selection* ervoor kan zorgen dat een soort zich gaat splitsen in twee groepen zonder dat een geografische barrière hier de oorzaak van is. Disruptive selection komt voor als individuen met een extreem fenotype voordeel hebben boven individuen met een gemiddeld fenotype. In dit geval krijgen individuen met een extreem fenotype meer nakomelingen en ontstaan er twee pieken in de fenotypeverdeling. Een jaar later wijst Ernst Mayr dit idee af omdat hij denkt dat het nooit op die manier in de natuur kan zorgen voor soortvorming:

”There is no doubt that one can set up a set of conditions that would make this possible, but it would seem to me that selection would forcefully resist in natural populations such a drastic reduction in the reproductive potential of an individual.” (Mayr, 1982)

Maynard Smith (1966) borduurt voort op het idee dat disruptive selection de aanleiding kan zijn voor

sympatrische soortvorming en hierbij beschrijft hij een pakket aan voorwaarden waaraan volgens hem een populatie moet voldoen om sympatrische soortvorming mogelijk te maken. Zo stelt hij dat disruptive selection kan leiden tot een *stabiel polymorfisme* als de populatie twee *niches* bewoont waarbij individuen met het ene extreme uiteinde van het fenotype in de ene niche fitter zijn en de individuen met het andere extreme fenotype in de andere niche. Een stabiel polymorfisme is op zichzelf nog geen soortvorming, maar uit een stabiel polymorfisme kan vervolgens *reproductieve isolatie* ontstaan, een situatie waarin de bewoners van verschillende niches niet meer met elkaar kunnen voortplanten. Maynard Smith noemt verschillende mechanismen die voor reproductieve isolatie kunnen zorgen. Als er bijvoorbeeld sprake is van *habitat selection*, planten individuen zich alleen voort in de niche waar ze zelf zijn opgegroeid en zoeken ook alleen daar naar een partner. Verder kan ook *assortative mating* ervoor zorgen dat er onderling geen kruising meer is doordat hierbij individuen bij het zoeken van een partner een voorkeur hebben voor individuen met een genotype dat veel lijkt op hun eigen genotype. Maynard Smith zegt hiermee dus dat sympatrische soortvorming in principe mogelijk is, maar dat er zeer specifieke voorwaarden zijn waaraan moet worden voldaan, terwijl het maar de vraag is hoe vaak in de natuur zulke specifieke situaties voorkomen.

Veertig jaar onderzoek in de vorm van computermodellen, laboratoriumexperimenten en veldwerk heeft ervoor gezorgd dat er nu met iets meer zekerheid gezegd kan worden dat sympatrische soortvorming mogelijk is, maar het is nog altijd een levendige discussie binnen de evolutiebiologie. Bewijs vinden in de natuur is erg moeilijk omdat er nooit met zekerheid kan worden vastgesteld dat sympatrische processen de enige oorzaak zijn en dat er geen geografische barrière is geweest. De lange duur van een evolutionair proces in de natuur maakt het ook bijna onmogelijk om soortvorming in detail te bestuderen. Er zijn wel voorbeelden beschreven waarvan met enige zekerheid wordt gezegd dat de soortvorming sympatrisch moet zijn gebeurd. In een kratermeer in Nicaragua zijn bijvoorbeeld twee nauwverwante vissoorten ontdekt (Wilson et al., 2000), de midas-cichlide (*amphilophus citrinellus*) en de pijlcichlide (*amphilophus zalius*) die in minder dan tienduizend jaar uit de eerstgenoemde moet zijn ontstaan. In dit relatief jonge meer met een doorsnede van vijf kilometer is de kans heel klein dat er een geografische barrière is geweest. Met

behulp van computermodellen hebben verschillende onderzoekers in de loop der jaren de strenge voorwaarden van Maynard Smith bijgesteld. Zo vond Doebeli (1996) dat het leefgebied van een populatie niet noodzakelijk in twee niches verdeeld hoeft te zijn voor het ontstaan van een stabiel polymorfisme, maar dat ook in een uniforme omgeving een combinatie van *negative frequency dependent selection* en assortative mating soortvorming kan veroorzaken. Negative frequency dependent selection houdt in dat individuen met een zeldzaam genotype fitter zijn dan individuen met een veel voorkomend genotype. Turner en Burrows (1995) en Higashi et al. (1999) toonden zelfs aan dat disruptive selection helemaal niet nodig is voor sympatrische soortvorming, maar dat het ook kan ontstaan door *sexual selection*, waarbij er wordt geselecteerd op eigenschappen die de kans op het vinden van een partner vergroten in plaats van op eigenschappen die de fitheid verhogen zoals bij natuurlijke selectie. Ook werden er nieuwe scenario's geïntroduceerd die kunnen zorgen voor een stabiel polymorfisme zoals afwijkende tijdstippen van de dag waarop individuen actief zijn (Laan en Hogeweg, 1995, Savill en Hogeweg, 1997). Verder is er veel onderzoek gedaan naar soortvorming die ontstaat door coëvolutie tussen een roofdiersoort en een prooidiersoort (Laan en Hogeweg, 1995, Savill en Hogeweg, 1997) of tussen gastheer en parasiet (Brooks, 1979, Penn, 1999).

3 Probleemstelling

In dit artikel is onderzoek verricht naar het antwoord op de vraag: Is sympatrische soortvorming mogelijk in een situatie waarin er sprake is van coëvolutie tussen een prooidiersoort en een roofdiersoort? Zo ja, welke voorwaarden en omstandigheden zijn er nodig om deze vorm van soortvorming teweeg te brengen? Om een antwoord op deze vraag te vinden is er een computermodel gebruikt, waarbinnen verschillende instellingen van parameters zijn onderzocht. Ook is onderzocht of de ontstane soortvorming daadwerkelijk ontstond vanwege de interactie tussen een roofdiersoort en een prooidiersoort.

4 Het model

Bij het ontwerpen van dit model werd eenvoud als uitgangspunt genomen zodat er met zo min mogelijk verschillende parameters soortvorming zou wor-

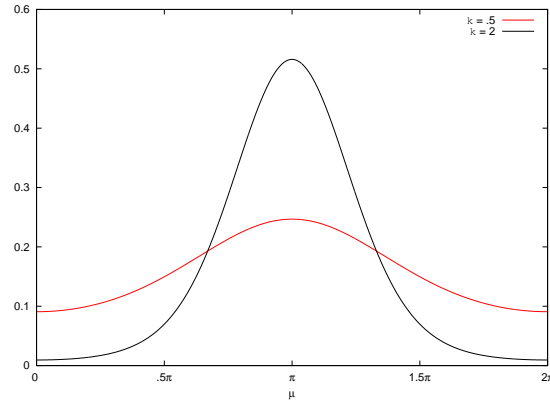
den gemodelleerd. Er is gekozen voor een *nonspatieel* model. Dit betekent dat de plaats waarop de wezens zich bevinden geen rol speelt. Als gevolg hiervan is er sprake van *random-mixing*, wat inhoudt dat elk individu met elk ander individu kan interacteren. De kans dat een wezen een ander wezen tegenkomt is voor elk paar individuen dus gelijk. De populatiegroottes van roofdieren en prooidieren zijn gelijk en worden constant gehouden. Verder is er voor aseksuele voortplanting gekozen aangezien dit minder complex is dan seksuele voortplanting. Bovendien zorgt aseksuele voortplanting er ook voor dat een aantal selectiemechanismen, waarvan wordt verwacht dat ze soortvorming helpen ontstaan, kan worden uitgesloten als verklaring voor soortvorming in dit model. Alle wezens hebben een levensduur van één cyclus die gelijk staat aan één generatie. Er zijn drie belangrijke stappen die in een cyclus achtereenvolgens plaatsvinden. Als eerste wordt de fitheid van ieder individu in de populatie berekend, dan worden er individuen geselecteerd en als laatste vindt er mutatie plaats. De nieuwe populatie die hieruit ontstaat gaat door naar de volgende generatie en dit is het begin van een nieuwe cyclus.

4.1 De eigenschappen van een individu

In het model bestaan twee populaties: de roofdieren en de prooidieren. Deze populaties lijken erg sterk op elkaar. Beide hebben een directe afbeelding van genotype op fenotype. Hiervoor is gekozen omdat zo beter te zien is wat de invloed van verschillende variabelen is op de dynamica van het model. Het genotype bestaat uit het gemiddelde (μ) en een concentratiefactor (κ) van een circulaire Gaussiaanse verdeling, de zogenaamde von Mises-verdeling (Evans et al., 2000) (zie formule (1) en figuur 3). Het enige waarin een roofdier van een prooidier verschilt is de betekenis die gegeven wordt aan de von Mises-verdeling en de manier waarop de fitheid wordt berekend.

$$\vartheta(x, \mu, \kappa) = \frac{e^{\kappa \cos(x-\mu)}}{\int_0^{2\pi} e^{\kappa \cos(x-\mu)} dx} \text{ waar } \kappa > 0 \quad (1)$$

Omdat de von Mises curve genormaliseerd is, is het totale oppervlak onder deze curve voor een willekeurige μ en κ gelijk aan 1. De verdeling is te zien als een manier waarop beschikbare middelen over de parameter ruimte μ kunnen worden verdeeld. Voor de prooidieren staat de curve voor de verdediging tegen

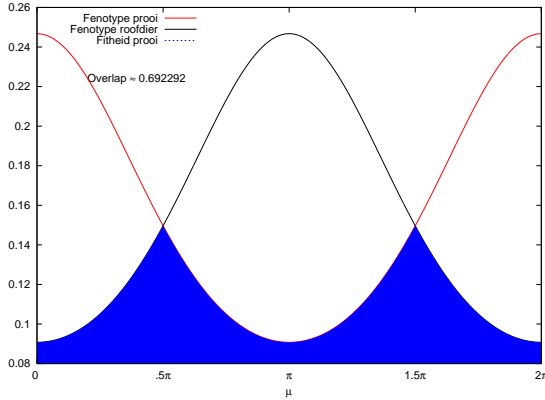


Figuur 3 – Twee voorbeelden van de von Mises curve. Het effect van een hogere concentratiefactor κ is duidelijk te zien.

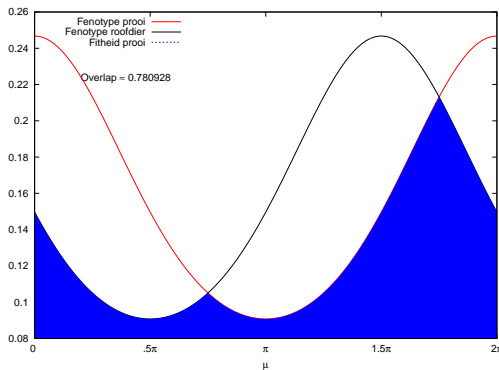
roofdieren. Tegen roofdieren met een gemiddelde in de buurt van zijn eigen gemiddelde kan een prooidier zich het beste verdedigen. De concentratiefactor bepaalt de mate van specialisatie van de verdediging. De prooidieren met een hoge concentratiefactor zijn specialist en die met een lage concentratiefactor zijn generalist. Dit wil zeggen dat een specialist zich alleen erg sterk kan verdedigen tegen roofdieren met een gelijk gemiddelde terwijl een generalist zich iets minder sterk tegen uiteenlopende roofdieren kan verdedigen. Voor een roofdier betekent de curve wat voor invloed het verdedigingsmechanisme van een prooidier op hem heeft. Hier is de interactie uiteraard precies andersom: een roofdier heeft weinig last van de verdediging van een prooidier met een gemiddelde zo ver mogelijk uit de buurt van zijn eigen gemiddelde. Hoe meer last het roofdier heeft van de verdediging, hoe kleiner de kans dat het roofdier zijn prooi kan opeeten. De concentratiefactor bepaalt ook hier of er sprake is van een specialist of een generalist.

4.2 Het bepalen van fitheid

Aan de hand van de zojuist besproken interactie tussen de twee populaties kan voor ieder wezen een fitheid worden berekend. Deze fitheid wordt bepaald door de mate van overlap tussen de curven van een roofdier en een prooidier. Doordat het model nonspatieel is en de kans dat een wezen interacteert met een ander wezen dus voor ieder paar wezens exact gelijk is, vergelijken we de von Mises verdeling van één individu met de verdelingen van alle wezens uit de andere populatie om de fitheid van dat individu te bepalen. Voor bijvoorbeeld de fitheid van een prooidier wordt



Figuur 4 – Een succesvol roofdier: de aanval is precies gelokaliseerd op de plek waar de verdediging van de prooi het slechtste is. Parameters: $\mu_{roofdier} = \pi$, $\mu_{prooi} = 2\pi$, $\kappa = .5$



Figuur 5 – Een minder succesvol roofdier: De overlap is hier een stuk groter dan in figuur 4. Parameters: $\mu_{roofdier} = 1.5\pi$, $\mu_{prooi} = 2\pi$, $\kappa = .5$

dus het gemiddelde genomen van de overlap van zijn verdeling met de verdeling van ieder roofdier. Omdat de totaal te verdelen fitheid voor één prooi- en roofdier paar 1 is, is de fitheid van het roofdier het gedeelte van zijn curve dat niet overlapt. Dat wil zeggen dat $fitheid_{roofdier} = 1 - fitheid_{prooi}$. Ter verduidelijking is in figuur 4 een grafische weergave te zien van het bepalen van de fitheid.

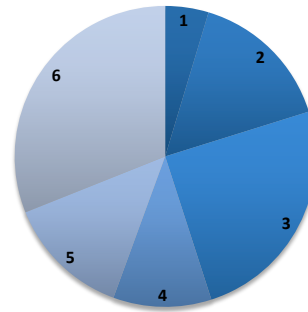
Als het gemiddelde van de verdeling van het roofdier (de μ dus) een andere waarde heeft, kan dit minder gunstig zijn: figuur 5.

4.3 Selectie

Uit beide populaties worden met *roulette wheel selection* (Holland, 1975) de roofdieren en prooidieren ge-

selecteerd die zich mogen voortplanten voor de volgende generatie. Roulette wheel selection werkt als volgt:

1. Stel de totale fitheid van een populatie vast. Hiervoor wordt de fitheid van alle individuen opgeteld.
2. Stel vervolgens van ieder wezen vast wat zijn aandeel in het totaal is. Dit getal bepaalt wat de kans is dat het wezen wordt geselecteerd. Zie figuur 6 voor een mogelijk resultaat van dit proces.



Figuur 6 – Een fictieve uitkomst van Roulette wheel selection met zes wezens. Ieder wezen krijgt een deel van de ‘taart’. Het is duidelijk te zien dat wezens 3 en 6 het grootste aandeel hebben. Tevens is het direct duidelijk waar het algoritme zijn naam aan dankt.

3. Genereer nu een willekeurig getal dat op het ‘wiel’ valt. Dit getal bepaalt welk taartpunt wordt geselecteerd.
4. Het wezen dat correspondeert met de aangegeven taartpunt, is het wezen dat geselecteerd wordt. Herhaal de laatste twee stappen totdat de totale populatie weer gevuld is. Het betreft hier dus een trekking met teruglegging.

Met roulette wheel selection is de kans dat een wezen wordt geselecteerd dus proportioneel aan zijn fitheidswaarde. Wezens met een hoge fitheid hebben dus een grotere kans om geselecteerd te worden dan wezens met een lage fitheid. Op deze manier wordt de diversiteit in de populatie behouden omdat ook wezens met een minder hoge fitheid nog wel een kans hebben om geselecteerd te worden¹. Dit in tegenstelling tot bijvoorbeeld selectie door middel van *elite*

¹Alleen wezens met een fitheid van 0 hebben echt geen kans meer om geselecteerd te worden.

selection, waarbij alleen de beste individuen automatisch worden geselecteerd. Deze nieuwe populaties worden vervolgens gemuteerd.

4.4 Mutatie

De mutatie is de laatste fase binnen de cyclus. In deze fase zijn er twee parameters die belangrijk zijn: *mutatiekans* en *mutatiegrootte*.

Mutatiekans Dit is de kans dat een wezen uit de populatie gaat muteren. Dat wil zeggen dat als de mutatiekans 100% is, ieder wezen uit een populatie zal muteren. Als de mutatiekans 10% is zal 1 op de 10 wezens uit een populatie gaan muteren.

Mutatiegrootte Dit is de maximale grootte van de mutatie die de wezens ondergaan. Aangezien de totale parameter ruimte van μ gelijk is aan 2π , valt de maximale mutatiegrootte in het gebied $[-\pi, \pi]$. Als de parameter afneemt wordt het mutatiegebied kleiner. Een mutatiegrootte van 0.5 houdt in dat het gebied $[-0.5\pi, 0.5\pi]$ wordt. Wat de precieze mutatiestap is wordt bepaald door een willekeurig getal uit dit gebied te trekken.

De volgende cyclus begint na het muteren van de populaties.

5 Implementatie

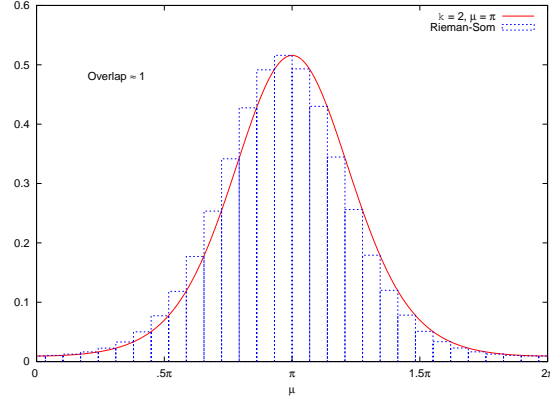
5.1 Het evalueren van von Mises-verdelingen en overlap

Om een prooi- met een roofdier te vergelijken wordt gekeken naar de overlap tussen beide von Mises-verdelingen. Deze overlap wordt benaderd door gebruik te maken van een rechtse Riemann-som (Anton, 1999). Wij nemen een begrensde gebied $[a, b]$ waarop geldt dat $a = x_1 < x_2 < \dots < x_n = b$. Nu stellen we dat de lengte van de intervallen $[x_{i-1}, x_i]$ Δx lang zijn. Nu geldt dat formule (2) de oppervlakte S onder een functie $f(x)$ benadert.

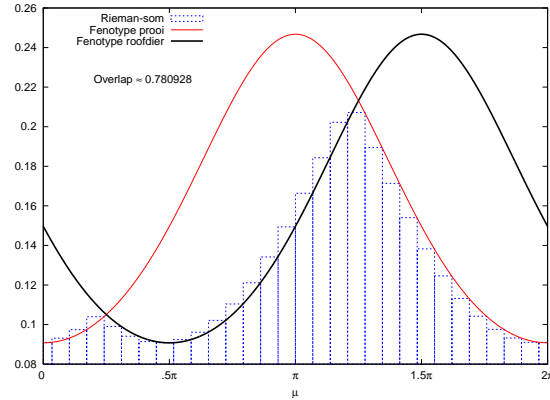
$$S = \sum_{i=1}^n f(x_i) \Delta x \quad (2)$$

Omdat de integraal in formule (1) niet analytisch is op te lossen, benaderen we deze eveneens met (2).

In figuur 7 is dit principe grafisch weergegeven voor één von Mises-functie.



Figuur 7 – Riemann-integratie van von Mises-verdeling met $\mu = \pi, \kappa = 2$

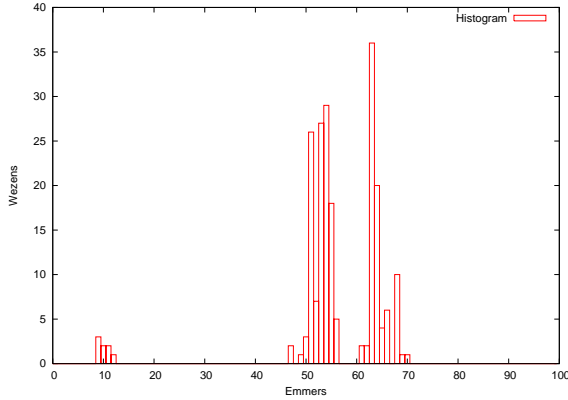


Figuur 8 – Fitheid van een prooi. Parameters: $\mu_{prooi} = \pi, \kappa_{prooi} = 0.5$. $\mu_{roofdier} = 1,5\pi, \kappa_{roofdier} = 0.5$

Om nu de overlap tussen twee von Mises-verdelingen te bepalen vullen we voor $f(x_i)$ het volgende in:

$$f(x_i) = \min(\vartheta(x_i, \mu_1, \kappa_1), \vartheta(x_i, \mu_2, \kappa_2)) \quad (3)$$

Dit doen we van $a = 0$ tot $b = 2\pi$ met een *sample-rate* van 30, dus $\Delta x = \frac{2\pi}{30}$. De samplerate bepaalt hoe breed de staafjes zijn. Als de samplerate een oneindig groot getal is, zou de uitkomst van de Riemann-som gelijk zijn aan het echte oppervlak. Met enig experimenteren is vastgesteld dat een samplerate van 30 genoeg is. Het effect van het nemen van de rechtse Riemann-som is duidelijk te zien in de figuren; de staafjes zijn alle naar links verschoven. Een mogelijk resultaat van vergelijking van een prooi met een roofdier ziet u in figuur 8.



Figuur 9 – Een mogelijke verdeling van 200 wezens. Het is duidelijk te zien dat er twee grote pieken zijn.

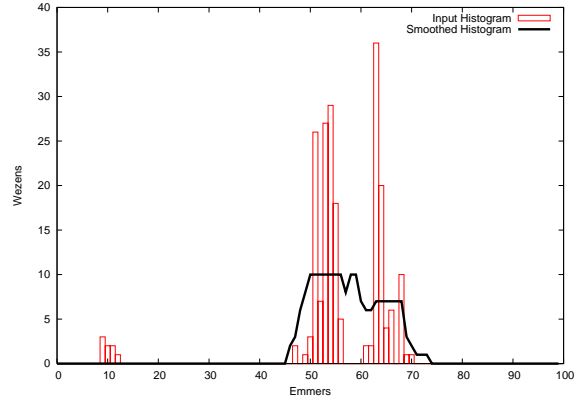
5.2 Het genereren van willekeurige getallen

Een belangrijk onderdeel van het model is het genereren van willekeurige getallen. Deze getallen worden voor het muteren en de selectie gebruikt. Er is gebruik gemaakt van de zogenaamde *Mersenne Twister* (Matsumoto en Nishimura, 1998). De specifieke implementatie is MT19937. Deze is gebruikt omdat het één van de snelste en betrouwbaarste generatoren is.

5.3 Het vaststellen van soortvorming

Het is vrijwel onmogelijk om volledig objectief te bepalen of er binnen een experiment soortvorming heeft plaatsgevonden. Daarom is besloten om een heuristisch clusteringalgoritme te implementeren dat alle data op dezelfde manier evalueert. Allereerst is het nodig om te vertellen hoe het eindresultaat van een cyclus er uit ziet. Na het bepalen van de fitheid van de wezens in de twee populaties worden histogrammen van de verdeling van de μ -parameter gemaakt. Hiervoor is gebruik gemaakt van een *bucket sort*-algoritme. Dit algoritme verdeelt de wezens van een populatie over een vooraf bepaald aantal ‘emmers’. Na experimenteren bleek dat 100 emmers genoeg waren: dit levert intervallen op die $\frac{2\pi}{100}$ lang zijn. Figuur 9 toont een mogelijke uitkomst van deze stap. Een probleem bij de bepaling van soortvorming wordt ook direct duidelijk; telt de relatief kleine piek rond emmer 10 als een aparte soort?

Nadat het histogram van de verdeling in een cyclus verkregen is wordt deze data uitgesmeerd met een *averaging filter* (McClellan et al., 2003) die be-



Figuur 10 – Het resultaat van het toepassen van het filter met $n = 5$. Het is nu te zien dat de kleine piek rond emmer 10 is weggevallen en dat de twee grote pieken nu één geheel vormen.

schreven kan worden met de volgende formule:

$$\text{emmer}_i = \frac{1}{2n+1} \sum_{k=-n}^n \text{emmer}_{i+k} \quad (4)$$

Dat wil zeggen dat de histogramwaarden worden uitgesmeerd over de parameter ruimte. Dit filter heeft de volgende parameter:

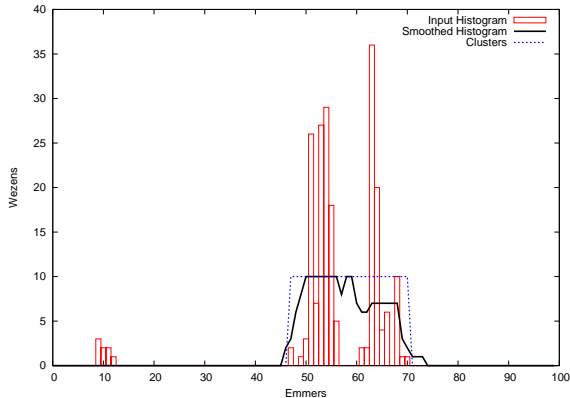
Venstergrootte n Met deze parameter kan worden ingesteld over hoeveel punten het gemiddelde wordt uitgerekend om de waarde van een emmer te bepalen. Bij een raamgrootte van 0 wordt alleen het huidige getal beschouwd: de waarde blijft gelijk. Met een raamgrootte van 1 wordt er ook naar de linker en rechter emmer gekeken.

Er zijn nu nog maar twee stappen nodig om de hoeveelheid clusters te bepalen. Allereerst wordt van iedere emmer bekeken of de waarde wel boven een bepaalde waarde $drempel_{emmer}$ uitkomt. Deze waarde staat vast op de helft van het gemiddelde aantal wezens per emmer:

$$\frac{1}{2} \cdot \frac{\text{wezens}_{\text{totaal}}}{100}$$

Nu worden alle aaneengesloten emmers die aan deze eis voldoen gezien als een cluster. Hierbij wordt natuurlijk ook rekening gehouden met de circulariteit van μ .

Zie figuur 10 voor het resultaat van het toepassen van dit filter met $n = 5$ op het histogram uit figuur 9.



Figuur 11 – De uiteindelijke indeling van de histogramdata in clusters. Het algoritme heeft bepaald dat er maar één soort is.

Als laatste wordt gekeken hoeveel wezens zich in de ontstane clusters bevinden. Dit wordt gedaan door voor iedere cluster de wezens uit het originele histogram op te tellen. Hiermee wordt gegarandeerd dat het getal echt het aantal wezens is dat zich in een cluster bevindt. Om te worden geteld als soort moet een cluster nog aan de eis voldoen dat de hoeveelheid wezens erin groter is dan een vastgestelde drempelwaarde, $drempel_{cluster}$. Dit is om ervoor te zorgen dat zeer kleine clusters niet worden meegeteld. In de implementatie staat $drempel_{cluster}$ op minimaal 20% van de totale hoeveelheid wezens in de populatie. Het uiteindelijke resultaat is te zien in figuur 11.

Deze stappen zijn nodig om vast te stellen of er soortvorming optreedt binnen een cyclus. Nu rijst de vraag: in hoeveel cycli moet er sprake van soortvorming zijn voordat er gesteld kan worden dat er soortvorming voorkomt binnen een populatie? Wij hebben gesteld dat op ten minste 20% van het totaal aantal cycli soortvorming moet zijn. Het is duidelijk dat de parameters die nodig zijn voor het bepalen van soortvorming zeker niet objectief zijn. Door middel van visuele interpretatie van de resultaten zijn deze parameters afgestemd.

6 Experimenten

Om te onderzoeken of er binnen het model sprake kan zijn van soortvorming zijn er een aantal experimenten gedaan, waarbij de invloed van elk van de parameters is bekeken. Deze onderzochte parameters zijn de concentratiefactor (de κ van de von Mises-distributie), de mutatiekans, mutatiegrootte, het aantal cycli en

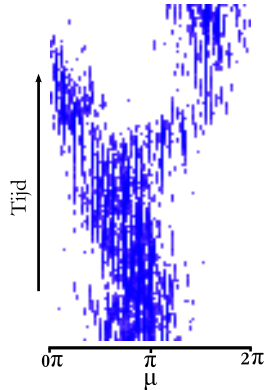
de populatiegrootte. Aangezien deze vijf parameters samen een enorme parameterruimte opspannen, is eerst een vooronderzoek gedaan om de zoekruimte in te perken. Ook is er in dit vooronderzoek gekeken naar het laten meeëvolueren van de concentratiefactor. Tijdens de *runs* was het van belang om de parameters constant te houden, met uitzondering van de evoluerende μ uit het genotype van de wezens. Met een run wordt één verzameling cycli bedoeld. In de experimenten is de ingeperkte parameterruimte systematisch doorgezocht door steeds één parameter te veranderen.

Voor de roofdiersoort en de prooidiersoort werden telkens dezelfde parameters gebruikt. De begininstelling van de μ van beide soorten was precies in het midden van dit parameterbereik, π . Deze voorwaarden zijn gekozen om de experimenten zo simpel mogelijk te houden, zodat de resultaten zo duidelijk mogelijk te analyseren zijn. Om op een consistente manier te bepalen of er sprake was van soortvorming, is gebruik gemaakt van het clusteringalgoritme. Ook is elk experiment drie keer herhaald, waarbij er slechts werd gesproken van soortvorming als in elk van de drie experimenten volgens het clusteringalgoritme soortvorming te vinden was. Onder soortvorming verstaan we het voldoende splitsen van één groep wezens in twee of meer groepen in de genotyporuimte (zie ook figuur 12).

Om te testen of de soortvorming ook daadwerkelijk door coëvolutie tot stand kwam, is er een tweede model gemaakt. Dit zogenaamde 0-model bevatte in plaats van de fitheidsfunctie een willekeurige getalgenerator. Dit zorgde ervoor dat er in dit model geen interactie meer was tussen de roofdiersoort en de prooidiersoort. Dit om aan te tonen dat de soortvorming wel degelijk tot stand komt door de interactie. De resultaten van dit 0-model zijn met de resultaten van het normale model onder dezelfde parameterinstellingen vergeleken.

7 Resultaten

Wat vooral bleek uit de resultaten is dat de parameters erg van elkaar afhankelijk zijn. Werde één van de parameters veranderd, dan had dit een grote invloed op het effect van de andere parameters in het model. De concrete waarden die in de bespreking van de resultaten worden genoemd, moeten daarom gezien worden als gemiddelden over de andere parameterwaarden.

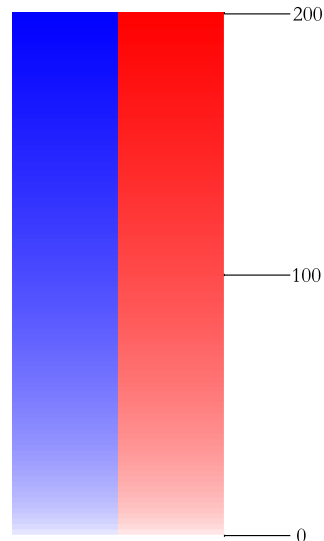
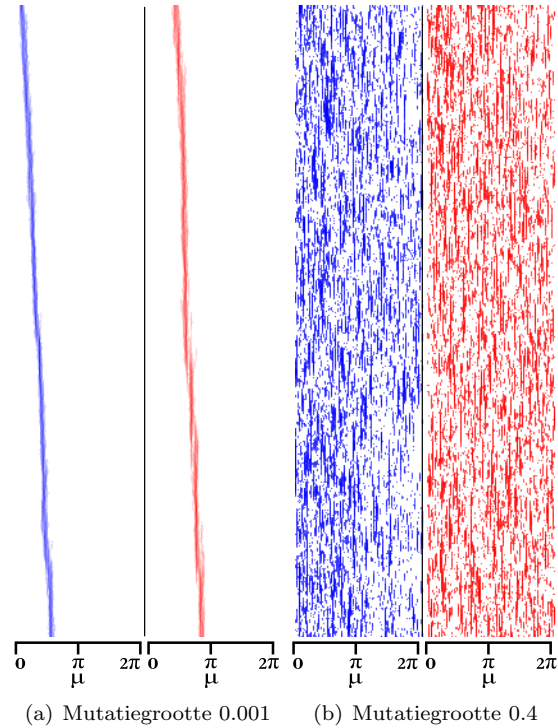


Figuur 12 – Een populatie roofdieren (200 wezens) vertoont soortvorming, 131 cycli. De horizontale as geeft de verdeling van wezens over de genotypenruimte weer. Deze genotypenruimte loopt van 0 tot 2π en is onderverdeeld in 100 delen, waarbij in elk gedeelte een hoeveelheid wezens wordt weergegeven met een kleurwaarde. Donkerder betekent meer wezens. In deze plot is het contrast verhoogd ter verduidelijking, waardoor de kleurwaarde niet meer overeenkomt met een exacte hoeveelheid.

7.1 Vooronderzoek

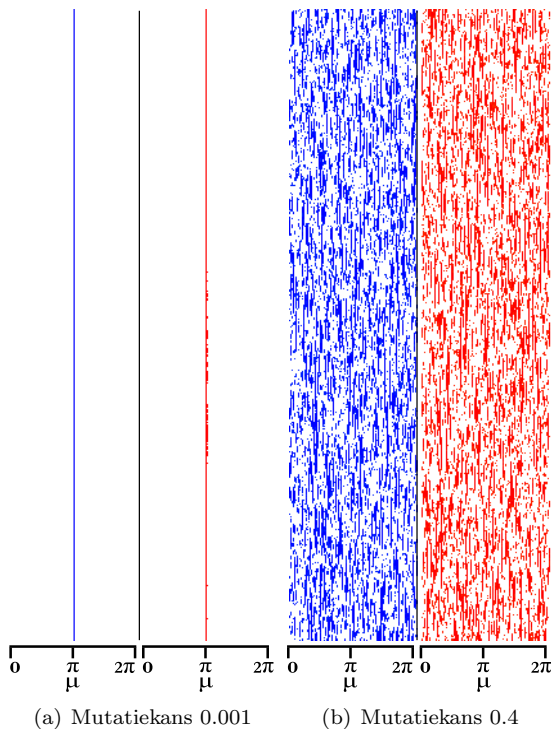
Uit het vooronderzoek bleek dat het kiezen van extreme waarden voor de mutatiekans en de mutatiegrootte zowel voor de prooidier- als de roofdiersoort niet leidt tot het ontstaan van soortvorming. Voorbeelden hiervan staan in de figuren 13 en 14.

Deze extreme waarden zijn daarom niet meegenomen bij de specifiekere experimenten. De concentratiefactor bleek van grote invloed te zijn op het al dan niet ontstaan van soorten. Bij waarden lager dan 3 bleek vooral de prooidierensoort te splitsen, bij hogere waarden de roofdiersoort. Alhoewel waarden zo hoog als 50 nog soortvorming bleken op te leveren, leverden deze hoge waarden geen significant verschil op met de lage waarden. Daarom is de concentratiefactor onderzocht tot een bovengrens van 30. Verder bleek uit dit vooronderzoek dat als er soortvorming voorkwam, dit bijna altijd binnen 1500 cycli te zien was. Experimenten met veel hogere waarden voor het aantal cycli leidden niet tot nauwkeurigere resultaten. Deze waarde van 1500 cycli is bij de experimenten dan ook genomen als bovengrens. Ontstond er binnen 1500 cycli geen soortvorming, dan is ervan uitgegaan dat dit ook na dit aantal niet zou voorkomen. Bij het vooronderzoek bleek ook dat er sprake was van een inschakeleffect (zie figuur 15). Er is beslo-



(c) Legenda voor het aantal wezens

Figuur 13 – Voorbeelden waar soortvorming niet ontstaat, mutatiegrootte van 0.001 en mutatiegrootte van 0.4. De tijds-as is bij alle figuren van onder naar boven en laat 500 cycli zien, de prooidiergroep en roofdier groep zijn hier naast elkaar geplott, maar bevinden zich feitelijk in dezelfde genotypenruimte. De roofdierenpopulatie is blauw, de prooidierenpopulatie rood.



Figuur 14 – Voorbeelden waar soortvorming niet ontstaat, mutatiekans van 0.001 en mutatiekans van 0.4.



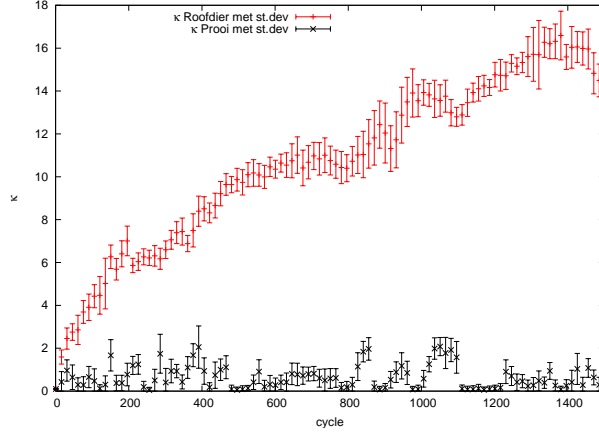
Figuur 15 – De roofdiersoort en de prooidiersoort zijn over elkaar geplot, in 170 cycli. Vanaf de eerste tijdstap is te zien dat de roofdiersoort splitst. Daarna sterft een tak uit en gaat de ander verder. Dit is een inschakeleffect.

ten dit niet mee te tellen als soortvorming, aangezien dit inschakeleffect alleen komt doordat de beginwaarden voor het gemiddelde van de von Mises-distributie voor roofdier en prooidier gelijk zijn. Doordat roofdiersoort en prooidiersoort op dezelfde plek beginnen, krijgen alle wezens uit de roofdiersoort een hoge overlap en dus een lage fitheid. Wezens uit de roofdierpopulatie die in een volgende tijdstap ofwel links ofwel rechts van dit beginpunt zitten krijgen een veel hogere fitheid. Alleen soortvorming die ontstaat na dit inschakeleffect is onderzocht.

De grootte van de twee populaties bleek ook van invloed te zijn op het ontstaan van soortvorming, maar in mindere mate dan de andere parameterinstellingen. Bij populaties kleiner dan 50 wezens kwam soortvorming niet voor, maar bij hogere waarden wel. De bovengrens lag gemiddeld rond de 750 wezens, maar was sterk afhankelijk van de andere parameterinstellingen. Tijdens de experimenten waren beide populatiegroottes 200, mede omdat het verhogen van deze parameter de simulatietijd sterk deed toenemen. De ingeperkte parameter ruimte, welke uit dit vooronderzoek kwam en welke uiteindelijk in de experimenten systematisch is doorgelopen staat in tabel 1. Hogere waarden voor de mutatiegrootte en mutatiekans lijken ook niet biologisch plausibel, aangezien het genotype van een ouder dan bijna geen invloed meer heeft op het genotype van een nakomeling.

Parameter	Van	Tot	Stapgrootte
Concentratiefactor	0.1	1	0.1
Concentratiefactor	1	30	1
Mutatiegrootte	0.01	0.31	0.05
Mutatiekans	0.01	0.41	0.05

Tabel 1 – Onderzochte parameterinstellingen



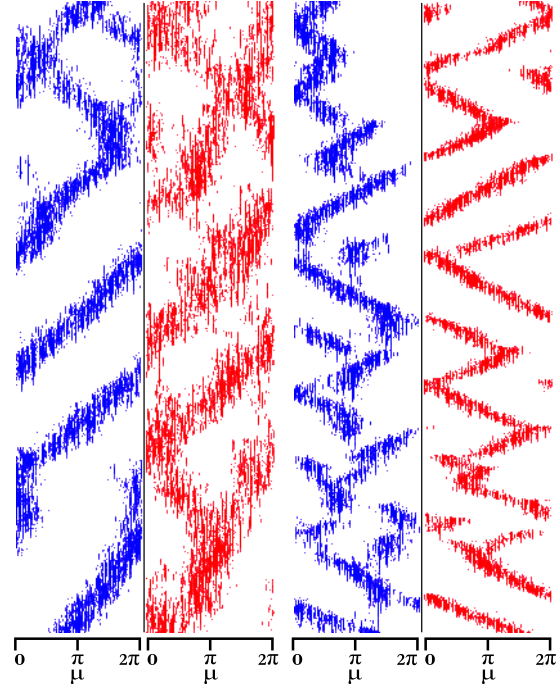
Figuur 16 – Verandering van de κ voor roofoeders en prooiders over 1500 cycli.

7.2 Evolutie van de concentratiefactor

In het vooronderzoek is ook geëxperimenteerd met het laten meeëvolueren van de concentratiefactor (de κ van de von Mises-distributie). Dit had als resultaat dat voor de roofoeders de concentratiefactor alsmaar hoger werd (zie figuur 16). Dit is een gevolg van de manier waarop de fitheid van de roofoeders wordt berekend. De fitheid van een roofoeder is namelijk $1 - \text{fitheid}_{\text{prooi}}$ dus dat is $1 - \text{overlap}$. Hierdoor is de fitheid van een roofoeder maximaal als de overlap nul is. Dit kan alleen benaderd worden als de verdeling oneindig smal is en de κ dus oneindig hoog. Het laten meeëvolueren van de concentratiefactor leverde erg interessante resultaten op, maar voor de onderzoeksvraag van dit artikel is het laten meeëvolueren niet van genoeg relevantie om deze resultaten verder te onderzoeken. In de discussie zal hier dieper op in worden gegaan. Tijdens de experimenten bleef de concentratiefactor op een vaste waarde staan.

7.3 Concentratiefactor

Om een goede vaste waarde voor de concentratiefactor te bepalen is de invloed van deze waarde op het ontstaan van soortvorming bekeken. Voor lage waarden van de concentratiefactor bleek dat vooral



(a) Kleine Concentratiefactor (b) Grote Concentratiefactor

Figuur 17 – De linkerfiguur laat een run zien waarin de prooidersoort vooral splitst, dit is voor een kleine concentratiefactor (0.01). Bij de rechterfiguur splitst vooral de roofoedersoort, concentratiefactor 4. Beide runs zijn 500 cycli

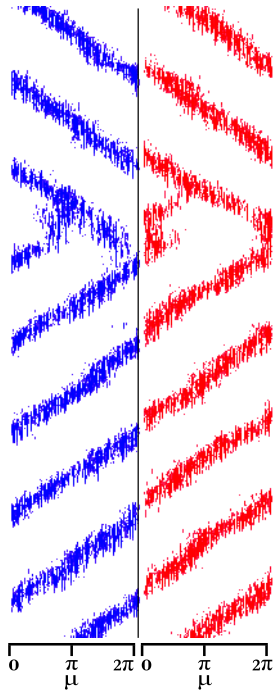
de prooidersoort een neiging had tot splitsen. Voor hogere waarden bleek de roofoedersoort vaker soortvorming te vertonen (zie figuur 17). Een waarde rond de 3 resulteerde in een arms race (zie figuur 18).

Deze driedeling valt mogelijk te verklaren door de manier waarop de fitheid wordt berekend aan de hand van de von Mises-verdelingen. De rol van de concentratiefactor is hierbij dat een lage concentratiefactor zorgt voor een brede von Mises-verdeling en een hoge concentratiefactor juist voor een smalle.

In het eerste geval is er sprake van een concentratiefactor die kleiner is dan 3. Hierdoor komt er veel overlap tussen de verdelingen van de roofoeders en de prooiders. Dit zorgt ervoor dat de prooiders een hoge fitheid krijgen en roofoeders een lage. Doordat de verdeling breed en vlak is, maakt het niet veel uit welke μ de prooiders hebben, de overlap verschilt niet veel per prooier en de fitheid dus ook niet. Pas als de μ van een roofoeder erg veel verschilt van de μ van een prooier, zal er voordeel zijn voor het prooi-

κ	Roofdier		Prooidier	
	Gemiddeld	Stdev	Gemiddeld	Stdev
0.1	0.042	0.003	0.958	0.006
3	0.671	0.092	0.329	0.066
10	0.824	0.104	0.176	0.053

Tabel 2 – De gemiddelde fitheid en standaardafwijking na 1500 cycli.



Figuur 18 – arms race. 200 Roofdieren, 200 prooidieren, 500 cycli. Hier valt te zien dat de roofdiersoort en de prooidiersoort wel reageren op elkaar, maar dat dit niet leidt tot soortvorming.

dier om te reageren op het roofdier. Voor de roofdieren geldt dit in mindere mate, aangezien de fitheid hier wel beter wordt als deze van de prooidieren weg evolueert. In tabel 2 is te zien dat de afwijking van de fitheid bij een lage concentratiefactor niet erg hoog is en dat deze afwijking toeneemt bij een hogere concentratiefactor. Een erg lage waarde, zoals 0.1, zorgt ervoor dat er bijna geen interactie te zien is. Een wat hogere waarde zoals 1 resulteert in een splitsing in de prooidierpopulatie.

In het tweede geval, met een concentratiefactor rondom 3, is er sprake van een arms race. Bij deze arms race is er geen sprake van soortvorming, maar beide soorten "rennen" slechts achterna. De soorten reageren wel op elkaar, maar geen van beide ontwikkelt een significant voordeel ten opzichte van de ander. Dit is te zien in figuur 18, waar er een zich herhalend patroon voordoet.

Het derde geval, met een concentratiefactor van boven de 3, leidt ertoe dat de fitheidwaarden meer verschillen per wezen. Hierdoor wordt de selectieronde minder arbitrair en is de kans groter dat er soortvorming ontstaat. Bij de roofdiersoort ontstaat er nu splitsing doordat de prooidiersoort minder globaal kan verdedigen. Een splitsing zorgt er dan voor dat voor alle roofdieren de overlap met de prooidieren minder wordt en de fitheid per wezen omhoog gaat. De prooidiersoort reageert hierop door naar één van beide groepen toe te evolueren en zich dus hier zo goed mogelijk tegen te verdedigen. Dit resulteert in het uitsterven van deze tak, waarna de prooidiersoort naar de andere tak evolueert. Hierop reageert de roofdiersoort weer door nogmaals te splitsen. Dit patroon blijft zich herhalen. Ook bij de prooidiersoort is af en toe sprake van soortvorming, als reactie op soortvorming bij de roofdiergroep. Deze soortvorming is vaak van kortere duur en komt minder vaak voor.

7.4 Mutatiekans

Het instellen van waarden kleiner dan 0.05 leverde geen soortvorming op. Dit is logisch, aangezien er bij een kleine mutatiekans steeds maar een zeer klein

deel van de populatie zal muteren. Hierdoor zijn 1500 cycli een te kort tijdsbestek voor het ontstaan van soortvorming. Voor iets hogere waarden van de mutatiekans bleek de soortvorming slechts langzaam op gang te komen. Het kiezen van hoge waarden voor de mutatiekans leidde ertoe dat de soorten die ontstonden sneller weer verdwenen, of opgingen in andere soorten. Dit valt te verklaren doordat er vaak wordt gemuteerd, wat ertoe leidt dat het evolutionaire voordeel van soortvorming sneller weer weg valt doordat de andere partij (roofdiersoort of prooidiersoort) sneller op de splitsing kan reageren. Bij waarden hoger dan 0.3 ontstond er geen soortvorming meer. Verder bleek dat deze mutatiekans sterk samenhang met de mutatiegrootte. De relatie lijkt omgekeerd evenredig te zijn. Hoge waarden voor de mutatiekans gaan niet goed samen met hoge waarden voor de mutatiegrootte, hetzelfde geldt voor lage waarden voor beide.

7.5 Mutatiegrootte

Een mutatiegrootte tussen 0.01 en 0.1 levert in de meeste gevallen soortvorming op. Waarden groter dan 0.1 leverden dezelfde resultaten als een te grote mutatiekans op. Dit is ook niet erg verwonderlijk, aangezien dit ervoor zorgt dat het genotype van een ouder bijna geen invloed meer heeft op het genotype van een nakomeling. Hierdoor houdt de soortvorming niet lang vol. Bij te lage waarden verschillen ouder en kind niet genoeg om soortvorming te veroorzaken. Het verschil in fitheid tussen de ene nakomeling en de ander is niet groot genoeg. Dit resulteert in lange slingers over het genotypelandschap (zie figuur 13(a)).

7.6 Vergelijking 0-Model

Het 0-model is vergeleken met het originele model met dezelfde parameterinstellingen. Van beide is gekeken hoe vaak er soortvorming voorkwam in 100 cycli. De totale hoeveelheid soortvorming is de opgetelde waarde van het clusteringalgoritme onder de voorwaarde dat er 20% van de tijd minstens twee clusters zijn die elk minstens 20% van de populatie bevatten. Voor het normale model kwam hier uit dat er 91 keer soortvorming ontstond (soortvorming van roofdier en prooidier opgeteld) en voor het 0-model kwam hier de waarde 40 uit. Om te kijken of deze twee uitkomsten significant verschillen zijn de resultaten van dit 0-model met de resultaten van het normale model onder dezelfde parameterinstellingen vergeleken, aan de hand van een statistische toets voor vergelijking

van proporties (Moore en McCabe, 2005). Proportie 1 is het aantal keer soortvorming bij het gewone model per 100 cycli, proportie 2 is het aantal keer soortvorming per 100 cycli bij het 0-model.

$$\begin{aligned} H_0 : P_1 &= P_2 \\ H_1 : P_1 &\neq P_2 \\ Z &= \frac{\tilde{p}_1 - \tilde{p}_2}{\sqrt{\tilde{p}(1-\tilde{p})\left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}\right)}} \end{aligned}$$

Hierbij zijn n_1 en n_2 beide 100, is $\tilde{p}_1 = 0.91$ en $\tilde{p}_2 = 0.40$.

$$\begin{aligned} \tilde{p} &= \frac{X_1 + X_2}{n_1 + n_2}, \text{ met:} \\ X_1 &= 91 \\ X_2 &= 40 \end{aligned}$$

Dit leidt tot:

$$\begin{aligned} \tilde{p} &= \frac{91 + 40}{100 + 100} = 0.655 \\ Z &= \frac{0.91 - 0.4}{\sqrt{0.655(1 - 0.655)\left(\frac{1}{100} + \frac{1}{100}\right)}} \\ &= \frac{0.51}{\sqrt{0.00452}} = 7.59 \end{aligned}$$

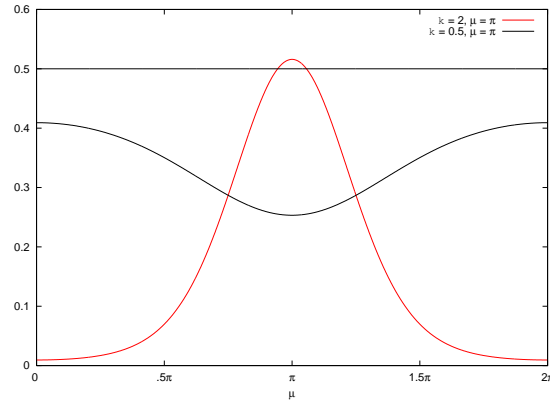
Deze Z-waarde correspondeert met een p-waarde lager dan 0.0004, wat leidt tot het verwerpen van H_0 . De proporties van het 0-model en het gewone model verschillen dus significant.

8 Discussie

Het hiervoor besproken model bevat weinig ingewikkelde mechanismen behalve de interactie tussen een roofdiersoort en een prooidiersoort. Er is geen sprake van seksuele voortplanting, plaats speelt geen rol en de populatiegrootte wordt kunstmatig constant gehouden. Ook het niet laten meeëvolueren van de κ zorgt voor een sterkere versimpeling van de werkelijkheid. In hoeverre is dit nu nog te vergelijken met de natuur en wat zegt het over soortvorming zoals dat in de natuur gebeurt? Ten eerste zijn er wel voorbeelden te bedenken van organismen die heel simpel in elkaar zitten. Bacteriën, pantoffeldiertjes, amoeben en vele andere eencellige organismen planten zich voort door celdeling, asexueel dus. Ten tweede is het plausibel

om te stellen dat de concentratiefactor niet oneindig groot of klein kan zijn, als je bedenkt wat in ons model de waarde van de κ precies voorstelt: de mate van specialisatie. Als een plant zich bijvoorbeeld verdedigt door een giftige stof te produceren waar een insect hinder van heeft, dan zal deze plant zijn gif niet schadelijker maken dan nodig is om ervoor te zorgen dat deze insectensoort een andere prooi zoekt. In ons model heeft een soort echter niet de mogelijkheid om zich te wenden tot andere middelen, daarom kan de κ in dit geval begrensd zijn. Verder is het grote voordeel van een simpel model dat het makkelijk te analyseren is. Hoe meer mechanismen er in het model aanwezig zijn, hoe moeilijker te bepalen is welk mechanisme zorgt voor het ontstaan van soortvorming. De plaats waar een wezen zich bevindt speelt in dit model geen rol, dus de soortvorming die optreedt is met zekerheid niet allopatrisch ontstaan.

De experimenten die met een meeëvoluerende κ zijn gedaan hadden als resultaat dat voor de roofdiersoort de κ alsmear bleef stijgen. Als oorzaak hiervan werd genoemd de manier waarop de fitheid wordt berekend. Eigenlijk gebeurt het berekenen van de fitheid niet helemaal eerlijk. Een prooidier kan namelijk nooit de minimale fitheid van nul bereiken en een roofdier zal geen fitheid van één kunnen krijgen. Als dit probleem opgelost wordt en de fitheid wel op een eerlijke manier berekend kan worden, dan zal de κ ook geheel of gedeeltelijk (tussen grenzen) kunnen meeëvolueren. We hebben verschillende andere methoden overwogen, maar die brachten veelal ook weer andere problemen met zich mee. Eén van de oplossingen die ons geschikt leek was het spiegelen om een horizontale lijn van één van de twee Von Mises distributies voor het berekenen van de overlap, zodat de overlap ook daadwerkelijk nul kan zijn. Dit is te zien in figuur 19. Het probleem dat hiermee ontstaat is dat het kan voorkomen dat de piek van één van de twee boven de ondergrens van de ander uitkomt. Dit deel van de oppervlakte wordt dan niet meegerekend en dus is de maximale oppervlakte niet gelijk aan één. Ook is het moeilijk om gefundeerd te bepalen op welke hoogte de gespiegelde verdeling geplot moet worden. We hebben ervoor gekozen om de fitheidberekening niet aan te passen omdat het zeer de vraag is of het een verbetering zou opleveren. Bovendien is het in het huidige model niet heel erg van belang dat de fitheid eerlijk wordt berekend omdat beide populaties gelijk worden gehouden en dus ook niet kunnen uitsterven. Een individu heeft er dus geen voordeel of nadeel van als de gemiddelde fitheid



Figuur 19 – Twee von Mises-distributies waarvan er één horizontaal gespiegeld geplot is op een hoogte van 0.5.

van de populatie waartoe hij behoort hoger of lager is dan de gemiddelde fitheid van de andere populatie.

In de literatuur wordt gesteld dat een soort is vertakt in twee nieuwe soorten als deze twee soorten helemaal niet meer met elkaar kunnen voortplanten (reproductieve isolatie). Als dit niet het geval is, maar er wel duidelijke verschillen zijn, dan is er alleen sprake van een stabiel polymorfisme (Maynard Smith, 1966). Zoals eerder genoemd komt er in ons model geen seksuele voortplanting voor, daarom is het onmogelijk om volgens dit criterium te bepalen wanneer er in het model sprake is van soortvorming. Als er een stabiele toestand van soortvorming zou ontstaan waarbij de twee soorten naast elkaar blijven evolueren dan zou het duidelijk een geval van soortvorming zijn. In de resultaten zien we echter vaak dat twee soorten na een redelijk groot aantal cycli weer in één soort veranderen, enerzijds omdat één van de twee uitsterft, anderzijds omdat ze weer samen komen. Het is dus in principe onduidelijk of er volgens deze definitie soortvorming is geweest of dat er een stabiel polymorfisme was. Wij hebben het clusteringalgoritme gebruikt om hier een consistente uitspraak over te doen. Als er in ten minste 20% van het totaal aantal cycli meerdere clusters worden gevonden, waarvan ieder cluster minstens 20% van de totale populatie bevat, dan zeggen we dat er sprake is van soortvorming. Dit clusteringalgoritme wordt niet voor niets heuristisch genoemd. Het is namelijk gebaseerd op subjectieve keuzes omdat het onmogelijk is exact te bewijzen wanneer er soortvorming voorkomt. Ook in de natuur kan hierover niets met zekerheid worden gezegd. Een bekend voorbeeld beschrijft twee soorten appelvliegen, waarbij de ene vliegsoort (*Rhagoletis pomonella*) is ont-

staan uit de andere soort nadat in de leefomgeving met enkel meidoorns, de appel werd geïntroduceerd. *Kunnen* deze twee soorten bijna niet meer met elkaar voortplanten? Of *doen* ze het gewoon niet? Hierover is nog onduidelijkheid (Feder et al., 1994), maar zeker is dat de twee soorten genetisch van elkaar verschillen en op basis hiervan worden ze wel beschouwd als een waarschijnlijk voorbeeld van sympatrische soortvorming. Ook bij de cichlide vissensoorten is onduidelijk of er nog genen kunnen worden uitgewisseld (Hey et al., 2004). Als dit wel zo is dan is het maar de vraag of reproductieve isolatie nodig is voor het ontstaan van sympatrische soortvorming.

Er zijn een aantal manieren waarop het model uitgebreid kan worden in een vervolgonderzoek. Zoals eerder genoemd is er bij de implementatie van het besproken model gekozen voor simpele oplossingen. Indien we het model ingewikkelder zouden maken dan kunnen er meer selectiemechanismen worden onderzocht. De voortplanting zou bijvoorbeeld seksueel gemaakt kunnen worden. Hiermee kunnen mechanismen zoals assortative mating worden onderzocht. Ook kan de populatiegrootte veranderlijk worden. Het is maar de vraag of er met een veranderlijke populatiegrootte net zo vaak soortvorming ontstaat als met een vaste populatie. Volgens Maynard Smith (1966) leidt een vaste populatie sneller tot een stabiel polymorfisme en dus sneller tot soortvorming. Laan en Hogeweg (1995) hebben in een vergelijkbaar nonspatieel model de interactie tussen evolutionaire dynamica en populatiedynamica onderzocht en troffen wel soortvorming aan met een veranderlijke populatie waarbij uitsterven mogelijk was. Verder kan de beginpositie worden gevarieerd. Nu beginnen alle wezens met een μ van π . Deze beginwaarde kan voor prooi- en roofdier verschillend worden ingesteld. Daarnaast is er veel vervolgonderzoek naar de κ mogelijk. Als het probleem van de oneerlijke fitheidberekening is opgelost dan zou de κ kunnen meeëvolueren en is het interessant om te onderzoeken of de roofdieren en prooidieren zich evolueren als een specialist of juist als een generalist. Savill en Hogeweg (1997) vonden in een vergelijkbaar spatiaal model met een Gaussiaans verdeeld fenotype dat de waarde van de concentratiefactor steeds alleen maar kleiner werd bij de roofdieren. Er werd gezegd dat dit veroorzaakt werd door de lokale interactie die ervoor zorgt dat een roofdier alleen een kleine selectie ziet van de beschikbare prooien en dus zijn opties open moet houden. Het model spatiaal maken geeft dus geen oplossing voor dit probleem. Het verschil in de richting waar

de concentratiefactor heen evolueert kan komen door het verschil in de interpretatie die we geven aan de interactie tussen roofdier en prooidier. In ons model lijkt het gedrag van een prooidier namelijk meer op dat van een roofdier, omdat een prooi met zijn gif de roofdieren achter na jaagt. In plaats van het meeëvolueren zou het ook al nuttig zijn om te kijken wat er gebeurt als bijvoorbeeld de prooidieren een lage κ hebben en de roofdieren een hoge κ . Tijdens de experimenten is namelijk gebleken dat de κ een omgekeerd evenredige invloed heeft op het ontstaan van soortvorming bij prooidieren en roofdieren. Als laatste is het mogelijk om het genotype uit te breiden. De beestjes in ons model hebben slechts één gen en er wordt wel beweerd dat soortvorming door mutatie van één gen helemaal niet mogelijk is. Toch is er ten minste één voorbeeld van soortvorming door een enkel gen. De draairichting van het slakkenhuis van een bepaalde soort slakken zorgt er namelijk voor dat slakken met tegengesteld gedraaide huisjes simpelweg niet op elkaar passen (Menken, 1993). Hierdoor kunnen alleen slakken met huisjes die dezelfde draairichting hebben met elkaar voortplanten en worden er geen genen meer uitgewisseld. Soortvorming door één gen is dus wel mogelijk, maar met meerdere genen is de kans er op wel groter, zegt ook Via (2001). Hierbij moet wel nogmaals worden genoemd dat er bewust gekozen is voor een simpel model omdat dit gemakkelijk te analyseren is. Bovengenoemde uitbreidingen zorgen ervoor dat het moeilijker te bepalen is welke factor verantwoordelijk is voor de eventuele soortvorming.

In de literatuur worden verschillende waarden gebruikt voor de mutatiekans, deze waarden variëren van 0.001 tot 0.3 (Dieckmann en Doebeli, 1999, Laan en Hogeweg, 1995, Savill en Hogeweg, 1997). Hogere waarden lijken niet te worden gebruikt. Dit komt overeen met de bevinding die wij hebben gedaan, namelijk dat 0.3 een bovengrens is waarboven de willekeurigheid te groot wordt om daadwerkelijk zinnig evolutie te bestuderen. In het overgebleven gebied, van 0.001 tot 0.3, komt in het overgrote gedeelte soortvorming voor. Ook voor de mutatiegrootte worden afwijkende waarden genomen, maar deze zijn sterk afhankelijk van de modelkeuze en zijn niet onderling te vergelijken. Wel lijkt er consensus te zijn over het feit dat deze mutatiegrootte klein moet zijn (Waxman en Gavrillets, 2005). Dit blijkt ook uit ons model, waar waarden groter dan 0.1 niet leiden tot soortvorming.

9 Conclusie

Uit de resultaten van de experimenten blijkt dat sympatrische soortvorming voorkomt in het beschreven model. Deze soortvorming ontstaat niet door willekeurige mutaties, maar is een direct gevolg van de interactie tussen een prooidier- en een roofdiersoort. Dit blijkt uit het feit dat de resultaten van het 0-model significant verschillen met die van het gewone model, zoals statistisch is getest.

De resultaten laten ook zien dat niet alleen een klein aantal specifieke combinaties van de parameters in ons model leiden tot soortvorming. Het blijkt namelijk dat in bijna de hele onderzochte parameteruimte soortvorming voorkomt. Naast het grote bereik waarin de mutatiekans kan worden gevarieerd, kunnen de overige onderzochte parameters ook ruim worden ingesteld. Het aantal wezens kan verschillen van 50 tot meer dan 750 en de concentratiefactor kan met waarden tussen 0 en 30, en zeer waarschijnlijk meer, worden gevarieerd.

Heel lang heeft de gedachte geheerst dat het een zeldzame combinatie van specifieke factoren is die het ontstaan van sympatrische soortvorming mogelijk maakt (Maynard Smith, 1966). Ons model laat zien dat er maar heel weinig voor nodig is om sympatrische soortvorming te krijgen. Mechanismen zoals assortative mating kunnen in ons model niet de oorzaak zijn van het splitsen in twee soorten. Toch wordt er nog vaak beweerd dat selectiemechanismen als frequency dependent selection, disruptive selection en sexual selection alleen in combinatie met assortative mating tot sympatrische soortvorming kunnen leiden (Doebeli, 1996, Maynard Smith, 1966, Turner en Burrows, 1995). In de interactie tussen roofdier en prooidier zoals we die hebben gedefinieerd gebeurt selectie door een vorm van negative frequency dependent selection, dit wil zeggen dat een zeldzaam fenotype voor bijvoorbeeld een roofdier een hogere fitheid oplevert omdat de prooidieren zich specialiseren op een vaker voorkomend fenotype. Zonder seksuele voortplanting en dus zonder assortative mating laten de resultaten toch soortvorming zien. Dit laat zien dat sympatrische soortvorming toch minder zeldzaam is dan nog steeds vaak wordt gedacht.

Dank

Wij bedanken Bart de Boer voor zijn tijd, begeleiding, inzicht en verbeteringen. Verder bedanken we Pieter de Bie, Annemarie Rombouts en Wout Verhoef voor correcties.

Referenties

- Anton, H. (1999). *Calculus: A New Horizon 6th ed.*, pagina's 324–327. New York: Wiley.
- Brooks, D. R. (1979). Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Systematic Zoology*, 28(3):299–307.
- Dieckmann, U. en Doebeli, M. (1999). On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400(6742):354–357.
- Doebeli, M. (1996). A quantitative genetic competition model for sympatric speciation. *Evolutionary Biology*, 9(6):893–909.
- Evans, M., Hastings, N., en Peacock, B. (2000). *Statistical Distributions*, hoofdstuk 41, 'von Mises Distribution', pagina's 189–191. New York: Wiley.
- Feder, J., Opp, S., Wlazlo, B., Reynolds, K., Go, W., en Spisak, S. (1994). Host fidelity is an effective premating barrier between sympatric races of the apple maggot fly. *PNAS*, 91(17):7990–7994.
- Hey, J., Won, Y., Sivasundar, A., Nielsen, R., en Markert, J. A. (2004). Using nuclear haplotypes with microsatellites to study gene flow between recently separated cichlid species. *Molecular Ecology*, 13(4):909–919.
- Higashi, M., Takimoto, G., en Yamamura, N. (1999). Sympatric speciation by sexual selection. *Nature*, 402(6761):523–526.
- Holland, J. (1975). *Adaptation in natural and artificial selection*. University of Michigan Press.
- Laan, J. D. V. D. en Hogeweg, P. (1995). Predator-prey coevolution: Interactions across different timescales. *Proceedings: Biological Sciences*, 259(1354):35–42.
- Matsumoto, M. en Nishimura, T. (1998). Mersenne twister: a 623-dimensionally equidistributed uniform pseudo-random number generator. *ACM Transactions on Modeling and Computer Simulation (TOMACS)*, 8(1):3–30.
- Maynard Smith, J. (1966). Sympatric speciation. *The American Naturalist*, 100(916):637–651.
- Mayr, E. (1982). Speciation and macroevolution. *Evolution*, 36(6):1119–1132.
- McClellan, J. H., Schafer, R. W., en Yoder, M. A. (2003). *Signal Processing First*, hoofdstuk 6.7 'Running Average Filtering', pagina 145. Pearson Education International.

- Menken, S. B. (1993). Spreiding en scheiding: Het ontstaan van nieuwe soorten. *Natuur en techniek*, 10:796–805.
- Moore, D. S. en McCabe, G. P. (2005). *Introduction to the practice of statistics*, hoofdstuk 8.2 ‘Comparing Two Proportions’, pagina’s 555–565. W.H.Freeman & Co Ltd.
- Penn, D. J. (1999). *Encyclopedia of Life Sciences*, hoofdstuk Coevolution: Host–Parasite. John Wiley & Sons, Ltd.
- Savill, N. J. en Hogeweg, P. (1997). Evolutionary stagnation due to pattern-pattern interactions in a coevolutionary predator-prey model. *Artificial Life*, 3(2):81–800.
- Thoday, J. M. en Gibson, J. B. (1962). Isolation by disruptive selection. *Nature*, 193(4821):1164–1166.
- Turner, G. F. en Burrows, M. T. (1995). A model of sympatric speciation by sexual selection. *Proceedings: Biological Sciences*, 260(1359):287–292.
- Via, S. (2001). Sympatric speciation in animals: The ugly duckling grows up. *Trends In Ecology & Evolution*, 16(7):381–390.
- Waxman, D. en Gavrilets, S. (2005). Issues of terminology, gradient dynamics and the ease of sympatric speciation in adaptive dynamics. *Evolutionary Biology*, 18(5):1214–1219.
- Wilson, A. B., Noack-Kunmann, K., en Meyer, A. (2000). Incipient speciation in sympatric nicaraguan crater lake cichlid fishes: sexual selection versus ecological diversification. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267(1458):2133–2141.