

RISICOSPREIDING EN STABILISATIE VAN AANTALLEN

door P. J. DEN BOER *)

Stelt u zich een fabrikant voor van gewone, gladde, ronde knopen en een tweede fabrikant die niet alleen dergelijke gewone knopen, maar tevens vierkante, ovale, zeshoekige, versierde, pick-pack-knopen, en ook nog andere garnituren zoals haken en ogen, gespen, drukkers, ritssluitingen, e.d. fabriceert. Het zal duidelijk zijn, dat onder de heersende modegrillen het bedrijf van de tweede fabrikant een betere 'overlevingskans' heeft dan dat van de eerste. De tweede fabrikant heeft als het ware 'zijn risico gespreid' over een aantal verschillende produkten: wanneer de vraag naar gewone, gladde knopen sterk afneemt, zal dit allicht niet in dezelfde mate met al zijn andere produkten het geval zijn. De kans hierop is althans zeer klein en er is zelfs een redelijke kans dat de vraag naar één of meer van zijn andere produkten (bijv. ritssluitingen) toeneemt.

Terwijl de omzet van de eerste fabrikant gevaarlijk zal fluctueren onder invloed van de 'ups and downs' in de mode, zal die van de tweede fabrikant hier redelijk tegen gebufferd zijn als resultaat van de 'ingebouwde risicospreiding' (zijn omzet zal hierdoor veel stabielier zijn dan die van de eerste fabrikant).

Nu kan men zich voorstellen dat een dergelijke stabilisatie door risicospreiding niet alleen in de economie, maar evenzeer in de natuur een rol speelt. Hierover kan men langs drie wegen informatie inwinnen:

a) Raadplegen van de literatuur over natuurlijke populaties en hiermee een denkbeeld vormen van de draagwijdte van het principe (hierover verscheen in 1968 (DEN BOER) een publikatie in de 'Acta Biotheoretica').

b) Het in verschillende mate invoeren van risicospreiding in simulatiemodellen van populaties en het meten van de mate van stabilisatie die hieruit resulteert (hierover verscheen onlangs een publikatie van REDDINGUS en mijzelf).

c) Het rechtstreeks bestuderen van natuurlijke situaties vanuit dit gezichtspunt.

Het laatste levert inderdaad een aantal voorbeelden van verschillende vormen van risicospreiding en werd in feite de directe aanleiding tot het stellen en het uitwerken van dit denkbeeld. Uiteindelijk zal de juistheid van de denkbeelden die ik hier wil bespreken uit veldwaarnemingen moeten blijken, daar het vooral gaat om de mate waarin de natuurlijke situatie verschilt van een experimentele.

Niettemin zal óók moeten worden getracht om experimenten te ontwerpen waarmee althans bepaalde aspecten van risicospreiding nader kunnen worden bestudeerd. Voorlopig moet hetgeen hier wordt beschreven vooral worden beschouwd als een hypothetische gedachtenlijn, die weliswaar door vrij veel 'circumstantial evidence' wordt gesteund en door zo algemeen mogelijk gehouden simulatie-experimenten wordt bevestigd.

SEIZOENEN EN WEER

In 1940 publiceerde TIMOFÉEFF-RESSOVSKY enkele interessante gegevens over de coccellide *Adalia bipunctata*. Hij liet zien dat de verhouding tussen de aantallen individuen met zwarte en die met rode tekening in de loop van het jaar verandert. In de loop van de zomer neemt het aantal zwarte individuen relatief sterker toe dan het aantal rode, terwijl in de winter juist de sterfte onder rode individuen relatief kleiner is dan onder zwarte. De zwarte individuen reproduceren zich sterker dan de rode, maar de rode individuen zijn beter bestand tegen de winter.

Doordat beide vormen tegelijk in de populatie voorkomen, zijn de reproductie- en overlevingskansen over deze vormen ge-

*) Voordracht gehouden voor de Nederlandse Dierkundige Vereniging op 9 januari 1970 te Nijmegen. - Mededeling Biologisch Station, Wijster, nr. 153.

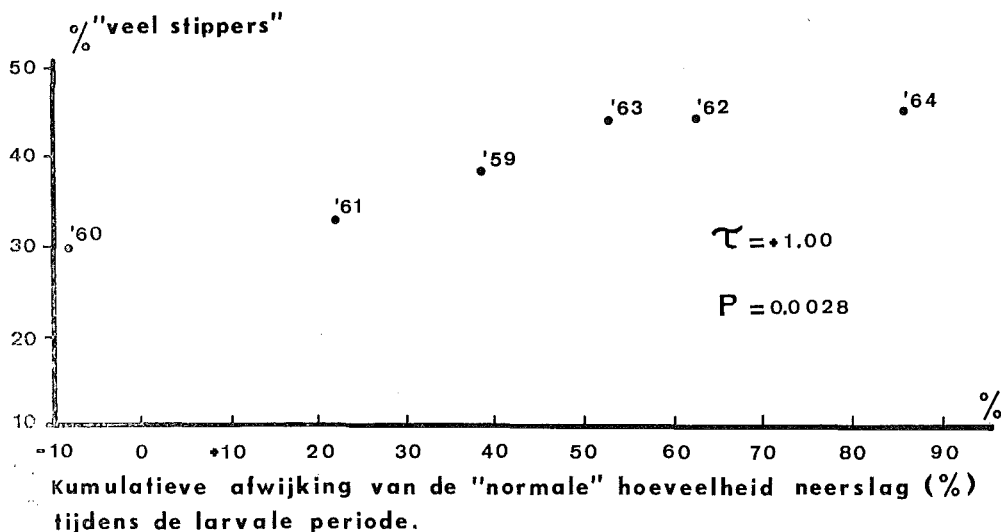


Fig. 1: *Pterostichus oblongopunctatus* F.: correlatie tussen het percentage 'veel-stippers' (6 of meer stippen op linker dekschild) onder de imago's en de cumulatieve afwijking van de 'normale' hoeveelheid neerslag (Wijster) tijdens hun larvale ontwikkeling (mei t/m augustus).

De afwijking van de normale hoeveelheid neerslag werd over de jaren gecumuleerd, omdat bleek dat het aantal stippen (althans ten dele) genetisch is bepaald, waardoor verschuivingen in de verhouding 'veel-stippers' : 'weinig-stippers' eveneens in de tijd zullen worden gecumuleerd.

spreid, waardoor zowel de toename van aantallen gedurende de zomer als de afname van aantallen gedurende de winter worden gebufferd: stabilisatie van aantallen door risicospreiding.

Iets dergelijks werd te Wijster ontdekt voor de loopkever *Pterostichus oblongopunctatus*. In natte zomers worden individuen met 6 of meer stippen op de dekschilden relatief begunstigd ten opzichte van individuen met 4 of 5 stippen, en in droge zomers omgekeerd. Door het tegelijk voorkomen van beide vormen in de populatie worden risico's van een ongunstige zomer gespreid, hetgeen de overlevingskans van de populatie ten goede moet komen.

FENO- EN GENOTYPEN

Over het algemeen moet men er op voorbereid zijn dat achter een aantal vormen van polymorfie één of andere vorm van risicospreiding schuil kan gaan, daar het onwaarschijnlijk is, dat in *alle* gevallen van polymorfie de heterozygoten *altijd* en *overal* selectief in het voordeel zouden zijn.

Overigens beschouwt MAYR (1963) dit verschijnsel van heterosis zelf als het resultaat van een soort inwendige genetische risicospreiding.

Natuurlijk zijn oecologisch belangrijke eigenschappen niet steeds gekoppeld aan opvallende morfologische eigenschappen, zodat we mogen aannemen dat de meeste overtuigende gevallen van risicospreiding in natuurlijke populaties gemakkelijk aan onze aandacht zullen ontsnappen. In feite kan elk verschil in overlevings- en/of voortplantingskans tussen individuen in een populatie de betekenis krijgen van risicospreiding, doordat in een variërend milieu de selectieve voor- en nadelen voortdurend tussen de individuen zullen variëren. Afhankelijk van de aard en de grootte van het verschil in overlevings- en voortplantingskans zal nu eens het ene en dan weer het andere individu selectief worden begunstigd resp. benadeeld.

Dit betekent echter tevens dat mag worden verwacht, dat onder invloed van natuurlijke selectie een mate van variatie in overleving en voortplanting tussen individuen zal wor-

den gehandhaafd, die ongeveer overeenstemt met de mate van variatie in het effectieve milieu. In een zeer stabiel milieu zal deze variatie gering zijn, in een sterk variërend milieu (bijv. onder invloed van instabiel weer zoals in Nederland) zal zij veel groter zijn. Wanneer het effectieve milieu gemiddeld in een bepaalde richting verandert, zal het hele spectrum van overlevings- en voortplantingskansen mee veranderen, voor zover althans de genetische potenties binnen de populatie dit mogelijk maken.

Dit verschijnsel zou men evolutie kunnen noemen (in de zin van: verandering van soorten (populaties) in de tijd).

Hier zij nog opgemerkt dat mag worden verwacht, dat op grond van de mate van risicospreiding populaties in een sterk variërend milieu over het algemeen over grotere evolutionaire potenties (in boven bedoelde zin) zullen beschikken dan populaties in een stabiel milieu.

We komen dus tot de stelling dat een populatie, die redelijk in zijn effectieve milieu past, een populatie is waarvan de frequentieverdeling van overlevings- en voortplantingskansen past bij de mate van variatie in dat milieu (de relatie tussen deze twee frequentieverdelingen is een maat voor de mate van risicospreiding). En als we geluk hebben, dan is deze frequentieverdeling van overlevings- en voortplantingskansen gekoppeld aan een of andere vorm van polymorfie en wordt ze geheel of ten dele zichtbaar als de frequentieverdeling van morfien.

LEEFTIJDSOPBOUW

De mate van risicospreiding in een populatie wordt niet alleen bepaald door de fenotypische verschillen tussen individuen, maar evenzeer door de mate van heterogeniteit in de leeftijdsopbouw. Immers, ook verschillende ontwikkelingsstadia zullen verschillen vertonen in tolerantie, preferentie en gedrag ten aanzien van verschillende milieufactoren en daardoor vertonen zij verschillen in overlevingskans.

In de meeste loopkeverpopulaties in de omgeving van Wijster overwinteren zowel larven als imago's en het wordt steeds duidelijker dat de verschillen in overlevingskans tussen deze stadia in verschillende winters sterk uiteen kunnen lopen. Wij krijgen zelfs sterk de indruk dat de populaties van de larvenoverwinteraar *Calathus melanoce-*

phidius op de Kraloër heide al gedurende enige jaren vrijwel uitsluitend worden gereed door de betrekkelijk kleine aantallen overwinterende imago's.

Heterogeniteit in de leeftijdsopbouw betekent niet alleen een spreiding van risico's gedurende een kritische periode (bijv. de winter) over een aantal ontwikkelingsstadia met verschillende gevoeligheden, maar tevens een spreiding in de tijd van aanwezigheid van individuen in een bepaald stadium, m.a.w. de risico's die individuen in een bepaald ontwikkelingsstadium lopen, zijn gespreid in de tijd.

VARIATIES IN DE RUIMTE

Nu is niet alleen een natuurlijke populatie zelf heterogeen, maar óók het effectieve milieu waarin deze leeft. Er zijn binnen de habitat ruimtelijke verschillen in structuur en expositie, in bodemgesteldheid en in de dichtheid van voedsel, vijanden, schuilplaatsen, enz. Dit betekent dat de overlevings- en voortplantingskansen op verschillende plaatsen binnen de habitat van een populatie niet gelijk zijn, zelfs niet voor oecologisch gelijke individuen in hetzelfde ontwikkelingsstadium.

Het mag dus worden verwacht dat de fluctuaties in aantallen op verschillende plaatsen binnen de habitat van een natuurlijke populatie niet steeds gelijk gericht en nog minder van gelijke grootte zullen zijn. Het risico van extreme aantalsveranderingen is derhalve gespreid over een aantal plaatsen met verschillende milieuomstandigheden binnen de habitat, hetgeen weer kan resulteren in een relatieve stabilisatie van de aantallen in de populatie als geheel. Migratie tussen deze plaatsen zal bijdragen tot deze relatieve stabilisatie, omdat hierdoor extreme aantalsveranderingen op één of enkele van deze plaatsen beter zullen worden genivelleerd.

Hierbij dient te worden opgemerkt, dat deze 'risicospreiding in de ruimte' sterk kan worden verminderd door extreme weersomstandigheden: in een zéér droge zomer is het op alle plaatsen binnen een habitat relatief droog en derhalve voor bepaalde organismen overal (ondanks plaatselijke verschillen) té droog.

De verwachte relatief stabiliserende invloed van een groter aantal leeftijdsklassen in de populatie, van een groter aantal plaatsen

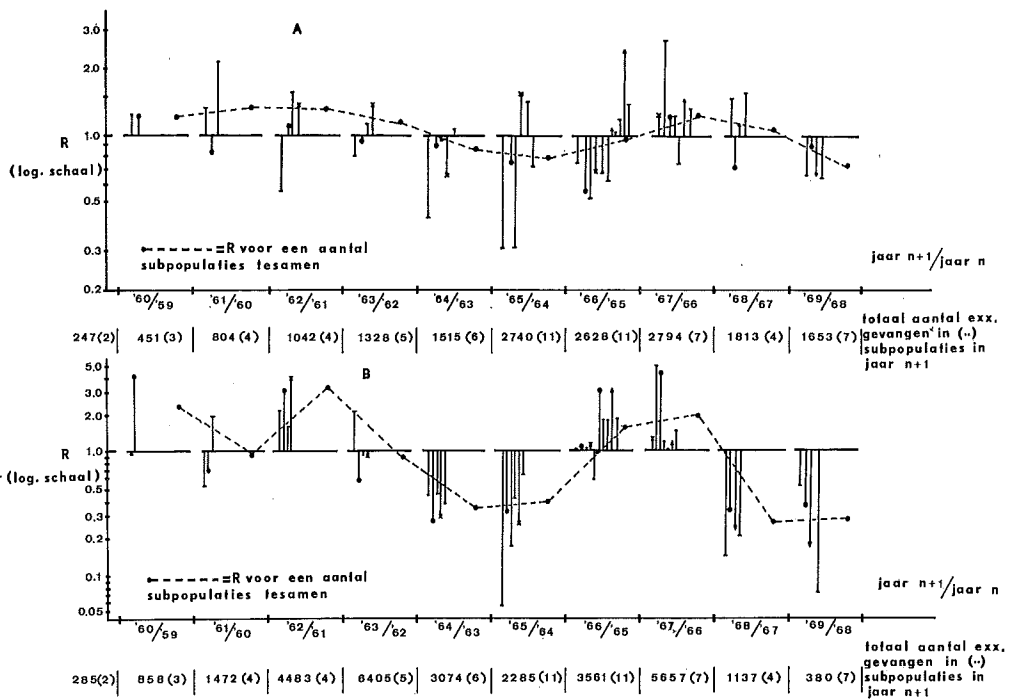


Fig. 2: Relatieve stabilisatie van aantallen, doordat in verschillende subpopulaties van dezelfde loopkeversoort op de Kraloër heide het verloop van de aantallen van jaar tot jaar niet steeds gelijk is. Uitgezet zijn de waarden van de netto-reproductie R (benaderd als de vangsten in jaar $n + 1$ /de vangsten in jaar n) per subpopulatie, benevens die voor de subpopulaties tezamen (onder de aanname dat de gedurende twee opeenvolgende jaren bemonsterde sub-

populaties tezamen een bruikbare basis vormen voor een schatting van het aantalsverloop in een belangrijk deel van de gehele populatie). De afbeeldingen A en B hebben voor elk jaar-paar betrekking op dezelfde vangplaatsen.

A: *Pterostichus coeruleus* L. met een relatief sterke stabilisatie van aantallen.

B: *Calathus melanocephalus* L. met een veel geringere stabilisatie van aantallen.

N.B.: de R-schaal in A en B is niet gelijk.

met verschillende milieu-omstandigheden (subpopulaties) in de populatie, en van migratie tussen deze subpopulaties kon met behulp van door REDDINGIUS geconstrueerde simulatiemodellen worden aangetoond. Binnen de weinig beperkende premissen van deze modellen hadden zowel heterogeniteit in de populatie als die in het effectieve milieu een relatief stabiliserende invloed op de fluctuaties in aantallen.

VARIATIES IN DE TIJD

Thans moet wederom worden geconstateerd, dat het effectieve milieu waarin een natuurlijke populatie leeft niet alleen ruimtelijke variatie vertoont, maar ook variatie

in de tijd: weersvariaties, veranderingen in de vegetatie, in voedselhoeveelheid en samenstelling, in de dichtheid en activiteiten van vijanden, enz.

Wat betreft de variaties in weersomstandigheden kon met modellen worden aangetoond, dat hoe groter het aantal weersfactoren is dat de netto reproductie beïnvloedt, hoe kleiner de fluctuaties in aantallen. Voor deze modellen werden de waarden van reële weersfactoren gebruikt uit tabellen van het KNMI in de gegeven volgorde van jaren (zoals: gemiddelde temperatuur in juli; hoeveelheid neerslag in augustus; aantal zonnedagen in april; gemiddelde luchtvochtigheid in juni; enz.). Deze stabiliserende invloed van het aantal

factoren dat inwerkt op de netto-reproductie:

$$\frac{\text{dichtheid in gen.}^{n+1}}{\text{dichtheid in gen.}^n}$$

blijft niet beperkt tot weersfactoren. REDDINGIUS kon wiskundig bewijzen, dat binnen de weinig rigoreuze premissen van onze modellen in het algemeen de variantie van de netto-reproductie (die de grootte van de dichtheidsschommelingen bepaalt) tot nul nadert, wanneer het aantal inwerkende factoren nadert tot oneindig. Dit berust nergens anders op dan op het verschijnsel dat de kans op nivellering van de specifieke invloed van een willekeurige variabele groter wordt naarmate het totale aantal variabelen dat elkander beïnvloedt groter is. REDDINGIUS kon zelfs aantonen dat het niet

strikt noodzakelijk is dat de variabelen onderling onafhankelijk zijn.

Wij moeten ons dus goed realiseren dat het risico van grote aantalsveranderingen niet alleen gespreid is over een aantal weersfactoren, maar evenzeer over een aantal predatorsoorten, parasietsoorten, concurrenten, soorten voedsel, enz. Het lijkt ook wel plausibel, dat spreiding van het risico van voedseltekort over een aantal verschillende prooisorten een gunstige invloed kan hebben op de fluctuaties in aantallen van een predator, m.a.w. een polyfage predator of parasiet zou dikwijls kleinere fluctuaties in aantallen moeten vertonen dan een monofage.

Evenzeer echter zouden de aantallen van een prooisort over het algemeen meer ge-

Fig. 3: Simulatie-experiment met gescheiden voortplantings- en migratieperiode. Elke populatie bestaat uit 9 subpopulaties met 'gelijke' of 'verschillende' netto-reproducties (een random variabele in de tijd). Na elke reproductieperiode vindt al of niet migratie plaats tussen de subpopulaties.

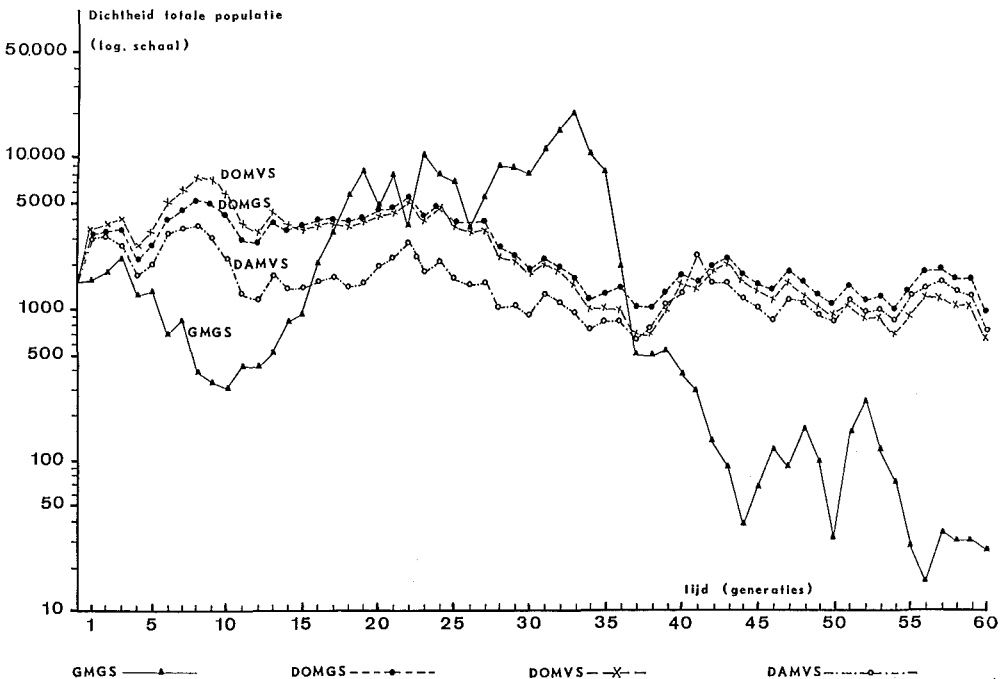
GMGS = geen migratie, gelijke subpopulaties

(controle zonder enige vorm van risicospreiding).

DOMGS = dichtheidsonafhankelijke migratie, gelijke subpopulaties.

DOMVS = dichtheidsonafhankelijke migratie, verschillende subpopulaties.

DAMVS = dichtheidsafhankelijke migratie, verschillende subpopulaties.



stabiliseerd moeten zijn naarmate het mortaliteitsrisico over meer predator- en parasietsoorten is gespreid, hetgeen reeds lang uit de entomologische literatuur bekend is (o.a. SCHNEIDER, 1939; VOÛTE, 1946).

Men moet uit dit alles evenwel niet de indruk krijgen, dat een natuurlijke populatie door risicospreiding 'verzekerd' zou zijn tegen calamiteiten (uitsterven, plaagdichtheden). Slechts de kans op calamiteiten wordt door risicospreiding kleiner en hiermee de overlevingskans groter. In hoeverre een dergelijke kans voor één bepaalde populatie gedurende een bepaalde periode al of niet wordt gerealiseerd, hangt uiteraard geheel van de desbetreffende omstandigheden af.

STABILITEIT VAN DE BIOCOENOSE

Wij zijn nu zover gekomen met onze beschouwingen en modellen dat we kunnen stellen, dat zowel de mate van heterogeniteit in populatie en habitat als het aantal factoren dat de dichtheid van de populatie beïnvloedt, de betekenis kunnen hebben van spreiding van het uitsterfrisico, resulterend in een relatieve stabilisatie van aantallen. Hiermee hebben wij een interessant punt bereikt. Immers, onder de factoren die de aantallen in een populatie kunnen stabiliseren, bevinden zich vele soorten van andere organismen waarvoor omgekeerd weer hetzelfde geldt.

Dit brengt ons tot de volgende stelling:

Naarmate populaties van een groter aantal soorten samenleven, zal de kans dat de aantallen in elke populatie afzonderlijk door meer soorten - en dus door meer factoren - worden beïnvloed, groter zijn; m.a.w. het mag worden verwacht, dat een soortenrijke biocoenose over het algemeen stabiel is dan een soortenarme.

Dit geldt temeer omdat de diverse activiteiten van een groot aantal verschillende soorten die op dezelfde plaats samenleven, de ruimtelijke heterogeniteit binnen het biotoop en daarmee de mate van risicospreiding voor vele populaties zal doen toenemen. Omgekeerd zal een grotere ruimtelijke heterogeniteit weer voor een groter aantal soorten levensmogelijkheden bieden. De mening dat soortenrijke biocoenosen stabiel zouden zijn dan soortenarme is reeds door vele auteurs uitgesproken. Enkele van

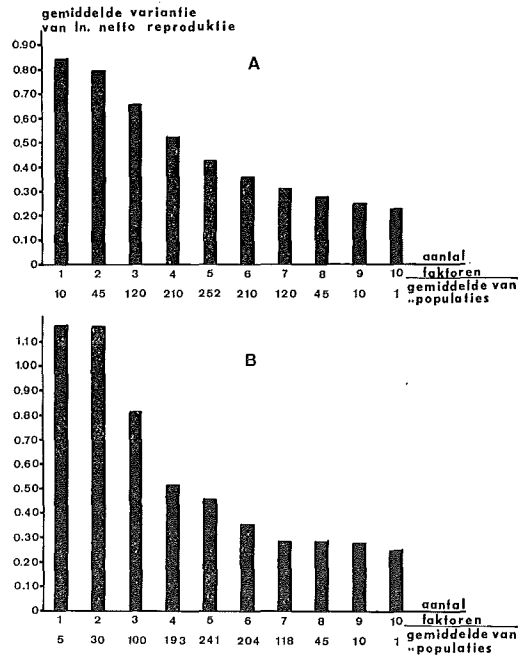


Fig. 4: Simulatie-experiment naar de invloed van het aantal (weers)factoren (dat de netto-reproductie bepaalt) op de amplitude van de aantalsfluctuaties. Het experiment werd herhaald voor elke mogelijke combinatie van 2, 3 enz. factoren uit 10, tenzij de populatie te groot werd (groter dan 10^{130} ; exp. B). De variantie in de tijd van $\ln (=$ natuurlijke logaritme) netto-reproductie werd over alle combinaties (populaties) van één bepaald aantal factoren gemiddeld.

A: Experiment over 30 generaties (jaren) en met sterk verschillende weersfactoren.

B: Experiment over 210 generaties (jaren) en met als factoren gemiddelde maandtemperaturen en hoeveelheden neerslag per maand (de enige beschikbare gegevens).

hen, zoals MACARTHUR (1955) en HUTCHINSON (1959), hebben de oorzaak zelfs gezocht in de mate van complexiteit in de relaties tussen de soorten. MACARTHUR formuleert dit als volgt: 'De mate van keuze die de energie heeft bij het doorlopen van het web van voedselrelaties is een maat voor de stabiliteit van de gemeenschap.' Hiermee kan ik het eens zijn, maar ik zou er aan willen toevoegen, dat er nog heel wat meer is behalve voedselrelaties dat in-

vloed heeft op de stabiliteit van de biocoenose.

NATUURLIJK EVENWICHT

Het begrip 'natuurlijk evenwicht', waarvan wij allemaal het gevoel hebben dat het meer is dan beeldspraak, krijgt nu een duidelijke inhoud. Wij willen hiermee blijkbaar zeggen, dat de mate van risicospreiding binnen populaties en die tussen populaties van dezelfde en vooral van verschillende soorten zó groot is, dat de biocoenose een opvallende mate van stabiliteit vertoont.

Ik leg er hier de nadruk op, dat in deze gedachtengang het 'natuurlijk evenwicht' dus *geen* evenwicht is, daar een 'evenwichtstoestand' waarnaar door het 'geheel' 'gestreefd' zou worden, ontbreekt. Er is slechts sprake van een hoge mate van stabiliteit, welke uiteraard geen enkele relatie vertoont met een of andere (uit de waarnemingen te abstraheren?) 'toestand' of 'norm', maar rechtstreeks resulteert uit het totaal (de mate van complexiteit) van de ter plaatse verlopende processen.

Deze stabiliteit komt dan ook *niet* tot stand door opeenstapeling van een aantal zeer specifieke relaties tussen heel speciale soorten, maar juist door een hoge mate van diffuse ineenstrengeling van allerlei invloeden, waardoor de specifieke invloed van één factor sterk wordt genivelleerd door de invloeden van vele andere.

Polyfage planteneters, predatoren, parasieten, afvaleters, enz. zouden dus meer bijdragen tot de natuurlijke stabiliteit van een biocoenose dan monofage.

Dit betekent *niet* dat fijne specialisten in sterk gestabiliseerde biocoenosen zouden ontbreken; integendeel, ze zullen zich in gestabiliseerde biocoenosen gemakkelijker en vollediger kunnen ontwikkelen en handhaven dan in instabiele. Met hun specialisme zelf (maar dat zal over het algemeen zijn invloed niet over de gehele ontwikkelings- en voortplantingscyclus uitstrekken) zullen zij echter minder bijdragen tot de stabiliteit van de biocoenose dan minder gespecialiseerde soorten.

Uit deze gedachtengang volgt tevens dat het *aantal* soorten in een biocoenose belangrijker is voor zijn stabiliteit dan de taxonomische identiteit van de soorten (hoewel de laatste natuurlijk niet geheel onverschil-

lig is). Op grond hiervan zou men zelfs moeten verwachten, dat onder natuurlijke omstandigheden een biocoenose dikwijls langzaam soortenrijker en daarmee stabiel zal worden. De biocoenologische literatuur suggereert dat dit inderdaad het geval zou zijn.

Daarnaast zijn - zoals reeds gezegd - bovendien heterogeniteit en mate van variëren van het milieu van wezenlijk belang voor de stabiliteit.

Vooraf dit laatste brengt ons in de buurt van het tegenwoordig graag gehanteerde begrip 'oecosysteem' (een lelijke term overigens).

OECOSYSTEEM EN REGULATIE

Het zal duidelijk zijn dat ik binnen de hier ontwikkelde gedachtengang een oecosysteem *niet* zie als een soort entiteit of superorganisme en in de meeste gevallen zelfs ternauwernood als een 'systeem', maar veeleer als een grotendeels *open* verzameling van populaties en andere invloeden waarvan de stabiliteit wordt bepaald door een veelheid van stochastische processen (risicospreiding).

Dit beeld is nogal ver verwijderd van het sterk deterministische beleid van bijvoorbeeld MARGALEF (1968) van een oecosysteem als een cybernetisch systeem van terugkoppelingen. Dit beeld stuit op dezelfde bezwaren (maar dan n-voudig) als dat van een dierlijke populatie als een 'systeem', dat 'gereguleerd' wordt door negatieve terugkoppelingen. *)

De bezwaren tegen de 'regulatiehypothese' in zijn meest strikte vorm zijn duidelijk door REDDINGIUS (1968) uiteengezet in zijn dissertatie.

Het hele probleem is terug te voeren op de ontoereikendheid van deterministische modellen voor het simuleren van bij uitstek stochastische processen. Een deterministisch model voor een proces vooronderstelt dat de waarden van alle parameters bekend zijn, d.w.z. door gegeven waarden in de formules in te vullen, staat het verloop van

*) Een negatieve terugkoppeling vooronderstelt namelijk een 'norm' of 'evenwichtstoestand' en het bestaan hiervan in natuurlijke populaties (in de zin van WILBERT, 1962) kan *niet* worden aangetoond.

het proces bij voorbaat vast. Een stochastisch model voor een proces kent slechts kansverdelingen voor enkele of alle parameters en laat dus ruimte voor een zekere mate van onvoorspelbaarheid. Deze onvoorspelbaarheid wordt groter naarmate we verder in de toekomst willen kijken.

Deze moeilijkheid kennen wij allen van de weersvoorspellingen (het weer is een typisch stochastisch proces). Door het aantalsverloop in een populatie te beschouwen als een stochastisch proces (en dit kan moeilijk anders, daar de aantallen o.a. sterk worden beïnvloed door het in hoge mate stochastische weer), verliezen sterk specifiek (en dus min of meer deterministisch) gedachte factoren een belangrijk deel van hun specificiteit. Hun specifieke kwantitatieve invloed wordt sterk genivelleerd door vele andere factoren.

Dit geldt natuurlijk ook voor de dichtheidsafhankelijke factoren, waaronder volgens vele oecologen de factoren dienen te worden gezocht, die de 'regulatie van aantallen' zouden bewerken.

Op grond van het voorgaande kan een significante invloed van bepaalde dichtheidsafhankelijke factoren in de eerste plaats worden verwacht in weinig gecompliceerde situaties: een homogeen en liefst constant milieu en slechts weinig interfererende soorten, dus bijvoorbeeld in laboratorium-populaties en in populaties in bepaalde cultures en aanplanten. In welke mate dergelijke factoren in meer complexe situaties nog een specifieke rol spelen, zal geval voor geval onderzocht moeten worden.

DICHTHEIDSBEPERKING

Er is echter één groep factoren die grotendeels onafhankelijk van de complexiteit van de situatie invloed kan uitoefenen, nl. dichtheidsbeperkende factoren. Er is aan het bevattingsvermogen van elke habitat een al of niet veranderlijke bovengrens gesteld, gegeven door de hoeveelheid voedsel, het aantal nestplaatsen, het aantal mogelijke territoria, enz.

Het bereiken of naderen van deze bovengrens (het 'vollopen' van de habitat) kan op zeer uiteenlopende wijze op de dichtheid terugslaan en ik vermoed dat een aantal auteurs juist dit 'regulatie' zullen noe-

men. In dat geval is er naast een verschillend gebruik van termen, geen controverse. Het mag worden verwacht dat de mate van dichtheidsafhankelijkheid van een dergelijke dichtheidsbeperking in een complexe situatie geringer zal zijn dan in een weinig complexe situatie. De te verwachten grotere stabilisatie van aantallen door risicospreiding in een meer complexe situatie acht ik echter belangrijker voor de overleving van de populatie, hoewel ook dit natuurlijk geval voor geval onderzocht zal moeten worden. Ofschoon nog niet alle controversen uit de wereld zijn, heb ik de indruk dat in de populatie-dynamica de gedurende enkele decennia gevoerde strijd tussen 'regulationisten' en 'anti-regulationisten' langzamerhand luwt. Juist daarom betreur ik het dat MARGALEF (1968) in zijn beschouwingen over 'oecosystemen' weer de deterministische modellen van LOTKA en VOLTERRA van stal haalt, waarmee destijds de controversen in de populatie-dynamica zijn begonnen.

In feite grijpt de sterk teleologisch getinte zienswijze van MARGALEF (een oecosysteem zou streven naar 'zelforganisatie', naar minimalisering van de entropie, naar maximalisering van de 'informatie', zou groeien naar 'volwassenheid', e.d.) in een modern gewaad van cybernetica en informatieleer weer terug naar de antropocentrische natuurbeschouwingen uit het einde van de 19e en het begin van de 20e eeuw.

Ik beschouw zijn zienswijze - hoe smaakvol ook verpakt - als een belangrijke stap terug op de weg van losmaking van ons natuurwetenschappelijk denken van teleologische tendensen, die strikt genomen niets 'verklaren', welke losmaking zo hoopvol door DARWIN werd ingezet met het opportunistische begrip 'natuurlijke selectie'.

Anderzijds is de hier geschetste gedachten-gang - hoewel niet teleologisch en zelfs toetsbaar - nog grotendeels hypothetisch. De oecologen aan het Biologisch Station te Wijster zullen de hoopgevende verschijnselen die ze reeds in het veld ontdekten, nog heel wat verder moeten uitdiepen voordat deze gedachten algemeen erkenning zullen kunnen vinden.

LITERATUUR

Den Boer, P. J., 1968: Spreading of risk and

stabilization of animal numbers. *Acta Bioth.* 18, p. 165-194.

Hutchinson, G. E., 1959: Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *Am. Naturalist*, 93, p. 145-149.

MacArthur, R., 1955: Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36, p. 533-536.

Margalef, R., 1968: Perspectives in Ecological Theory. The University of Chicago Press, Chicago.

Mayr, E., 1963: Animal species and evolution. University of Harvard Press.

Reddingius, J., 1968: Gambling for existence. Diss. Groningen. Verschijnt ook in *Bibl. Bioth.*

Reddingius, J., en *P. J. den Boer*, 1970: Simulation experiments illustrating stabilization of

animal numbers by spreading of risk. *Oecologia* 5, p. 240-284.

Schneider, F., 1939: Ein Vergleich von Urwald und Monokultur in Bezug auf ihre Gefährdung durch phytophage Insekten auf Grund einiger Beobachtungen an der Ostküste von Sumatra. *Schweiz. Z. Forstwesen*, 2 & 3 (22 p.).

Timoféeff-Ressovsky, N. W., 1940: Zur Analyse der Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*. *Biol. Zbl.*, 60, p. 130-137.

Voûte, A. D., 1946: Regulation of the density of the insect populations in virgin forests and cultivated woods. *Arch. Néerl. Zool.*, 7, p. 435-470.

Wilbert, H., 1962: Ueber Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 50, p. 576-615.