E i Ec Stat (2009) 16:89 103
DOI 10.1007/ 10651-007-0051-

Rarefaction and nonrandom spatial dispersion patterns

Michael D. Collins · Daniel Simberloff

Recei ed: 1 Ma 2004 / Re i ed: 28 A g t 2006 / P b i hed i e: 4 Dece be 2007

Abstract Ra efacti e ti ate h a ecie a e e ected i a a d a e f i di id a f a a ge c ecti a d a ea i gf c a i a g c- ecti f diffe e t i e . It a e a d atia di e i . H e e , t c -

diffe e t- i ed a ea ,the ea a d c de ce i te a f ecie acc ati c e a e ea i gf c a i a g ite .

Keywords Sa i g · S atia a t c e ati · S ecie acc ati c e · S ecie di e it · S ecie ich e

1 Introduction

S ecie di e it i a ce t a the e i ec g (ee P e t 1962; MacA th a d Wi 1967; Mag a 1988; Ric ef a d Sch te 1993; R e eig 1995), b t ecie di e it i dice a e e a tica , c ce t a , a d tati tica b e - atic (H be t 1971). The f da e ta b e i a tif i g c it t ct e i that e a iab e d e t ade ate ca t e a c e he e . Se e a fact dete i e c it t ct e: the be f ecie , thei e ati e ab - da ce , the be f i di id a , a d the i e f the a ea a ed (Ja e a d Rathb 1981). T c bi e the e a iab e i t e tati tic b c e thei e a- ti e i ta ce a d di ca d ch i f ati (Ja e a d Rathb 1981; Mag a 1988).

U ike ecie di e it i dice , ecie ich e d e t c f d the be f ecie ith thei ab da ce di t ib ti , a d e ha e a g ed that ecie ich e bette i dicate c it t ct e (Mag a 1988; B e e a d Wi ia 1994). H e e , beca e the be f ecie i c ea e ith a e i e, a di ect c a - i f ecie ich e bet ee t a e a t be ec gica ea i gf ; diffe e ce i c it t ct e a be c f ded ith diffe e ce i a i g i te it . O e ti t thi b e i a efacti (A e di A), a tech i e that atte t t e e the effect f a i g diffe e ce a g c ecti f diffe e t i e (Si be ff 1979; Ja e a d Rathb 1981; Mag a 1988). Ra efacti e a c it ' ecie ab da ce di t ib ti t ca c ate a c e f the e ected be f ecie b a e i e. I tead f c a i g the be f ecie i a a c ecti f i di id a t the be i a a ge c ecti f i di id- a , e c a e the be f ecie f the a e c ecti t the be e ected i a a e f i di id a f the a ge e. Afte a efacti , diffe - e ce i ecie ich e ecie di e it ca be a c ibed t ea diffe e ce i c it t ct e, t a e i e diffe e ce .

1.1 A ti f atia a d e

A d a c ed ea e f c it t ct e, the a efacti ced e (A e di A) a e th ee a ti : 1) The c ecti i a tati tica ade ate, e e e tati e a e f the c it (Ti e 1979), 2) C ecific a e if - a d di e ed, a d 3) S ecie a e di e ed i de e de t . That i , the i t a- a d i te eci c atia di e i atte a e b th c ete a d . I a c it ith ch a di e i atte (atia a t c e ati), a efacti acc ate e ti- ate ecie ich e at a i a e i e .

H e e , a d atia di e i atte t if ec g (Ca e te a d Cha e 1983; Pa e 1988; Lege d e a d F ti 1989; Mee te e e 1989; D ti e a d Lege d e 1993; Lege d e 1993). T c a d atte , c i g ithi a ecie a d eg egati a g ecie , ca ca e the a e ed e ti ate t e ceed the act a a e e d btai i a a e f a a e c ti a ea (Fage 1972; Heck et a . 1975; Si be ff 1979; K ba a hi 1981, 1982, 1983). The ea i g i i e: a a e f e cati ight e i c de a i di id a f a fe ecie (e.g., a g e f t ee). I c t a t, a efacti e ect i di id a a d f the h e a e e ecti g e t e c f c ecific i ke . Th , the e c di e i atte ca e a efacti t e e ti ate the ecie ich e f a a e c ecti .

He e, e e a i e h b t a efacti i t i ati f the a ti that c - ecific a e if a d a di de e de t di e ed a d ecie a e di e ed i de e de t . F te ed t die , e ea e the bia i a efacti e ti ate f diffe e t i e a e . We the i ate c itie ith diffe e t deg ee a d t e f atia a t c e ati . U i g ti e i ea eg e i , b th the e d t die a d the i ated c itie , e dete i e hethe i e atia a t c e ati ea e that ca be e ti ated i the e d (e.g., ea e t eighb di ta ce a g the e c ecie) ca edict bia i a efacti e ti ate .

2 Methods

2.1 E i ica a a e

The 10 data et diffe ed a ked i be f i di id a c ected, be f ecie e e t, a d e a ea (A e di B; a e dice B-E a e cated i e at htt ://i a i .bi . k.ed /a efacti /). Each data et ide ti ed the ecie a d a-tia cati f each i di id a i a c ti a ea. F each c ecti , e c a ed the a efacti c e t c e di g ecie acc ati c e , hich t the c ati e be f ecie di c e ed a a f cti f the be f i di id a c ected (C e a d C ddi gt 1994). A acc ati c e diffe f a a -efacti c e beca e the atte i f ed b a d b a i g f a c ecti he ea a ecie acc ati c e i c eated b addi g i di id a a d ecie i the de i hich the a e b e ed. Th , a ecie acc ati c e i e itie t a c it ' atia di e i atte , a d a a efacti c e i t.

Beca e ecie acc ati c e a e ike t a de e di g he e the c ecti g begi , e c a ed each a efacti c e t the ea f 1,000 e-cie acc ati c e . If a c it ' atia di e i atte i a d , the a e age ecie acc ati c e h d atch a a efacti c e. With c i g ithi ecie eg egati a g ecie , a a e age ecie acc ati c e h d be e tha the a efacti c e.

e i ica data et: a e ecie bec e e c ed, the the t bec e e c ed a d eg egati bet ee ecie i c ea e . I the thi d data et, the eight t ab da t ecie ha e a d di e i atte i each c it , a d e ab da t ecie a i i te it f c i g a g c itie . I the f th i ated data et, each f the e eight ecie ai tai e a d i t atte i a c itie , a d e ab da t ecie a i i te it f c i g a g c itie .

2.4 Mea i g atia a t c e ati

T a i ati e t t c ecti f hich it e i ab t di e i , e ed ea ea e t eighb di ta ce t ea e ithi - ecie c i g, a d e a a ed atia a t c e ati f the th ee t c ecie . We ta - da di ed a atia a t c e ati ea e b the di ta ce e ected f a if a d atia di e i atte (A e di C). That ea e t eighb di ta ce d t cha acte i e atia di e i atte c ete acc ate eed t ea the ca t edict a efacti bia : thi i a e i ica atte .

2.5 Stati tica a a e

F the e i ica data et ith 10 c itie a d f i ated data et ith 60 c itie each, e ed ti e i ea eg e i t dete i e h e e e a i e ea e f atia a t c e ati edict a efacti bia . F each c - it , e ca c ated e ce t a efacti bia a d 12 ea e f atia a t c e ati : ea ea e t eighb di ta ce f each f the th ee t ab da t ecie (AA, BB, CC), eg egati a g the e th ee ecie (AB, AC, BA, BC, CA, a d CB), a d a e age (t ea e t) eighb di ta ce f c ecific f the th ee t c ecie (a gA, a gB, a gC). Whe ece a , e t a f ed a iab e t eet a ti f i ea eg e i .

3 Results

3.1 Diffe e ce bet ee a e a d ci c a ecie acc ati c e

F the te ed data et , the e a e eg igib e diffe e ce bet ee ci c a a d a e ecie acc ati c e . Whe a diffe e ce d e e i t, a e t c tai ight e ecie a e age. F the e t f the a a e , e c a e a efacti c e t ecie acc ati c e that add i di id a i a i c ea i g a e, a c e ati e ch ice f e a i i g a efacti bia ca ed b a d atia atte .

3.2 Ra efacti bia i e i ica c itie

Ra efacti e ti ate act a ecie ich e f eight f te c ecti (ea bia = 14.1%, a ge 4.4 34.2%; A e di D). Fig e 1a h that the

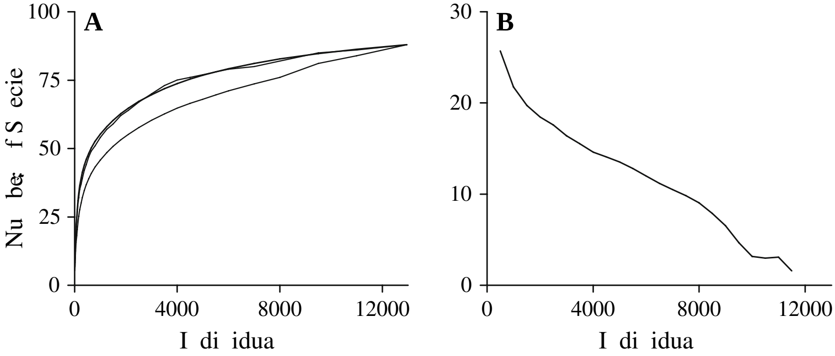


Fig. 1

atte ; the th ee t ab da t ecie e hibiti g e di e ed i t a ecil c atte a d iti e i te ecil c a ciati (agg egati).

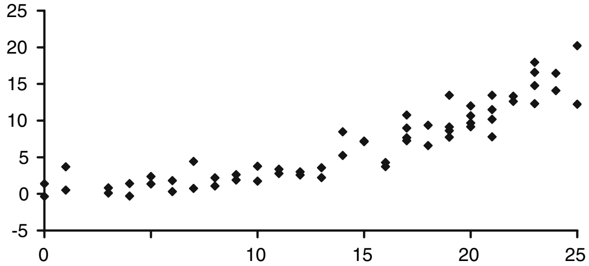
The 12 ea e f atia a t c e ati a e high c e ated. T ed ce tic - i ea it , e c a ed the 12 ea e f atia a t c e ati i t th ee a iab e . We c bi ed the th ee ea e t eighb di ta ce i t e ea e, ea c i g. We a c bi ed the i eg egati ea e i t e tati tic, a e age eg egati di ta ce. We c bi ed the th ee a e age eighb di ta ce i t e tati tic, ea a e age eighb di ta ce. The e th ee ea e a e ti g c e ated: ea c i g a d ea a e age eighb di ta ce a e iti e c e ated (0.92), a d a e age eg egati i egati e c e ated ith ea c i g (−0.68) a d ith ea a e age eighb di ta ce (−0.77). Whe e f the e th ee ea e cha ge t i c ea e a efacti bia , c e ated cha ge i the the a iab e h d a i c ea e a efacti bia . F e a e, he the ea e t eighb di ta ce fa , a e age eigh- b di ta ce a fa , a d eg egati bet ee ecie i c ea e . The e c e ati h d i c ea e the abi it f e ea e t edict the a t f a efacti bia . A eg e i f a efacti bia ea c i g e ai 37% f the a iati b t i a gi a ig ifica t (^{2} = 0.373; $_{1,8}$ = 4.75; = 0.061). A eg e - i f a efacti bia ea e t eighb di ta ce f the t ab da t ecie (AA) e ai 17% f the a iati i a efacti bia a d i t ig ifica t (^{2} = 0.174; = 0.23).

3.4 Ra efacti bia a d a d atia atte : i ated data et

The i t a- a d i te - ecil c atia di e i atte f the th ee t ab da t ecie a e c e ated ac c itie i the t data et (A e di E). The e c itie e hibit a ide a ge f a efacti bia (3.1 27.6%, ea 13.3%). We

4.2 P edicti g a efacti bia : e i ica data et

We ed ti e i ea eg e i t e e h e e e a ea e f atia a t c e ati f th ee ab da t ecie ca edict bia i a efacti e ti ate . T d a actica ti that c d be ed b e d e ea che , e ch e a a be f i e ea e a d f c ed atte f the e ab da t ecie . Beca e fe e ea che c ect a atia data, e d bi gi t ca t a e


25
20
15
10
5
0
-5
0
10
15
20
25

it i t ica f e t (H bbe et a . 1999; Cha d et a . 1999; Va de ee et a . 2000).

4.5 Sa i g f atia hete ge e c itie

The e e ce f atia hete ge eit c icate deci i ab t a i g eth d . Re ea che h d a e c itie f e a- i ed a ea he ib e t a a di ect c a i f ecie de it ; ecie ich e ca be c a ed i g a efacti . The i e f the a ea a ed t be adj ted f the ta a d the e ti .

Whe c itie a e a ed f diffe e t- i ed a ea , e ec e d i g b t (if c di ate a e t) ti the e ti e c ecti i a ed. O e h d btai a a e f ca. 1,000 c e , the c a e the ea be f ecie a d the c de ce i te a f the be f ecie btai ed f the a e c ecti . A th gh i g ecie acc ati c e i ti e-c i g a d e i e atia data, e ti ate f e ected ecie ich e a e e tha th e ge e ated f a efacti , fte ch e . Whethe e ta da di e c ecti ba ed a ea be f i di id a de e d the e ti , a d e t die d be e t b e a i i g h atte cha ge ith each et ic.

We ha e t dete i ed ci c ta ce de hich a efacti i e t be e i-ab e, ha e e ided a c ecti f atia a t c e ated data. Si e ea e f atia a t c e ati , ch a ea e t eighb di ta ce f the e ab da t ecie i a c it , ca t edict the a t f a efacti bia . E e ith e hi ticated ea e f atia a t c e ati , the abi it f data the t c ecie t edict a efacti bia i i ited.

C c i f e t die that ha e ed a efacti h d be ie ed ith ca ti . St die that ha e h a a e c ecti c tai i g fe e ecie tha e ected f a a e f a a ge c ecti a e i g eate t je a d . St die i hich a a ge c ecti i a e ed t a e a a e i e a e a e t e hibit high a efacti bia a d a e ect.

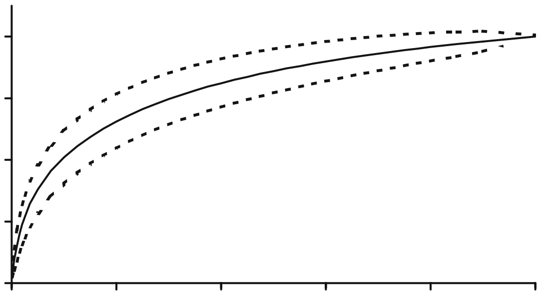
Acknowledgements Ra d Ca c te, R. T dd E g t , Wi ia J. P att, Ma Sch a t , a d R be t Waide ge e ided data et . M. Bec , W.R. E i gt , F. Ja e , D. Meete , T. Mi e , a d the g ad ate t de t Ec g a d E ti Re ea ch a d Di c i G (EERDG) at F ida State U i e it ided he f gge ti a d ea c itici . A e St ided g a i g a d c te a i ta ce. Ge ge Ma ag ia ied the a g ith f the h ge e P i di t ib ti . R. B e , C. Ha , a d H. H e i d he ed e te data. T. F a i, N. Sa de , D. V8 e , a d t a efe ee ead the a c i t a d ided ef c e t . MDC a ted b a U i e it Fe hi a d a g ad ate teachi g a i ta t hi f The F ida State U i e it .

Appendix A: Description of rarefaction

Ra efacti e ti ate the be f ecie e ected i a a e f i di id a e ected at a d f a a ge c ecti (Sa de 1968; H be t 1971; Si be ff 1972). G te i a d G a e (1996) di c e ti add e ed i g a efacti . Ra efacti d ce a h e b ic c e f the e ected be f ecie f a gi e a e i e. C de ce i it ca be ca c ated f each a e i e (Fig. A.1). H be t (1971) a d Si be ff (1972) i de e de t de e ed ide tica e ati di ect ca c ati g the a efacti c e i g babi it the . Hec et a . (1975) ided a e icit ea f ca c ati g a ia ce i e ti ate f the e ected be f ecie .

If a a e ed c ecti c it f i di id a a d ecie , a d the ab da ce f each ecie i gi e b the a -ab da ce a a $N = \{ \ _1, \ _2, \ _3, \ldots, \ \}$, the e ected ea be f ecie , ( ), i a a d a e f i di id a i

$$(\ ) = \ - \Big(\ \Big) e \ ^{-1} \sum_{=1} \Big(\ - \ \Big) \quad \text{(A1)}$$



Sa de HL (1968) Ma i e be thic di e it : a c a ati e t d . A Nat 102:243 282
Si be ff D (1972) P e tie f the a efacti di e it ea e e t. A Nat 106:414 418
Si be ff D (1979) Ra efacti a a di t ib ti -f ee eth d f e e i g a d e ti ati g di e it . I : G a e JF, Pati GP, S ith WK, Tai ie C (ed) Ec gica di e it i the a d actice. I te ati a C e ati e P b i hi g, B t i e, Ma a d, 159 176
S a RR, Ode NL (1978) S atia a t c e ati i bi g 1. Meth d g . Bi J Li S c 10:199 228
Ti a D (1988) P a t t ategie a d the d a ic f a d t ct e f a t c itie . P i cet U i e it P e , P i cet
Ti e JC (1979) Ra efacti a d a e ct i the ea d ab e f a eth di a e ec g . Pa e bi g 5:423 434
Va de ee J, de a Ce da IG, B che D, Pe fect I, R i J (2000) H ica e di t ba ce a d t ica t ee ecie di e it . Scie ce 290:788 791

Author Biographies

Michael D. Collins i a A i ta t P fe at Ha de -S d e C ege (Vi gi ia). He ea ed hi d ct ate i Ec g a d E ti a Bi g at the U i e it f Te e ee. He ecei ed hi M.S. i Bi gica Scie ce f F ida State U i e it a d hi B.S. f the U i e it f A i a. He i i te e ted i c it ec g , i a i bi g , bi ge g a h , a d the a icati f de i ec g .

Daniel Simberloff i Na c G e H ge P fe f E i e ta St die at the U i e it f Te e ee. He ecei ed hi Ph.D. i Bi g f Ha a d U i e it a d ta ght f a ea at F ida State U i e it . Hi i te e t a e ati a d c it ec g , bi ge g a h , a d i a i bi g .