

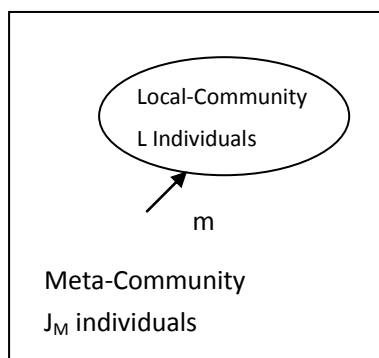
The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography

Chap.8 Speciation, Phylogeny, and the Evolution of Metacommunity Biodiversity

主讲人: Jake

一、模型回顾

总体模型:



集合群落模型

111111111111111111111111111111111111

→

11111111111111111111111111111112

→

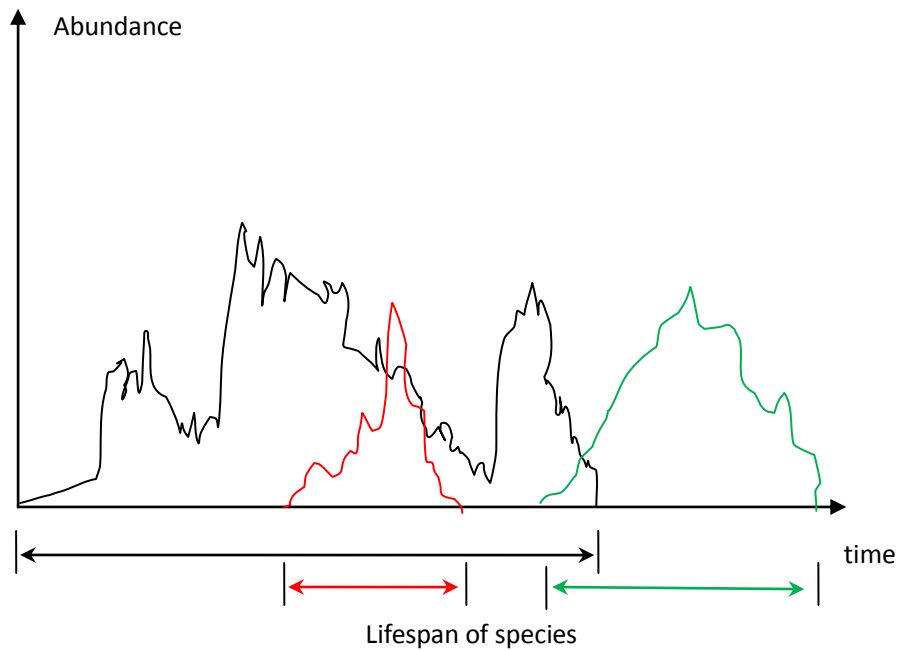
111111111111111111111111111223

→...→

1112211233132333111324

...

画出它们的种群动力学曲线:



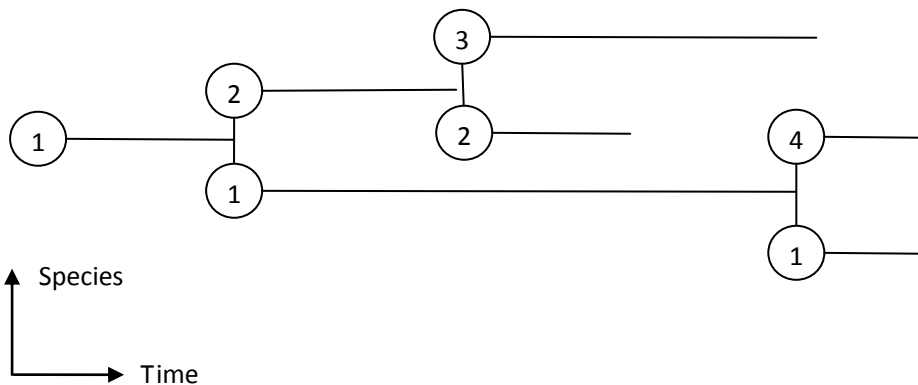
自然涌现出的时间概念：

每个物种的寿命，它是一个随机变量，具有分布和均值

思考问题：每个个体的寿命是什么分布？

另外一个自然涌现的时间概念：物种发生树

即，如果一个物种在被繁殖的时候，他以小概率 v 形成新物种，那么，新产生的物种可以看作是该物种的后代，这样我们可以画出一个物种的家族树出来：



第 8 章就是主要围绕着这两个概念展开的。

二、基本生物学概念

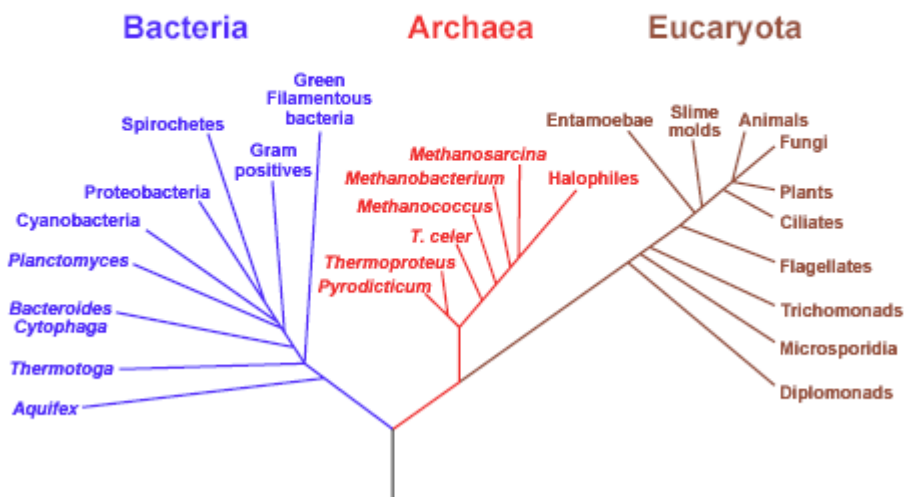
1、生命树（Tree of life, phylogenetic tree）

WIKI 定义：

A phylogenetic tree or evolutionary tree is a branching diagram or "tree" showing the inferred evolutionary relationships among various biological species or other entities based upon

similarities and differences in their physical and/or genetic characteristics. The taxa joined together in the tree are implied to have descended from a common ancestor. In a rooted phylogenetic tree, each node with descendants represents the inferred most recent common ancestor of the descendants, and the edge lengths in some trees may be interpreted as time estimates. Each node is called a taxonomic unit. Internal nodes are generally called hypothetical taxonomic units (HTUs) as they cannot be directly observed.

Phylogenetic Tree of Life



生命树展示的是人们根据物种之间的相似程度和聚类特征推测出来的物种演化的历史。

2、进化枝（Clade）

In biological systematics, a clade (from ancient Greek κλάδος, klados, "branch") signifies a single "branch" on the "Tree of life", a group composed of a single ancestor and all its descendants.[1] The idea that such a "natural group" of organisms should be grouped together and given a taxonomic name is central to biological classification. In cladistics (which takes its name from the term), clades are the only acceptable units.

即生命树上的一个分支，即一棵子树

3、世系（lineage）

An evolutionary lineage is a sequence of species, that form a line of descent, each new species the direct result of speciation from an immediate ancestral species

也就是进化树上一条从根到叶的路径。

4、断点均衡（Punctuated Equilibrium）

Punctuated equilibrium is a [theory](#) in [evolutionary biology](#) which proposes that some [sexually reproducing species](#) will experience little evolutionary change for most of their geological history, remaining in an extended state called *stasis*. When evolution occurs, it is localized in rare, rapid events of branching speciation, called [cladogenesis](#). Cladogenesis is the process by which species split into two distinct species, rather than one species gradually transforming into another. Thus, "punctuated equilibria is a model for discontinuous tempos of change (in) the process of

speciation and the deployment of species in geological time

断点均衡是指一种特定的理论,认为有性繁殖物种在进化史上会经历一段较长的多样性稳定时期(即没有更多的物种形成),这种状态称之为稳态(stasis)。所以,该理论预测了一种不连续地物种演化过程。

三、Raup 模型

Raup 模型也是一种中性理论模型(物种经历随机变异),但是它的作用单位不是单个的生物个体,而是物种(一个进化世系)。

也就是在每个仿真周期,每一个物种经历这样两个随机事件:

- (1) 以概率 λ 产生一个新的进化分支(物种)
- (2) 以概率 μ 经历该物种灭绝。

可以比较的两种生命树:

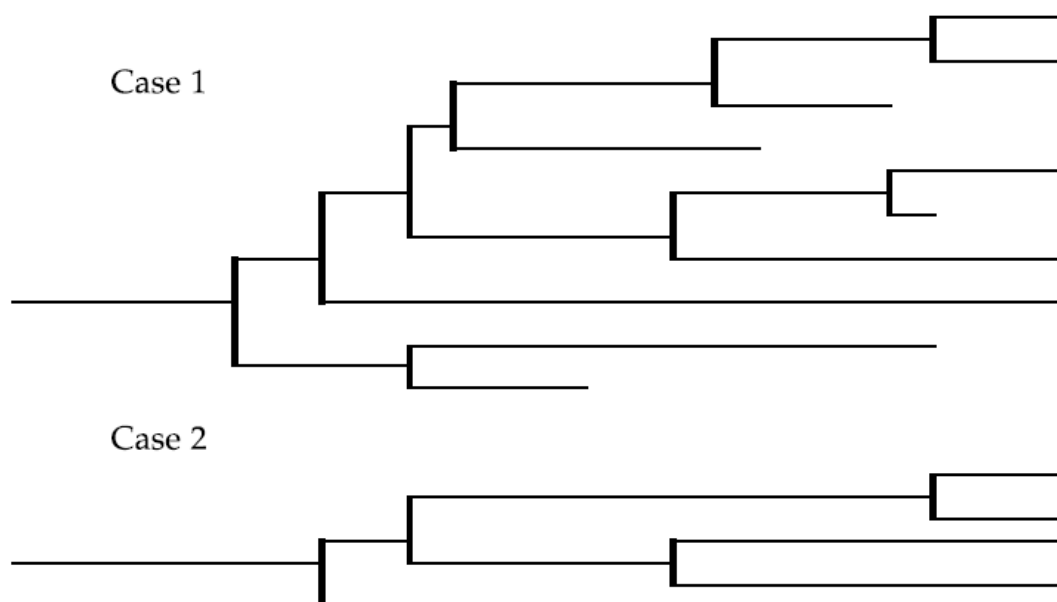


FIG. 8.1. Two cases of phylogenies. Case 1: Phylogeny resulting from the pure birth-death process, with all lineages, living and extinct shown. Case 2: The same clade as in case 1 but with all extinct lineages removed, leaving only lineages alive at the present time T .

第一种情况考虑了所有的世系,无论是灭绝的还是存活的,第二种把那些 T 时刻之前灭绝的物种都删除掉了,因此更具有可比较性。

这种模型的统计特征:

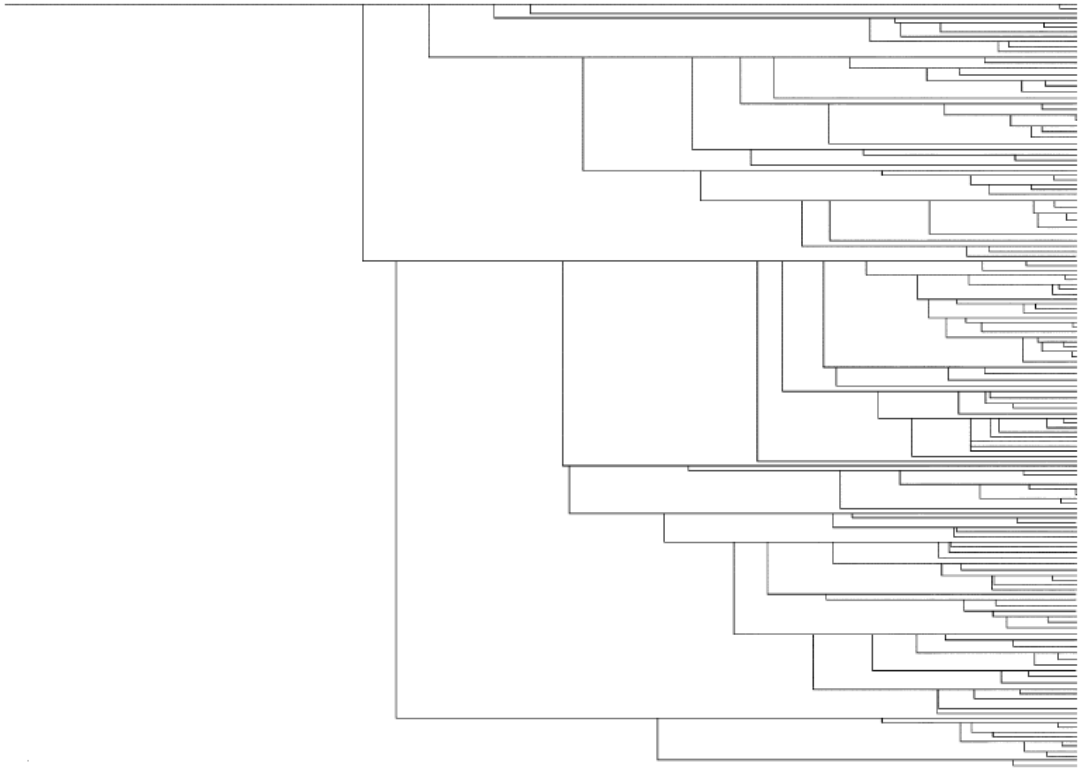
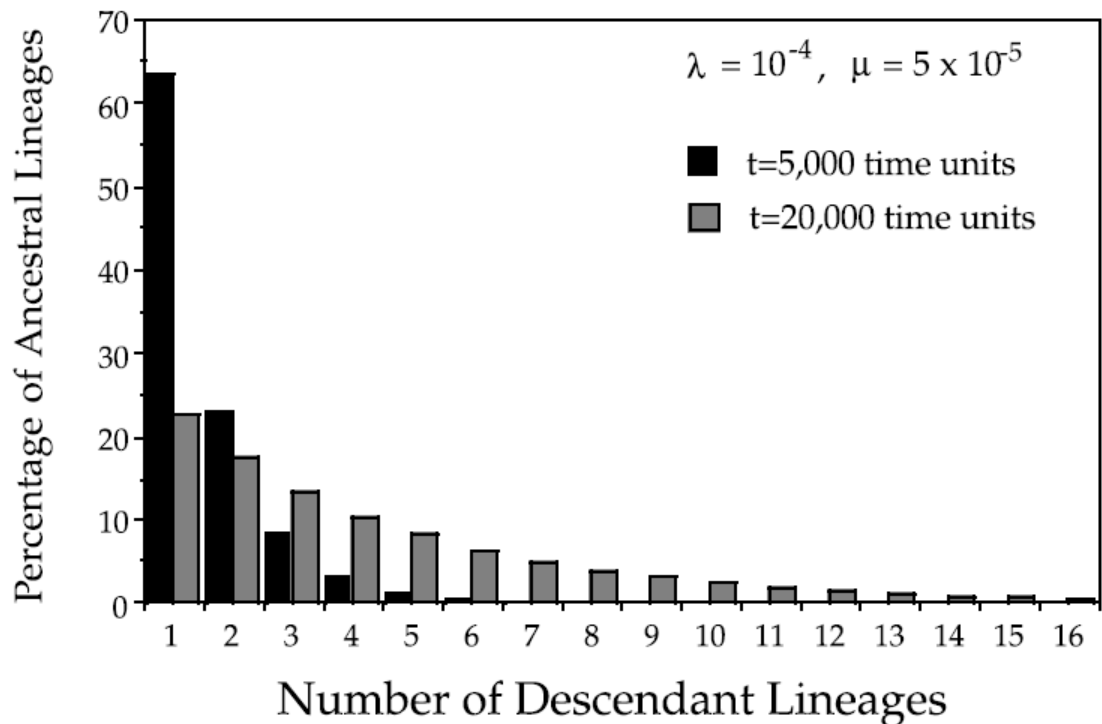


FIG. 8.8. A typical case 2 cladogram produced by the stochastic phylogeny models of Raup et al. (1973) and Nee et al. (1994), which assume constant per lineage probabilities of birth λ and death μ . In this example, $\lambda = 9 \times 10^{-5}$ and $\mu = 4 \times 10^{-5}$. Note the geometric increase in number of lineages. This is partly an artifact of pruning out all extinct lineages.

可以看到，只要 λ 略大于 μ ，就会产生指数增长的情况，因此，产生的进化树在尾期有非常多的分支，不会存在物种数的断点平衡期。

另外，我们可以考察另外一种统计量的分布。假设，在 0 时刻，系统中有 S_0 个物种，那么这些物种经历生灭过程，产生后代。有的物种存活时间长，那么它就有更多的机会进一步产生后代，而那些存活时间短的物种产生的后代数就会少。我们考察任意一个物种 i ，在 T 时刻结束时候产生的后代数为 $X(i)$ ，那么不同的物种就有不同的 $X(i)$ ，这样就构成了一个随机序列，我们把 X 作为随机变量，考察它的分布得到下图：



这是一个几何分布。

四、统一中性模型

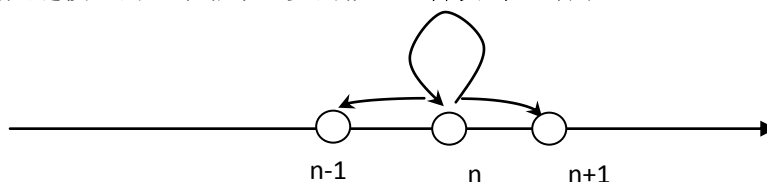
与 Raup 等人的模型比较：

- 1、中性的单元（随机操作的对象）不再是物种，而是每一个个体；
- 2、物种存活的时间长短，以及每个物种能够产生的子物种数量决定于当前时刻该物种的多度，多度越大的物种存活的时间越长，也会有更多的机会产生新的后代物种；
- 3、不会出现物种指数增长的情况，而是会出现动态平衡（如第 5 章）。

(1) 物种存活时间

首先，我们考察某一个物种**存活的时间**与当前该物种的多度之间的关系。

每一个物种都在经历随机的生与死，我们该如何考察它的存活时间呢？这样用到随机过程马尔科夫链模型的一个非常重要的概念：**首次到达时间**！



物种的多度变化可以看作一个上图所示的马尔科夫随机过程，其中转移概率矩阵由第四章的公式给出

我们用 M 表示这个概率转移矩阵，那么

$$M(0,0)=1;$$

$$M(n, n-1) = \frac{n}{J} \left(\frac{J-n}{J-1} + v \frac{n}{J-1} \right)$$

$$M(n, n+1) = \frac{J-n}{J} \left(\frac{n}{J-1} (1-v) \right)$$

$$M(n, n) = 1 - M(n, n-1) - M(n, n+1)$$

$$M(J, J-1) = v$$

$$M(J, J) = 1 - v$$

其它元素都是 0。

值得指出的是，Hubbell 书上所用的公式是近似的表达式，也就是考虑到 v 值很小，所以，就把 $M(n, n-1), M(n, n+1)$ 以及 $M(n, n)$ 的 v 设为 0。这样可以使得运算更简洁。

该矩阵的吸收态是 0，其它状态均为暂态。我们可以计算出从任意一个暂态到吸收态的时间的期望值：

$$\Omega(N) = \left(\sum_{T=1}^{\infty} T M^T \right)_{N,0}$$

即 $\sum_{T=1}^{\infty} T M^T$ 这个矩阵的第 N 行第 0 列对应的就是物种从个体数 N 开始，最后到灭绝（0 个

个体）所经历的期望时间步。

然而，在现实矩阵中，我们直接计算 $\Omega(N)$ 会很困难，因为牵扯到矩阵的无穷级数。我们通常采用下面的技巧（递归的方法，在 Markov 链中，这是非常有效的一种方法）：

物种要到达状态 0，可以看作两种情况：

(1) 直接从 N 经过 1 步转移到达 0

(2) 从 N 转移到暂态 j ，然后再由 j 经过若干次转移到达 0

所以，可以写下下列递推公式：

$$\Omega(N) = 1 + \sum_{j=1}^J M_{Nj} \Omega(j),$$

这样把这个式子写成向量和矩阵的形式就是：

$$\Omega = \text{One} + M \cdot \Omega$$

其中， One 为一个全为 1 的列向量。所以，我们可以解出 Ω ：

$$\Omega = (I - M)^{-1} \cdot \text{One}$$

Hubell 书上即采用这种推导方法。

这样，第一个公式就是物种从初始状态 N 开始到达灭绝的平均时间，代入相应的式子可以计算出：

$$\Omega(N_i) = \sum_{k=1}^{N_i-1} k \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}} + N_i \left[\sum_{k=N_i}^{J_M-1} \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}} + \frac{1}{\nu} \right]$$

这里 N_i 就相当于 N , J_M 就是 J , 并且:

$$\Omega(1) \cong \sum_{k=1}^{J_M-1} \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}}$$

就是该物种从出生到死亡的平均寿命。

寿命与初始多度之间的关系:

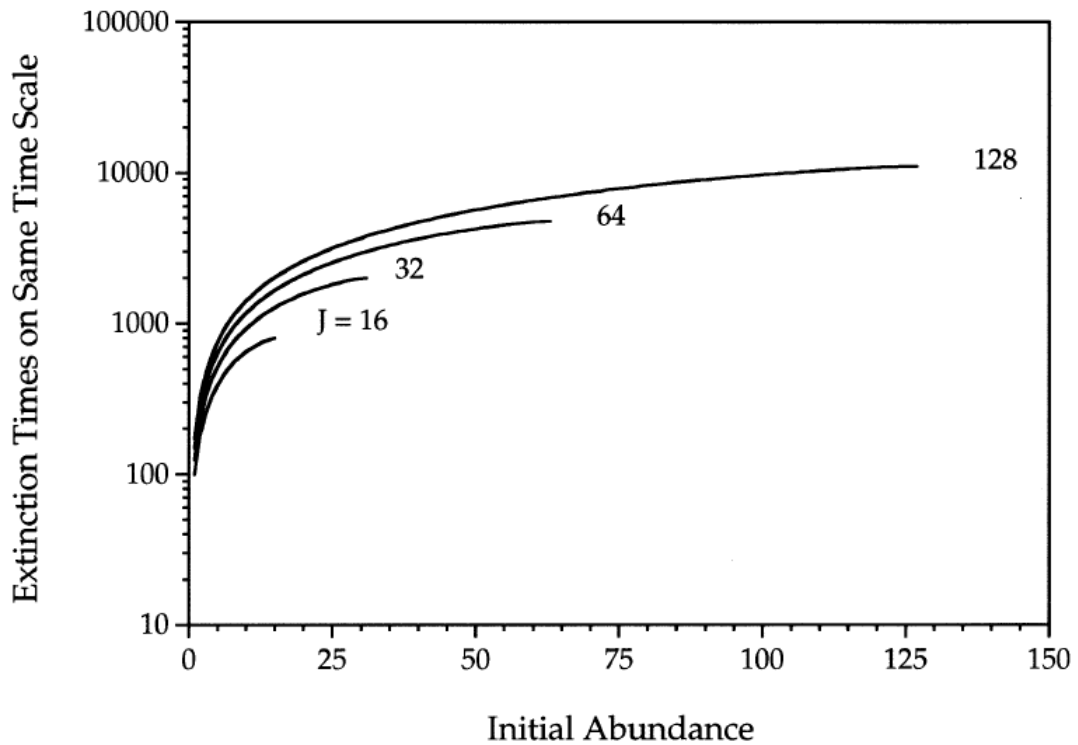


FIG. 8.6. Scaled extinction times for metacommunities of different sizes, as a function of the initial abundance of the i th species.

(2)、每一个物种在存活期间所能产生的后代物种数量

扩展模型, 使其能够计算产生后代的数量。

思路: 扩展状态空间:

$$N \times \{0,1\}$$

0 表示不产生新物种, 1 表示产生新物种。

新的转移矩阵:

$$\Pr\{N_i - 1, N_j = 1 | N_i\} = \left(\frac{N_i}{J}\right)\nu$$

$$\Pr\{N_i - 1, N_j = 0 | N_i\} = \left(\frac{N_i}{J}\right)(1 - \nu)\left(\frac{J - N_i}{J - 1}\right)$$

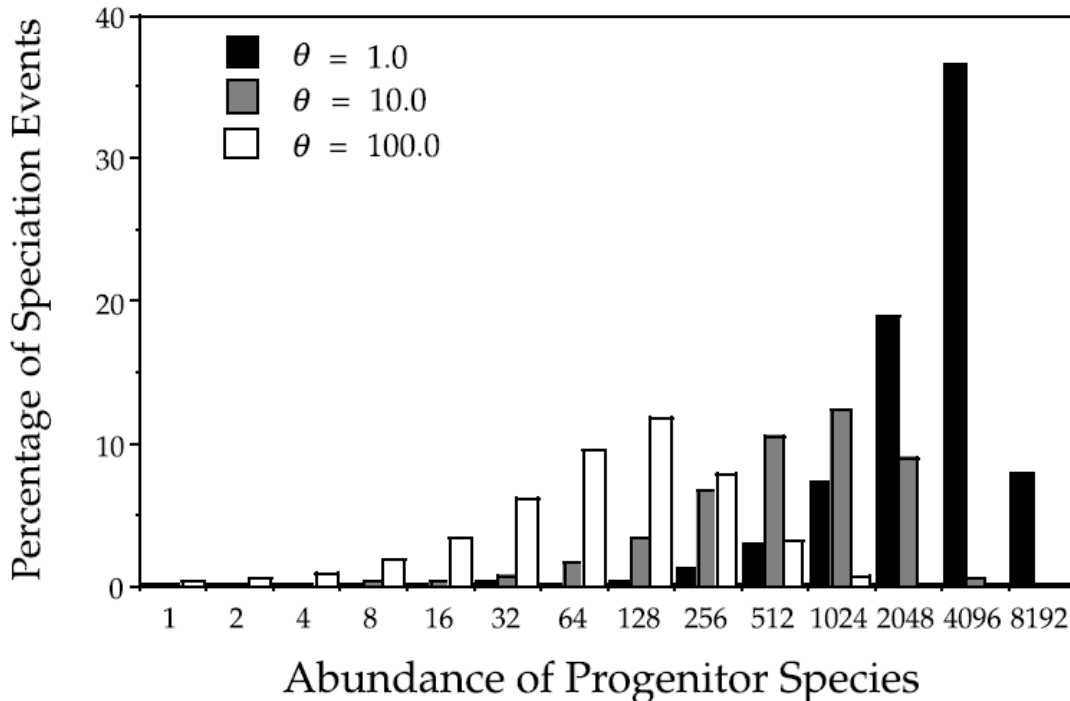
$$\Pr\{N_i | N_i\} = \left(\frac{N_i}{J}\right)(1 - \nu)\left(\frac{N_i - 1}{J - 1}\right) + \left(\frac{J - N_i}{J}\right)\left(\frac{J - N_i + 1}{J - 1}\right)$$

$$\Pr\{N_i + 1 | N_i\} = \left(\frac{J - N_i}{J}\right)\left(\frac{N_i}{J - 1}\right)$$

用同样的方法 (但是说实话, 我还没有自己推出这个公式来, 大家可以尝试推一推。需要注意, 这里计算的期望时间与前面的时间有很大不同, 因为这里需要把状态分成两类即 $N_j=0$ 的和 $N_j=1$, 这样直接计算从一个暂态到达吸收态 0 的期望时间并不是我们想要的经历 $N_j=1$ 的各个状态的时间步, 具体怎么得到, 还要好好想想), 得到:

$$\Lambda(N_i) = \frac{\nu}{J_M} \sum_{k=1}^{N_i-1} k^2 \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}} + \frac{N_i \nu}{J_M} \sum_{k=N_i}^{J_M-1} k \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}}$$

这就是这张图:

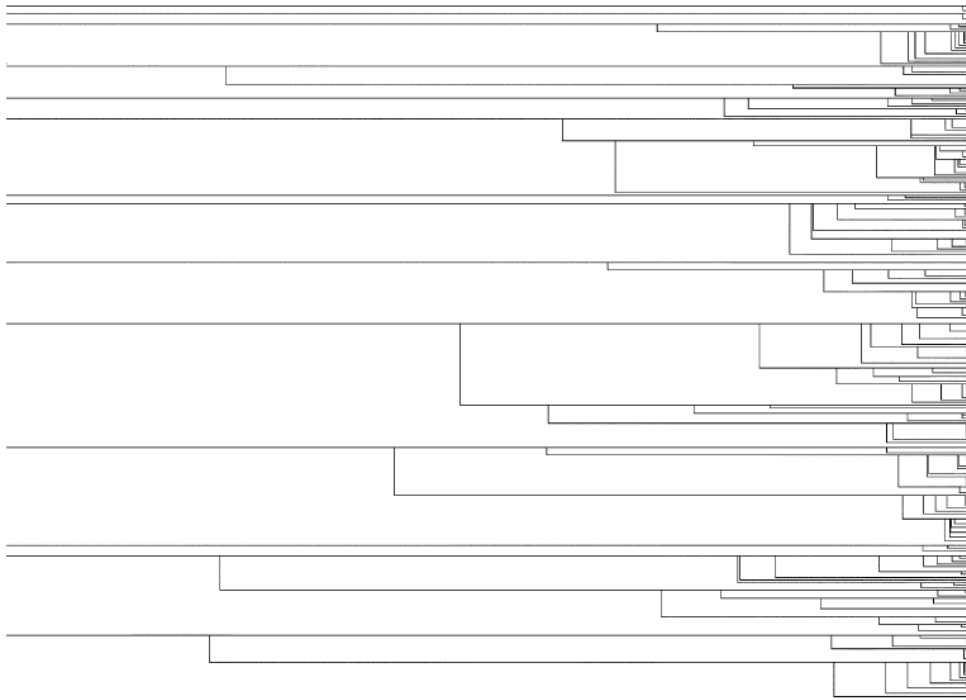


θ 对寿命的影响:

随着 θ 的减小, 长寿的种系会在进化枝中占领更大的比例;

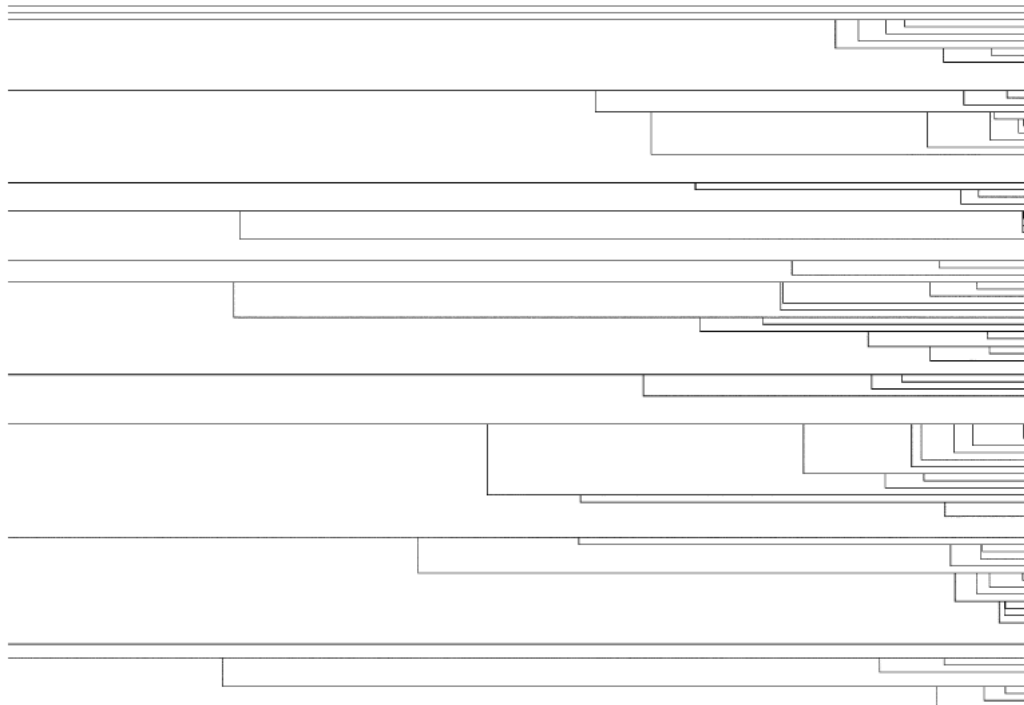
随着 θ 的减小, 大多数种系的平均寿命将会增大。

3、生命树：



Sampling effects:

将那些稀有的（多度小的）物种删除，得到下面的进化树：



采样效应：

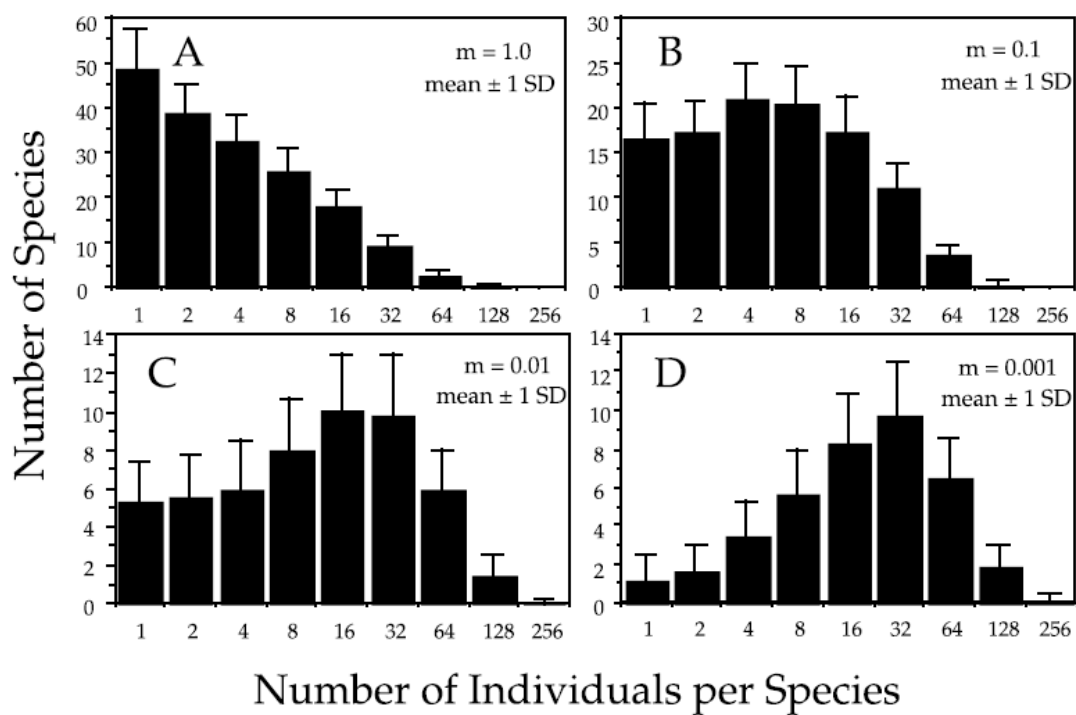
- (1) 最后的物种数量变得更加稀少；
- (2) 每个物种的平均寿命会增长；

因此，采样效应会导致我们对物种的平均寿命的高估。

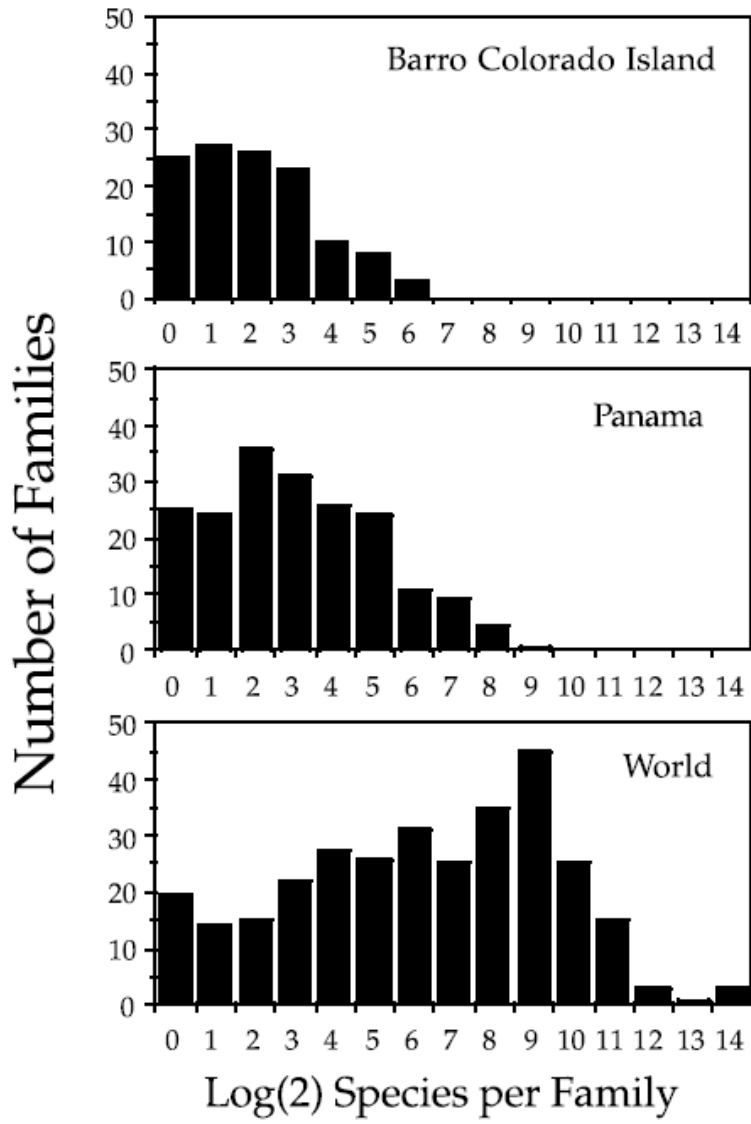
五、物种多样性与分形

这就牵扯到一个本质的问题：到底有多少个物种？这个问题的答案其实在于我们如何定义一个物种。我们定义物种是根据物种之间的差异性，而差异性具有分形的性质。

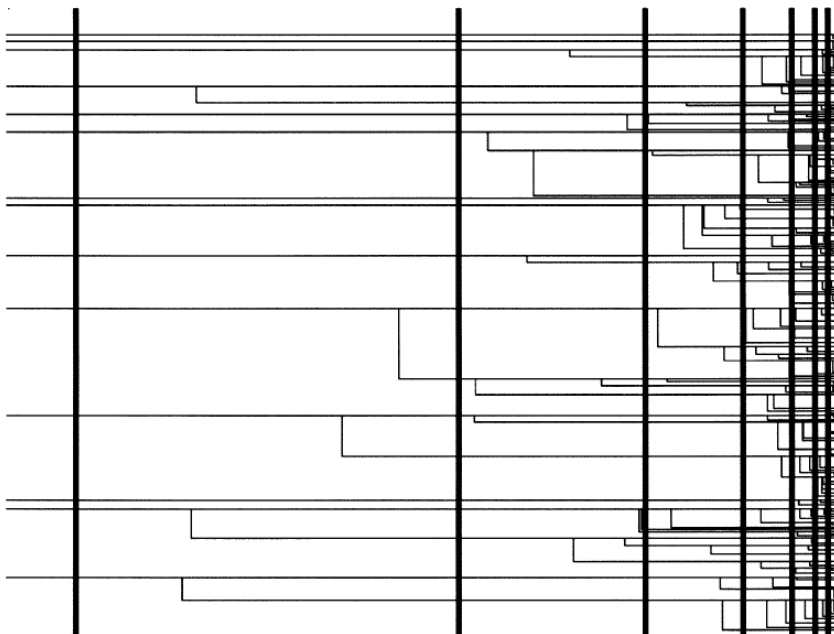
物种多度分布曲线：



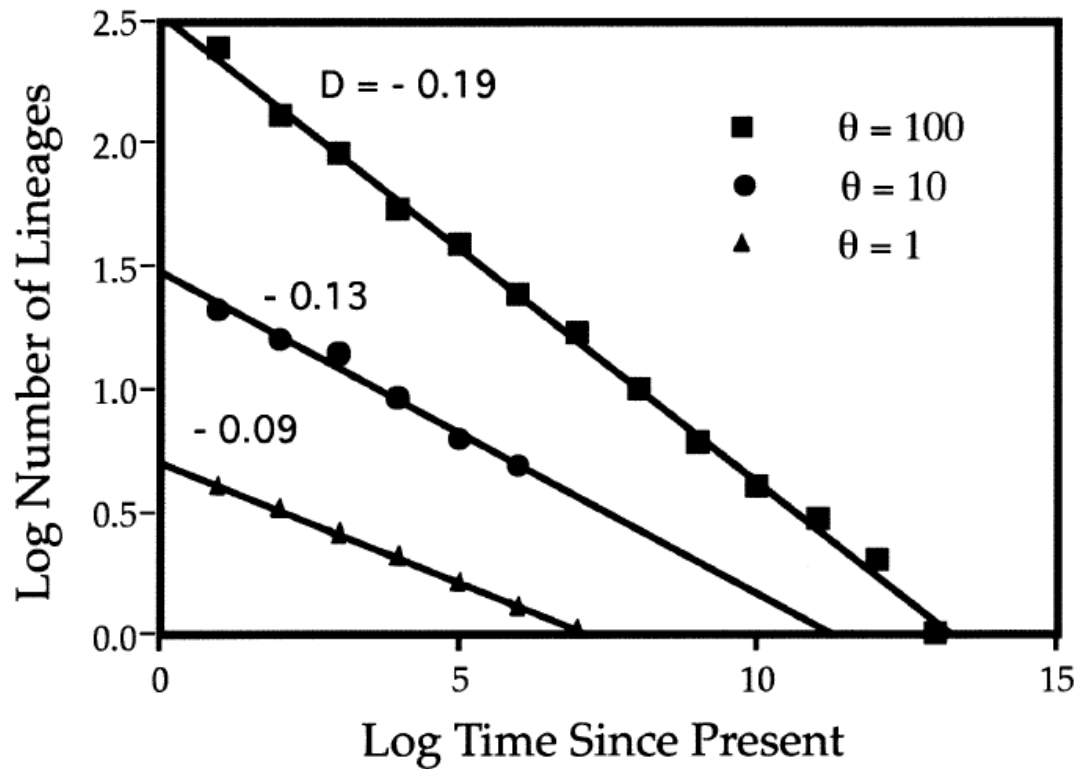
而当我们把物种按照科进行归类，得到每个科中物种的数量：



这两类曲线是相似的。因此物种的分布是一个分形。我们在考察进化树：



它也是一个分形，这体现为一个幂律关系，即 $S(T) \sim T^D$ ，其中 T 为从现在往前算的时间， $S(T)$ 为 T 时刻对应的祖先物种数量，得到 $S(T)$ 的曲线为：



其中分形维 D 收到关键参数 θ 的影响。

结论：

物种的分布是分形的，意味着我们实际上很难回答这个问题：“到底有多少个物种”，因为这取决于我们的观测尺度和定义标准。

六、进一步讨论

1、Random Fission 模型：

引入如下机制：在某一时刻，某一个体会随机产生两个不同的物种后代。

2、与真实数据的比较。