

VU Research Portal

Succession in plankton communities

Bruggeman, J.

2009

document version

Publisher's PDF, also known as Version of record

[Link to publication in VU Research Portal](#)

citation for published version (APA)

Bruggeman, J. (2009). *Succession in plankton communities: A trait-based perspective*. Gildeprint Drukkerijen.

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

E-mail address:

vuresearchportal.ub@vu.nl

Samenvatting

Introductie

De soortsamstelling van ecosystemen bepaalt hoe de natuur functioneert en reageert op verandering. Wanneer we het gedrag van een ecosysteem willen voorspellen, is het dan ook aantrekkelijk om het systeem op te vatten als de som der delen: eerst karakteriseren we het gedrag van iedere individuele soort, en daarna combineren we deze soortbeschrijvingen in een modeecosysteem. Onze kennis over individuele soorten schiet echter vrijwel altijd tekort voor deze aanpak.

Dit proefschrift richt zich daarom juist op de overeenkomsten tussen soorten: een beschrijving van een algemene, “alleskunnende” populatie dient als basis voor alle soorten in het ecosysteem. Verschillen tussen soorten worden aangebracht door de waarden van bepaalde soorteigenschappen (“traits”) te variëren. Soorten verschillen dus enkel kwantitatief, in de mate waarin ze deze eigenschappen tentoonspreiden; de manier waarop ze functioneren is gelijk.

Vervolgens laten we het ecosysteem zichzelf organiseren volgens het principe “alles is overal, het milieu selecteert”: grote aantallen verschillende soorten worden gezamenlijk blootgesteld aan een realistische omgeving. Doordat de eigenschappen van sommige soorten beter aansluiten bij de omgeving zullen ze andere eruit concurreren, waardoor een specifieke soortsamstelling ontstaat. Onder invloed van de seizoenen verandert de omgeving voortdurend en daarmee zijn op ieder moment weer andere soorteigenschappen optimaal. Daardoor blijft de soortsamstelling van het ecosysteem continu veranderen. Het aardige van deze aanpak is dat het met een klein aantal simpele regels toch mogelijk wordt om structuur en diversiteit van levensgemeenschappen te beschrijven. Dit is ideaal om te bestuderen hoe deze gemeenschappen zich aanpassen aan een veranderende omgeving (bv. onder invloed van klimaatverandering).

Deze ideeën worden in dit proefschrift uitgewerkt tot een volledig raamwerk voor het beschrijven van ecosystemen in termen van soorteigenschappen. Dit wordt geïllustreerd met een toepassing voor plankton in de oceaan: met twee eigenschappen blijkt het al mogelijk om diverse patronen in de soortsamstelling van plankton in tijd en ruimte te reproduceren. Dit opent de weg voor toepassing op grotere natuurlijke systemen en voor vergelijking met observaties.

Aanleiding: de biologische koolstofpomp

Dit onderzoek komt voort uit de noodzaak om de relatie tussen mariene ecosystemen en het broeikasgas CO₂ te kwantificeren. Aan het oppervlak van de oceanen legt eencellig fytoplankton CO₂ vast in nieuwe biomassa door fotosynthese. Het fytoplankton dient als voedsel voor klein zoöplankton, wat op haar beurt weer groter zoöplankton en vis voedt. Bij het pad dat de vastgelegde koolstof aflegt door het

voedselweb kan op verschillende punten een fractie wegzinken naar de diepzee. Dit gebeurt in het bijzonder door het zinken van de individuele cellen van sommige soorten fytoplankton en de feces van sommige soorten zoöplankton. Daarmee is het wegzinken direct afhankelijk van de soortsaanstelling van de planktongemeenschap. Door het wegzinken wordt koolstof effectief getransporteerd van de atmosfeer naar de diepzee. Dit proces wordt daarom ook wel de biologische koolstofpomp genoemd.

Dankzij de biologische koolstofpomp is de concentratie van CO₂ in de atmosfeer momenteel lager dan te verwachten zou zijn op grond van enkel fysische principes. Het is echter onzeker hoe de biologische pomp zal reageren op de huidige klimaatverandering. Voor de ecosystemen aan de oppervlakte van de oceaan heeft klimaatverandering drie directe consequenties: de temperatuur neemt toe, de menging neemt af (en daarmee de communicatie tussen oppervlak en diepzee), en het water verzuurt. Het is zeker dat deze veranderingen invloed zullen hebben op het mariene ecosysteem en daarmee op de werking van de biologische koolstofpomp, maar het precieze effect is onbekend. Het is zelfs onzeker of deze aanstaande veranderingen de pomp zullen verzwakken of versterken! Om dit in te kunnen schatten is een kwantitatieve beschrijving van het mariene ecosysteem nodig die recht doet aan de soortsaanstelling van de planktongemeenschap.

Modellen

Een kwantitatieve beschrijving van een natuurlijk systeem vereist het gebruik van modellen: beschrijvingen van het gedrag van het systeem in termen van wiskundige vergelijkingen. In het meest simpele geval is hierbij te denken aan een beschrijving van het verloop van een natuurlijke populatie als een combinatie van een reproductie- en sterftesnelheid, beide uitgedrukt in aantal individuen per tijdseenheid. Dit zou een simpel model opleveren met twee constante termen (positief voor reproductie, negatief voor sterfte) die samen de netto populatiegroei vastleggen. Het verhaal wordt ingewikkelder wanneer de reproductie en sterfte afhangen van omgevingsfactoren, van de grootte van de populatie, of van de aanwezigheid van andere soorten (bv. predatoren). De kunst van het maken van modellen ligt in het identificeren van alle factoren die een rol spelen in het gedrag van het systeem en het definiëren van de precieze wiskundige relaties tussen deze factoren en het systeem. Dat laatste gebeurt idealiter op basis van kennis over de mechanismen die voor de relatie verantwoordelijk zijn.

Wanneer het model wiskundig is gedefinieerd, is het verhaal nog niet compleet. Een model bevat gewoonlijk diverse constante termen, "parameters", die verschillende aspecten van het systeem vastleggen. Deze parameters omvatten bijvoorbeeld de maximale groeisnelheid van een populatie, de onderhoudskosten van biomassa, of de affiniteit van de populatie voor verschillende nutriënten. De waarden van deze parameters dienen ingevuld te worden voordat het model kan worden gebruikt voor voorspellingen. Het bepalen van parameterwaarden gebeurt idealiter op basis van onze kennis van het echte natuurlijke systeem, op basis van observaties uit het

laboratorium of het veld. Deze observaties zijn helaas maar zelden toereikend om alle parameters van een model volledig vast te leggen. Dit kan komen doordat het model parameters bevat die per definitie moeilijk meetbaar zijn, of doordat de gemodelleerde soorten maar moeilijk te observeren zijn. Hierdoor ligt iedere parameterwaarde in een model nooit volledig vast en zijn modelvoorspellingen geassocieerd met een mate van onzekerheid, zelfs als de modelleur in staat geweest zou zijn om alle natuurlijke relaties volledig in zijn model te verwerken. Vaak kan de betrouwbaarheid van een model daarom verbeterd worden door minder detail (en parameters) op te nemen in het model, zodat de observaties de waarden van de overgebleven parameters preciezer kunnen vastleggen: modelleren is ook de kunst van het weglaten.

Traditionele mariene ecosysteem modellen

De huidige modellen van planktonsystemen zijn traditiegetrouw gebaseerd op het concept “functionele groepen”: iedere groep van soorten waarvan men vermoedt dat die een unieke rol vervult in de natuur wordt als aparte variabele opgenomen in het model. Dit begon met de nutrient-fytoplankton-zoöplankton (NPZ) en nutrient-fytoplankton-zoöplankton-detritus (NPZD) modellen eind jaren tachtig. Deze modellen waren met drie of vier variabelen relatief eenvoudig en namen nagenoeg geen enkel aspect van de soortensamenstelling mee in hun beschrijving van het ecosysteem. Desalniettemin waren ze bijzonder succesvol in het reproduceren van kenmerkende “grove” patronen in planktongemeenschappen, bijvoorbeeld het moment waarop de lentebloei van fytoplankton aanvangt.

In latere jaren werd het meer en meer duidelijk dat plankton een enorme functionele diversiteit kent: verschillende soorten vervullen heel verschillende functies in het ecosysteem. Dit leidde diverse wetenschappers ertoe om de oorspronkelijke groepen fytoplankton en zoöplankton onder te verdelen in een aantal kleinere functionele groepen op basis van hun unieke functie in de natuur. De resulterende modellen omvatten tientallen variabelen en honderden parameters. Deze modellen bieden duidelijk een betere afspiegeling van natuurlijke planktongemeenschappen dan de klassieke NPZ(D) modellen. Het zou dan ook voor de hand liggen dat ze daarmee betrouwbaardere voorspelling kunnen leveren, maar dit is niet noodzakelijkerwijs het geval. De grote aantallen parameters in deze modellen worden bij lange na niet vastgelegd door de beperkte laboratorium- en veldobservaties die voorhanden zijn. Hierdoor zijn de waarden van de parameters in deze modellen zeer onzeker, en de modelvoorspellingen ook. Ironisch genoeg zijn de klassieke NPZ(D) modellen op dit moment nog het meest betrouwbaar en het meest gebruikt. Het mag echter duidelijk zijn dat deze modellen nauwelijks inzicht bieden in de structuur van planktongemeenschappen. Daarmee kunnen ze geen antwoord geven op vragen waarbij de soortensamenstelling van het ecosysteem een rol speelt, zoals het functioneren van de biologische koolstofpomp.

De soortsaamenstelling bepaalt voor een belangrijk deel het gedrag van natuurlijke systemen, maar het lijkt onmogelijk om realistische soortdiversiteit toe te voegen aan modellen zonder deze te overladen met onzekerheden. Toch is dit het probleem wat dit proefschrift aanpakt: door een alternatieve benadering voor het modelleren van gemeenschappen worden het mogelijk om met minimale complexiteit toch een indicatie te krijgen van (veranderingen in) de soortsaamenstelling.

Inspiratie

De inspiratie voor de werk komt deels van de “Adaptive Dynamics” (AD) methode voor het modelleren van evolutie, waarin een belangrijke rol is weggelegd voor zelforganisatie van het systeem door competitie tussen soorten. De AD methode gaat uit van een aanwezige populatie, de “resident”, wiens nakomelingen imperfecte kopieën zijn: deze verschillen licht in een of meer geselecteerde eigenschappen. Als een nakomeling (“mutant”) verschijnt wiens eigenschappen beter aansluiten bij de huidige omgeving, dan zal deze de ouder eruit concurreren, en de rol van de “resident” overnemen. Evolutie kan zo worden samengevat als de verandering van de waarde van de geselecteerde soorteigenschappen. Het intrigerende van deze methode is dat een relatief simpel model gecombineerd met willekeurige variatie in een beperkt aantal parameters, rijk en realistisch gedrag kan vertonen zonder dat er enorme complexiteit (en grote aantallen parameters) noodzakelijk zijn. In dit proefschrift worden deze concepten overgeplaatst van evolutionaire tijdschalen naar ecologische tijdschalen.

Een belangrijke andere bron van inspiratie is de Dynamische Energy Budget (DEB) theorie. Deze theorie beschrijft de stromen van energie en massa door natuurlijke systemen, zoals individuele organismen en populaties. De nadruk ligt op de formulering van één enkele goedgefundeerde modelstructuur die kan worden toegepast op alle levende organismen, van bacteriën tot walvissen. Verschillen tussen soorten zijn daarmee enkel kwantitatief. Hoewel in dit proefschrift het DEB model niet in alle volledigheid terugkomt, speelt de DEB filosofie wel een sleutelrol. In het bijzonder komt het idee terug om traditioneel volledig gescheiden soorten te combineren in één model: fytoplankton dat energie betreft van zonlicht en bacteriën die energie betrekken van organisch materiaal worden verenigd in een mixotroof, die zowel zonlicht als organisch materiaal kan benutten. Een dergelijke combinatie van strategieën komt veel voor in plankton. Daarnaast komt een scala aan DEB elementen terug in de diverse modellen in dit proefschrift. Deze elementen omvatten onder andere de manier om de afhankelijkheid van meerdere substraten te modelleren en om compromissen (“trade-offs”) te formuleren als de verdeling van een beperkte hoeveelheid energie over verschillende activiteiten, bv. het opvangen van licht en het opnemen van nutriënten.

Ingrediënten

De belangrijkste premisse in dit proefschrift is dat een realistisch ecosysteem kan zelforganiseren uit een groot aantal willekeurig gekozen soorten, die onderling de

competitie aangaan. Dit idee is recentelijk onafhankelijk ontwikkeld en toegepast op planktongemeenschappen, maar met een “botte bijl” methode waarbij allerlei verschillend gemodelleerde soorten concurreren in een model van de wereldzeeën. Dit leidde weliswaar tot interessante resultaten, maar vereist enorme rekenkracht. Daardoor kan het model maar door weinigen worden gebruikt, en leent het zich nauwelijks voor experimenten waarvoor herhaaldelijke modelsimulaties nodig zijn.

In dit proefschrift worden alle soorten gemodelleerd met hetzelfde, universele model. Ze variëren enkel in de waarde van een beperkt aantal eigenschappen, vertegenwoordigd door modelparameters. Door deze constructie wordt de soortsaanstelling van het systeem volledig samengevat door de frequentieverdeling van de waarden van geselecteerde soorteigenschappen. Deze verdeling kan expliciet gemodelleerd worden door voor iedere eigenschap een groot aantal mogelijke waarden te kiezen, en dan voor iedere combinatie van eigenschappen een aparte soort in het systeem te plaatsen. Dat gebeurt bijvoorbeeld in hoofdstuk 2, waarin een totaal van 625 virtuele soorten meegenomen wordt. Dit levert een realistisch ecosysteem op, dat zelforganiseert vanuit een beperkt aantal simpele regels, maar het vereist veel rekenkracht.

Doordat alle soorten kwalitatief identiek zijn, wordt het wiskundig mogelijk om de frequentieverdeling van eigenschappen samen te vatten met de totale biomassa in het systeem, de gemiddelde eigenschappen van alle soorten, en de variatie in eigenschappen (een maat voor biodiversiteit). Hoofdstuk 3 laat zien dat de verandering van deze samenvattende statistieken kan worden afgeleid vanuit het gedrag van individuele soorten. Belangrijk is dat deze samenvattende beschrijving op zichzelf staat: de verandering in totale biomassa en in het gemiddelde en de variatie van eigenschappen kan worden beschreven zonder dat de individuele soorten terugkomen in het model. Hierdoor wordt het model veel simpeler: met minder dan tien variabelen kunnen de belangrijkste aspecten van de soortsaanstelling van het ecosysteem worden beschreven. Het resulterende model vereist weinig rekenkracht en is daarom bij uitstek geschikt voor toepassing in ruimtelijk gestructureerde modellen, waarin honderdduizenden ruimtelijk gescheiden ecosystemen worden gemodelleerd, en voor parameterschatting waarbij tienduizenden simulaties nodig zijn om de parameterwaarden te vinden die het best passen bij observaties.

Ruimte en tijd

In een constante omgeving kunnen meerdere concurrerende soorten maar zelden naast elkaar bestaan: meestal verdringt één soort alle anderen. Dit fenomeen wordt competitieve exclusie genoemd door modelleers. Tot op zekere hoogte kan dit beschouwd worden als een modeleigenaardigheid: doordat interacties tussen soorten in modellen niet of versimpeld worden meegenomen is co-existentie niet mogelijk. Toch is waarschijnlijk dat een constante omgeving ook in werkelijkheid veel minder diversiteit toestaat dan een variabele omgeving: seizoens- en ruimtelijke variatie in factoren zoals licht en temperatuur spelen waarschijnlijk een belangrijke rol bij de

handhaving van biodiversiteit. Bij het testen van modellen waarin de soortensamenstelling expliciet wordt meegenomen is het daarom van belang om ook de variabiliteit van de omgeving te beschrijven.

Voor plankton spelen vooral variatie in diepte en tijd een belangrijke rol. Plankton bevindt zich over het algemeen in de bovenste 75-150 m van de oceaan. Dat is minder dan 5% van de gemiddelde diepte van de oceaan, maar over deze relatief korte afstand treden al enorme variaties op: de lichtintensiteit neemt af met een factor 100, de temperatuur daalt met 10°C of meer, en de nutriëntconcentraties stijgen met soms wel een factor 100. Om dergelijke variaties te mee te nemen wordt de omgeving van het plankton in hoofdstuk 1 en 3 gemodelleerd als een waterkolom, waarbij de afstand van oppervlak tot zeebodem wordt onderverdeeld in honderd lagen, ieder met een eigen lokale planktongemeenschap. Deze lagen staan natuurlijk niet los van elkaar: diffusie zorgt dat er uitwisseling tussen naburige lagen optreedt. Onder invloed van koude en wind aan de oppervlakte kan door turbulentie de uitwisseling tussen lagen nog veel sterker worden. Zulke turbulente menging treedt vooral op in de herfst en winter, en is dan zo hevig dat het grote consequenties heeft voor het ecosysteem: algen worden van het oppervlak getransporteerd naar de donkere diepte, en nutriënten worden aan het oppervlak gebracht. Dit heeft drastische gevolgen: het systeem wordt teruggezet naar een situatie met nagenoeg geen biomassa en veel nutriënten. Om deze belangrijke rol van turbulentie mee te nemen in het model wordt gebruik gemaakt van het General Ocean Turbulence Model (GOTM), wat gespecialiseerd is in het berekenen van de intensiteit van turbulente menging. Om de seizoensinvloeden op turbulentie, licht en temperatuur nauwkeurig te beschrijven wordt de waterkolom aan het oppervlak blootgesteld aan waargenomen weersomstandigheden. Hierdoor worden zowel de seizoenspatronen in licht en temperatuur meegenomen, als ook onvoorspelbare dag-tot-dag variatie.

Toepassing op plankton

Door echte weersomstandigheden mee te nemen en de verschillende waterlagen expliciet te beschrijven, wordt het mogelijk om in detail te kijken naar de variatie in de soortensamenstelling van planktongemeenschappen in diepte en tijd. Dit wordt gedaan in hoofdstuk 2 en 4.

Hoofdstuk 2 test de klassieke hypothese die stelt dat veranderingen in de soortensamenstelling van plankton bepaald worden door competitie voor licht en nutriënten. Het kijkt daarvoor naar het gedrag van een simpele fytoplankton-gemeenschap. Verschillen tussen soorten worden aangebracht in de mate waarin ze investeren in het actief benutten van licht en nutriënten. Hierbij zijn soorten met een hoge investering in het voordeel tijdens periodes van schaarste, en in het nadeel (omdat ze overdreven veel investeren) in tijden van overvloed. Dit model reproduceert twee belangrijke patronen. Ten eerste ontstaat in diepere waterlagen een gemeenschap die veel energie steekt in het opvangen van licht. Dit komt in werkelijkheid overeen met een hoge productie van chlorofyl: het pigment waarmee

licht wordt opgevangen. Dergelijke gemeenschappen worden in de natuur inderdaad waargenomen in dieper water. Ten tweede is er een verschuiving zichtbaar van soorten met lage investering in nutriëntacquisitie in de lente (wanneer wintermenging veel nutriënten aan het oppervlak heeft gebracht) naar een hoge investering in de zomer (wanneer nutriënten schaars geworden zijn). Dit komt goed overeen met klassieke theorie.

Hoofdstuk 4 breidt de planktongemeenschap uit met de mogelijkheid om organisch materiaal te gebruiken als energiebron. Hierdoor omvat het model niet alleen fytoplankton, maar ook bacteriën. Daarnaast kan het omgaan met fytoplanktonsoorten die naast licht ook in staat zijn om organisch materiaal te gebruiken; dergelijke “mixotrofen” wordt steeds vaker waargenomen. Soorten worden nu onderscheiden op basis van hun investering in de benutting van licht (autotrofie) en organisch materiaal (heterotrofie). Dit model reproduceert een verbazend aantal natuurlijke patronen, waaronder de verschuiving van autotrofie via mixotrofie naar heterotrofie van lente tot herfst, de vorming van een diepe gemeenschap van autotrofen die rijk zijn aan chlorofyl, en een piek in biodiversiteit in de lente. Dit maakt het aannemelijk dat de verschuivingen in soortensamenstelling in plankton beter kunnen worden toegeschreven aan competitie voor verschillende energiebronnen, dan aan competitie voor nutriënten.

Identificatie van belangrijkste eigenschappen

Het beschrijven van ecosystemen in termen van de verdeling van eigenschappen heeft duidelijke voordelen: het reduceert het aantal modelparameters en biedt inzicht in de structuur en diversiteit van gemeenschappen zonder grote aantal variabelen nodig te hebben. Het introduceert echter wel nieuwe vragen: welke eigenschappen moeten meegenomen worden in het model, en hoe hangen deze eigenschappen samen met het gedrag van een soort? Deze vragen kunnen niet beantwoord worden zonder kennis van het werkelijke gedrag van de soorten, bijvoorbeeld uit laboratorium-experimenten. Zoals al eerder opgemerkt is dergelijke informatie helaas maar beperkt beschikbaar: veel soorten zijn zelden of nooit in voldoende detail bestudeerd.

Hoofdstuk 5 introduceert een manier om met beperkte informatie toch een idee te krijgen van de waarschijnlijke eigenschappen van iedere willekeurige soort. Deze methode maakt gebruik van informatie over de evolutie van soorten: als twee soorten evolutionair (genetisch) nauw verwant zijn, is het aannemelijk dat hun eigenschappen vergelijkbaar zijn. Om een eigenschap van een gegeven soort te reconstrueren worden alle observaties daarom gewogen naar de hun verwantschap met die soort. Dit blijkt een zeer effectieve manier om tot de best mogelijke schattingen te komen voor soorteigenschappen. Dit wordt verder geïllustreerd in hoofdstuk 6, waarin de methode wordt toegepast op een grote, nieuw aangelegde collectie met observaties van eigenschappen van fytoplankton in zoetwater. Het blijkt dat veel van deze eigenschappen erfelijk zijn, en dat de methode gebaseerd op verwantschap dus zeer zinnig is. Daarnaast blijkt dat de verschillen tussen soorten

bijzonder goed worden samengevat door een enkele, basale eigenschap: de celgrootte. Deze heeft voorspellende waarde voor veel andere eigenschappen, waaronder de groeisnelheid (grote soorten groeien langzamer) en predatiegevoeligheid (kleine soorten worden meer gegeten). Dit zijn belangrijke gegevens voor toekomstige planktonmodellen.

Toekomst

De waarde van dit proefschrift ligt in de eerste plaats in de introductie van een volledig raamwerk voor het modelleren van ecosystemen op basis van (1) een universeel model voor alle soorten, (2) kwantitatieve verschillen in soorteigenschappen, en (3) zelforganisatie van het ecosysteem door competitie. Dit raamwerk wordt gedemonstreerd met kwalitatieve vergelijkingen met natuurlijke planktongemeenschappen. De lezer zou dan ook achter kunnen blijven met de vraag of dergelijke modellen wel gebruikt kunnen worden voor het doen van gedetailleerde *kwantitatieve* voorspellingen, zoals nodig voor het bestuderen van de organische koolstofpomp. Het antwoord op deze vraag is volmondig "ja". Tijdens dit onderzoek zijn er diverse studies afgesplitst die zich richten op kwantitatieve vergelijkingen met observaties. Deze zijn nog niet volledig afgerond, en ontbreken daarom in dit proefschrift. Ter afsluiting noem ik daarom nog enkele van de voorlopige resultaten.

Het mixotrofe model uit hoofdstuk 4 is uitgebreid gekalibreerd tegen duizenden observaties nabij Bermuda, en blijkt de patronen in nutriënten, chlorofyl, primaire productie en het zinken van organisch materiaal in diepte en tijd goed te reproduceren. Het model is vervolgens opgenomen in een volledige beschrijving van de wereldzeeën, en blijkt goed opnieuw goed in staat om (kwantitatief) biomassa, primaire productie en (kwalitatief) biodiversiteit te voorspellen – over de hele wereld, ondanks het feit dat het model enkel voor Bermuda geoptimaliseerd is! In recente vergelijkingen tussen resultaten van tientallen planktonmodellen op wereldschaal komt het mixotrofe model er dan ook goed uit (in de top 3), terwijl het model naar verhouding bijzonder simpel is (beter presterende modellen bevatten meer dan 10 keer zoveel variabelen en parameters). Als laatste zijn de resultaten van de analyse uit hoofdstuk 6 gebruikt om een minimaal fytoplankton-zoöplankton model te formuleren voor een groot meer, de Bodensee, met de grootte van fytoplankton als enige eigenschap. Dit model reproduceert zowel de biomassa van fytoplankton en zoöplankton, als ook het gemiddelde en de spreiding van de celgrootte van fytoplankton door het jaar heen. De reproductie van de spreiding in celgrootte is uitzonderlijk – het suggereert dat dit type model zelfs kwantitatieve voorspellingen kan produceren voor de biodiversiteit in natuurlijke systemen.

Met de kwalitatieve en kwantitatieve validatie van het nieuwe raamwerk achter de rug begint in zekere zin het echte werk pas: de methode kan ingezet worden om gericht vragen te beantwoorden over de relatie tussen de soortsaamenstelling en het functioneren van natuurlijke systemen. Een eerste voor de hand liggend onderwerp is de relatie tussen planktongemeenschappen en stofstromen (koolstof, maar ook

stikstof, fosfor en silicium), waarbij zeker is dat de soortsaanstelling van het plankton een cruciale rol speelt. Dit is het onderwerp waarin ik in de komende jaren verder aan zal werken. Hier hoeft het echter niet bij te blijven: de methode beschrijft het functioneren van ecosystemen in de meest algemene zin, en kan daarmee overal in de ecologie worden gebruikt. Het aantal potentiële toepassingen is daarmee vrijwel onbeperkt.