

# Wat is 'het natuurlijk evenwicht'?

P. J. den Boer\*

Het natuurlijk of biologisch evenwicht is een begrip waarmee we vooral de laatste jaren allerwege worden gekonfronteerd via krant, radio, televisie, film, populaire en minder populaire geschriften, en wel vooral in verband met de vele verstoringen ervan die de mens op zijn geweten zou hebben. De wijze waarop dit begrip in de meeste gevallen wordt gehanteerd, wekt de indruk dat we hier te doen zouden hebben met een wetenschappelijk bewezen beginsel, met een soort natuurwet, vergelijkbaar bijv. met beide hoofdwetten van de thermodynamica. Het lijkt daarom gewenst om - zeker voor een gezelschap van biologen - eens na te gaan in hoeverre deze indruk juist is.

Wanneer we de biologische literatuur hierop naslaan, blijkt dat het begrip 'natuurlijk evenwicht' daar merkwaardigerwijze geheel in dezelfde stijl wordt gebruikt als daarbuiten, nl. als een wetenschappelijk vanzelfsprekend beginsel, dat men blijkbaar niet behoeft te definiëren, een beginsel dus - zoals bijv. evolutie - waarvan oorsprong en achtergrond als bekend mogen worden verondersteld\*\* (hier zij opgemerkt, dat deze mening niet berust op een diepgaande literatuurstudie, maar op steekproeven uit de literatuur). Deze vanzelfsprekendheid kan zó ver gaan, dat in een boek van ruim 300

pagina's over de verdeling van aantallen over soorten in steekproeven onder de titel 'Patterns in the balance of nature' (Williams, 1964), deze 'balance of nature' nergens ter sprake komt. Vooral een derg. voorbeeld - maar dat staat niet alleen - maakt duidelijk, dat het bestaan van zoiets als een 'natuurlijk evenwicht' - althans door velen - blijkbaar als een soort dogma wordt aanvaard.

We kunnen nu twee dingen doen:

- a nagaan wat het begrip 'natuurlijk evenwicht' zou kunnen betekenen, door het te vergelijken met andere evenwichten, die wél ondubbelzinnig gedefinieerd zijn,
- b nagaan welk verschijnsel aanleiding kan zijn geweest tot het poneren en als dogma aanvaarden van het begrip 'natuurlijk evenwicht'.

## Evenwicht

Allereerst dus het begrip 'evenwicht'. U weet ongetwijfeld uit de mechanica dat er evenwicht is wanneer tegengesteld gerichte krachten elkander opheffen, in evenwicht, in balans houden, bijv. bij een weegschaal. Evenzo is er thermisch evenwicht wanneer er gemiddeld evenveel molekulen de ene als de andere kant opgaan, waardoor de temperatuur niet meer verandert; iets dergelijks geldt voor het chemisch evenwicht. Wanneer we een derg. evenwicht verstoren - bijv. door een klap tegen de weegschaal te geven - zullen de krachten die het evenwicht bepaalden andere waarden krijgen en de schalen dusdanig bewegen dat de weegschaal - eventueel na enkele schommelingen - weer in de evenwichtsstand komt. In meer eigentijdse woorden: de krachten die de weegschaal in evenwicht houden en na een verstoring weer in de evenwichtsstand terug brengen, vormen een negatieve terugkoppeling. Wanneer er dus ergens over een 'evenwicht' wordt gesproken, mag

\* Voordracht gehouden voor de Vereniging voor Theoretische Biologie op 11 maart 1972 te Leiden. - Mededeling Biologisch Station, Wijster, nr. 163.

\*\* Voor 'insiders' wijs ik erop, dat deze achtergrond te maken heeft met bepaalde voorstellingen omtrent de structuur van biocoenosen en dat hierover interessante discussies zijn te vinden in *Hairston et al. (1960)*, *Murdoch (1966)*, *Ehrlich & Birch (1967)* en *Slobodkin (1967)*. Daar ons dit echter niet dichter brengt bij een antwoord op de vraag 'Wat is het natuurlijk evenwicht,' blijft dit hier buiten beschouwing; zie ook: *Vlijm (1967)*.

worden verwacht, dat er doorslaggevende redenen zijn om twee dingen aan te nemen, namelijk: 1. dat er een evenwichtstoestand of 'norm' zou zijn, en 2. dat er krachten zouden zijn die als terugkoppeling op deze 'norm' zijn 'ingesteld', d.w.z. wanneer het systeem 'verstoord' wordt, wordt verwacht dat de terugkoppeling het systeem weer tot de 'ingestelde norm' zal terugbrengen. Een voorbeeld van een derg. 'ingestelde norm' met 'negatieve terugkoppeling', in de vorm van een proces, is een thermostaat, die een verwarmingselement en een koelagregaat bedient en hiermede de temperatuur van een niet al te hermetisch gesloten ruimte op een bepaalde - ingestelde - waarde houdt of althans tracht te houden.

#### **Populatie-evenwicht**

De Australische bioloog Nicholson (1933) heeft in de 30-er jaren al geprobeerd een derg. dynamisch evenwicht - vergelijkbaar met de 'ingestelde norm' van de thermostaat - terug te vinden of althans zich voor te stellen in natuurlijke situaties, weliswaar niet precies in de vorm van 'natuurlijk evenwicht', maar als een soort verkleinde uitgave daarvan, het 'populatie-evenwicht'. Hij stelde zich voor dat twee populaties die sterk van elkander afhankelijk zijn, zoals bijv. predator-prooi of parasiet-gastheer tesamen een soort terugkoppelingskring zouden vormen waarbij de ingestelde 'norm' (het stel evenwichtsdichtheden) gegeven zou zijn in de milieuomstandigheden waarin zich de interrelatie afspeelt en welke in principe kan worden uitgerekend. Dus: wanneer de prooidichtheid toeneemt, betekent dit meer voedsel voor de predator, waardoor ook zijn dichtheid kan gaan toenemen; de toegenomen predator-dichtheid eist een grotere tol van de prooipopulatie, waardoor de prooidichtheid weer afneemt; de afgenomen prooidichtheid betekent minder voedsel voor de predator, waardoor zijn dichtheid weer gaat afnemen; de afgenomen predator-dichtheid eist een minder grote tol van de prooipopulatie, waardoor deze weer kan toenemen; enz.

Dit zou dus vergelijkbaar zijn met een wat trage thermostaat, waardoor het verwarmingselement (de prooipopulatie) na inschakelen de temperatuur wat over de norm (evenwichtsdichtheid) doet heenschieten, terwijl het koelagregaat (de predatorpopulatie)

na inschakelen de temperatuur wat onder de norm brengt, waardoor het verwarmingselement weer moet worden ingeschakeld, enz.; een regulatieproces rondom een konstante norm, dus. Nu ondervond Nicholson (Nicholson & Bailey, 1935) echter bij het konstrueren van zo'n twee-populatie-terugkoppelings-kring, in de vorm van deterministische mathematische modellen - d.i. met gefixeerde parameters - een ernstige moeilijkheid, doordat er geruime tijd overheen gaat - tenminste één generatie -, vóórdat de predator-populatie kwantitatief heeft gereageerd - door een verandering in dichtheid (hij moet zich immers eerst voortplanten) - op een verandering in prooidichtheid. Daar intussen de prooipopulatie eveneens is veranderd, past de veranderde predator-dichtheid niet meer bij de op dat moment bestaande prooidichtheid. In deze door Nicholson op allerlei wijze gevarieerde mathematische modellen bestaat er echter - als gevolg van het deterministische karakter - wél een vaste kwantitatieve relatie tussen beide dichtheden, maar deze is nú van dien aard dat niet meer naar een evenwichtsdichtheid of norm wordt teruggekoppeld maar naar het bereiken van steeds extremere (lage resp. hoge) dichtheden. Dit leidt uiteraard tot dichtheidsfluctuaties met in de tijd toenemende amplitude en dus uiteindelijk tot zelfvernietiging van het systeem; in de techniek is dit een goed bekende moeilijkheid bij het instellen van een regelkring, nl. het 'genereren' van de terugkoppeling. Het zal duidelijk zijn, dat het weinig zin heeft om van de 'evenwichtsdichtheden' van zo'n 'genererend' populatiesysteem te spreken, daar er niet langer een 'korrigerend mechanisme' t.o.v. een derg. norm bestaat. Nicholson be-toogt nu (1957) dat - hoewel hij rekening houdt met de tijd die verloopt door voortplanting en ontwikkeling van organismen, wat bijv. Lotka (1925) & Volterra (1926) niet deden - zijn modellen natuurlijk door hun eenvoud tóch nog erg kunstmatig zijn.

Wanneer men óók nog rekening houdt met het feit, dat niet alle predatoren (parasieten) evengoed kunnen zoeken, niet alle prooien (gastheren) - door heterogeniteit in de habitat bijv. - even gemakkelijk te vinden zijn, dat de meeste predatoren (parasieten) niet strikt monofaag zijn, enz., kan waarschijnlijk worden gemaakt, dat deze fluctuaties over het algemeen geen toenemende ampli-

tude zullen vertonen en zelfs gedempt kunnen zijn. Helaas heeft Nicholson zich niet de volle betekenis van deze - overigens juiste - konklusie gerealiseerd, waarschijnlijk omdat hij ervan overtuigd bleef dat er een evenwicht móet zijn (1933: 'populations must exist in a state of balance for they are otherwise inexplicable', p.132; 'being in a state of balance . . . being in a state of tending towards a position of equilibrium' p. 144). Hij brengt nl. heterogeniteit in zijn twee-populatie-systeem, m.a.w. hij maakt zijn deterministische modellen enigermate stochastisch (de parameters krijgen variabele waarden i.p.v. éénduidig gefixeerde). Dit betekent dat de sterke afhankelijkheid tussen de dichtheden van de twee populaties wordt verminderd en daarmee tevens de kans op 'genereren' van het systeem, m.a.w. de terugkoppeling wordt a.h.w. min of meer 'losgerammelt' en dus verzwakt of zelfs grotendeels te niet gedaan. De terugkoppeling verliest hiermee weliswaar zijn vernietigende werking, maar raakt niet beter 'afgestemd', zodat dit het systeem niet zijn 'evenwichtsdichtheden' terug geeft; het vertragingseffekt t.g.v. de nu eenmaal optredende ontwikkeling van de organismen blijft natuurlijk bestaan, maar er zijn andere - hiervan grotendeels losstaande - kwantitatieve effecten aan het systeem toegevoegd, waardoor het gekompliceerder en daardoor minder gedetermineerd is geworden. In fei-

te hebben we hier te doen met een vorm van 'risico-spreiding' (Den Boer, 1968: III, 3): het vernietigings-*risico* dat het twee-populatie-systeem bij toepassing van eenvoudige deterministische modellen liep, is nu gespreid en daarmee in het algemeen verminderd door het invoeren van heterogeniteit (de mate van gedetermineerdheid is verminderd). Elders (Den Boer, 1968) heb ik al eens betoogd, dat in het algemeen mag worden verwacht, dat 'risicospreiding' zal leiden tot het dempen van aantalsfluctuaties en daarmee tot een relatieve stabilisatie van populatiesystemen, niet alleen in simulatiemodellen, wat Reddingius en ik (Reddingius & Den Boer, 1970) voldoende overtuigend konden laten zien, maar vooral ook onder natuurlijke omstandigheden. Immers, tot de meest algemene eigenschappen van veldsituaties behoren juist heterogeniteit, diversiteit, variabiliteit en gekompliceerdheid. Ik kom hier nog op terug.

We hebben nu dus gezien, dat voor het soort twee-populatie-systemen dat Nicholson zich voorstelde - al of niet met 'losgerammelde' terugkoppeling - het begrip 'evenwichtsdichtheid' of 'populatie-evenwicht' weinig zinvol is, hoewel juist in dit geval een analogie met het fysische evenwichtsbegrip voor de hand schein te liggen.

#### **Draagkracht van het milieu**

Natuurlijk zijn er nog andere soorten populatie-modellen gekonstrueerd waarin een of ander 'evenwicht' aanwezig zou zijn; hoewel ik niet wil beweren dat ik erg goed in deze literatuur ben ingevoerd, heb ik sterk de indruk dat in de meeste gevallen dit 'evenwichtsbegrip' minder functioneel is dan bij Nicholson althans de bedoeling was, en dat men vrijwel steeds een of andere vorm van 'stabieleit' bedoelt, d.w.z. het tussen bepaalde grenzen blijven van de aantalsfluctuaties (zie diss. Reddingius, 1968). Twee gevallen wil ik nog kort bespreken, daar ze illustreren hoeveel verwarring men kan krijgen door het té vaag hanteren van begrippen.

Eerste geval: Wanneer men zich één populatie in een blijvend zeer gunstig milieu voorstelt, dan zal - uitgaande van weinig exemplaren - de dichtheid voortdurend groter worden. Dit kan natuurlijk niet eindeloos doorgaan. Op een goed ogenblik gaan de dieren elkander hinderen, bijv. door gebrek aan voedsel, gebrek aan nestplaatsen,

gebrek aan ruimte, of derg.. Dit hinderen kan zó sterk worden dat hierdoor de groei van de populatie tot stilstand komt en zelfs in een tijdelijke afname kan overgaan. Er is een plafond bereikt, 'draagkracht van het milieu' (carrying capacity: Errington) genaamd (zie o.a.: Baltensweiler, 1971; Kluyver, 1971). De populatie zal nu verder op die 'plafondwaarde' blijven of er met kleinere of grotere fluktuaties (en met kleinere of grotere tussenpozen) tegenaan blijven botsen, wanneer we er althans voor het gemak even van uitgaan dat de habitat na verloop van tijd niet irreversibel of voor lange tijd onbewoonbaar wordt gemaakt door dit geregeld 'uitbuiten van de draagkracht van het milieu'. Ook in derg. verband wordt dikwijls losweg over 'populatie-evenwichten' of zelfs over 'evenwichtsdichtheden' (de plafond-waarde zelf? of een willekeurige wat lagere waarde?) gesproken, terwijl we hier in feite met een verzadigingsverschijnsel te doen hebben: de habitat is vol (de 'beschikbare plaatsen' zijn - praktisch gesproken - bezet), of: er is tekort aan een of andere levensbehoefte, bijv. voedsel. Om met een analogie te verduidelijken: Een kind verzamelt eikels in een potje. Op een goed ogenblik zal inwerpen van een volgende eikel voornamelijk tot gevolg hebben, dat dezelfde of één of meer andere eikels er weer uit rollen. Luidt de meest juiste omschrijving van dit verschijnsel nu: het aantal eikels heeft een 'evenwichtswaarde' bereikt? Dat dacht ik niet, we stellen slechts vast: het potje is vol! (de 'draagkracht' is bereikt). Zo ook met een populatie: in bepaalde gevallen wordt de 'draagkracht' van de habitat - wat dat dan ook in allerlei speciale gevallen mag zijn - blijkbaar geheel of bijna geheel bereikt of zelfs overschreden, en het invoeren van een of ander begrip 'evenwicht' in een derg. geval werkt eerder verwarrend dan verhelderend, temeer daar het meer suggereert dan we in feite weten.

#### Variabiliteit van het milieu

Het tweede geval brengt de variabiliteit van het milieu in het geding. In alle voorgaande gevallen werd er 'eenvoudigheidshalve' namelijk van uitgegaan, dat het milieu - hoewel misschien ruimtelijk heterogeen - konstant is in de tijd. Dit was een noodzakelijke voorwaarde om zinvol over 'evenwicht-

ten' te kunnen praten. Immers, zoals Nicholson al terecht stelde: de waarden van de milieu-omstandigheden bepalen tesamen de grootte van de ev. 'evenwichtsdichtheid', de vooronderstelde 'norm'. Wanneer het milieu verandert, verandert dus óók deze 'norm', de 'ingestelde waarde' (vergelijkbaar met de stand van de thermostaat). Wilbert (1962), die sterk geneigd is om populatie-dynamica in cybernetische termen te beschrijven (zie ook: Wilbert, 1971), trekt hieruit de consequenties en beschrijft aantalsfluktuaties in een populatie als fluktuaties rondom een 'evenwichtswaarde' die o.i.v. het variabele milieu - bijv. de weersomstandigheden - voortdurend van grootte verandert.

Weersomstandigheden bijv. zouden dus naast hun direkte invloed op de dichtheid, óók nog indirekt werken door de 'ingestelde norm' en daarmee de terugkoppeling van de dichtheid hierop te veranderen. Dit is dus vergelijkbaar met een thermostaat die met verwarmingselement en koelagregaat open en bloot buiten wordt opgesteld, terwijl bovendien iemand voortdurend - bijv. geleid door weersvoorspellingen van het KNMI - aan de instelling zit te morrelen; we zouden nu moeten zeggen, dat de luchttemperatuur die we ergens halverwege tussen het verwarmingselement en het koelagregaat meten, fluktueert rondom een 'ingestelde norm' die voortdurend van waarde verandert (de thermostaat-instelling). Het zal duidelijk zijn dat een derg. hypothese noch operationeel, noch toetsbaar is, in strijd is met het 'eenvoudigheidsbeginsel' (regel van OCCAM), en op grond van de reeds besproken moeilijkheden met een strikt begrip 'populatie-evenwicht' onder konstante omstandigheden, waarschijnlijk zelfs principieel onjuist is (dit laatste is echter - na vaststelling van de andere bezwaren - niet erg interessant meer). Hiermee vervalt m.i. elke reden voor het gebruik van het begrip 'populatie-evenwicht', in strikte zin.

Ik hoop dat U het, na bespreking van deze twee gevallen, met mij eens zult zijn dat óók een vager en ruimer gebruik van het begrip 'populatie-evenwicht' vermeden moet worden daar het meer suggereert, dan we in feite kunnen weten; wanneer men hiermee slechts bedoelt, dat de dichtheid tussen betrekkelijk nauwe grenzen schommelt en dus betrekkelijk stabiel schijnt te zijn - en na het voorgaande kan men er m.i. bezwaarlijk iets

anders mee bedoelen (zie ook diss. Reddingius, 1968) - doet men er m.i. goed aan het ook in dié termen te beschrijven.

Ik zeg dit niet uit betweterigheid, maar vooral omdat een nieuwe omschrijving aanleiding kan geven tot het stellen van andere - tot dusverre nog niet gestelde - vragen. Als men met de vraag: 'wat houdt de populatie in evenwicht?' hetzelfde bedoelt als met de vraag: 'welke omstandigheden houden de fluktuaties in aantallen binnen zekere grenzen?', dan zal m.i. tóch alleen de laatste vraag redelijkerwijs aanleiding kunnen geven tot onderzoek naar de relatief fluktuaties-dempende invloed van ruimtelijke heterogeniteit, fenotypische heterogeniteit, heterogeniteit in de leeftijdsopbouw, of zelfs variabiliteit van het weer. Onderzoek naar allerhande dichtheidsbeperkende invloeden (naderen van de 'draagkracht') zullen uit beide vragen kunnen voortkomen, hoewel het accent waarschijnlijk verschillend zal liggen (zie o.a. Den Boer, 1968: III.4).

### **Stabiliteit**

Deze analyse van het begrip 'populatie-evenwicht' geeft m.i. een goed inzicht in wat men met 'natuurlijk evenwicht' zou kunnen bedoelen, nl. het binnen bepaalde - niet nader aangegeven - grenzen blijven van kwalitatieve en/of kwantitatieve veranderingen in een biocoenose. Men veronderstelt dus blijkbaar een zekere 'stabiliteit' in de natuur. Ik wijs er met nadruk op dat ik met 'stabiliteit' niets anders bedoel dan: gemeten over een redelijk tijdsverloop verandert het betreffende verschijnsel of proces niet al te opvallend; er wordt dus aan geen enkel specifiek 'mechanisme' gedacht, er wordt slechts omschreven wat wordt waargenomen. Dat men echter voor het omschrijven van een zekere mate van 'stabiliteit' in de natuur bij voorkeur een term als 'natuurlijk evenwicht' gebruikt, doet vermoeden dat men blijkbaar wél een bepaald 'mechanisme' voor ogen heeft, al wordt dit dan vrijwel nergens duidelijk genoemd (zie echter de literatuur vermeld in de noot bij blz. 414).

Het meest evidente beeld van een 'mechanisme' vinden we misschien bij de vooroorlogse 'holisten' (bijv. Clements 1931; Tansley 1935; Friederichs 1930), die een biocoenose, of zelfs een oecosysteem, als een soort harmonisch 'superorganisme'

beschouwden, en waarschijnlijk bedoelt Margalef (1968) hetzelfde, wanneer hij een biocoenose omschrijft als een 'cybernetisch systeem van terugkoppelingen'. Het zal duidelijk zijn, dat op dit soort beschouwingen gelijksoortige kritiek van toepassing is als op het 'populatie-evenwicht' van Wilbert. We houden dus blijkbaar niets anders over dan een zeker 'geloof' in de betrekkelijke 'stabiliteit van de natuur' en we moeten ons dus nú gaan afvragen: 'Is dit 'geloof' gerechtvaardigd'? Ehrlich & Birch (1967) doen hier aan de hand van vele — misschien ten dele aanvechtbare — voorbeelden nogal moeilijk over. Nu kan men helaas in de veldbiologie de onjuistheid van een bepaalde gedachte niet met voorbeelden, die iets anders te zien geven, afdoende ontkrachten; er blijven altijd zoveel andere organismen en situaties over, en ook over de aangehaalde voorbeelden heeft men slechts zelden voldoende informatie. Anderzijds berust de noodzaak tot het bewijzen van de juistheid van een bepaalde gedachte natuurlijk bij hen die deze poneren... maar ja, wie poneerden eigenlijk 'het natuurlijk evenwicht', of zelfs maar 'de natuurlijke stabiliteit'? Hoe het ook zij, we weten nog bijzonder weinig over deze vooronderstelde 'stabiliteit' van de natuur en in elk geval zal ze slechts relatief kunnen zijn. Men dient 'stabiliteit' namelijk - wil men er althans biologisch enige betekenis aan hechten - allereerst te betrekken op de normale levensduur van de betreffende organismen. Wanneer men bijv. weet dat indivi-

duale Sequoia-bomen meer dan duizend jaar oud kunnen worden, betekent dit, dat een Sequoia-woud dat al meer dan duizend jaar bestaat biologisch gezien geenszins 'stabiel' hoeft te zijn, dan bijv. de mijten-, bladluizen- en thripsenfauna op een of ander gewas, ondanks de enorme kwalitatieve en kwantitatieve veranderingen die de laatste binnen één jaar en in opeenvolgende jaren te zien kan geven; men dient zich alleen te realiseren dat deze dieren slechts enkele weken leven en derhalve een aantal opeenvolgende generaties per jaar vertonen. Verder dient men zich natuurlijk af te vragen hoeveel fluctuatie en verandering er mag optreden vóórdat we een natuurlijke situatie instabiel moeten noemen, m.a.w. men dient zich te realiseren dat men slechts vergelijkenderwijs kan spreken, dus: deze situatie is stabiel dan die, e.d.

### Onderzoek

Welke konklusie trekken we hier nu uit voor de praktijk van het onderzoek? Ik dacht, dat - meer dan tot dusverre - het onderzoek zou moeten worden gericht op de vraag: 'Welke omstandigheden bevorderen respectievelijk verminderen de mate van stabiliteit van natuurlijke biocoenosen?' Men zal zich natuurlijk afvragen of we hier niet bezig zijn met theoretische haarkloverijen en of derg. onderzoek tot fundamenteel andere uitkomsten zal leiden, dan onderzoek gericht op de vraag: 'Welke omstandigheden bevorderen resp. verstoren het natuurlijk evenwicht?' Mijn antwoord is, dat - naast vele punten van overeenkomst - de verschillen belangrijk genoeg beloven te zijn om de aandacht, die we er hier aan hebben besteed, te rechtvaardigen.

Doordat Nicholson bijv. op zoek was naar het mechanisme dat het 'evenwicht' in een twee-populatie-systeem bepaalt, onderschatte hij m.i. de betekenis van de heterogeniteit die hij moest invoeren om 'genereren' van zo'n systeem te voorkomen (zie bijv. Dodd, 1936, en Birch, 1971). Wanneer hij daarentegen zou hebben gezocht naar de omstandigheden die de aantallen in één-, of meer-populatie-systemen relatief kunnen stabilizeren, zou hij deze heterogeniteit centraal hebben geplaatst. Dit laatste houdt o.a. in, dat men het gezochte verschijnsel niet langer met eenvoudige deterministische modellen kan illustreren, maar zijn toevlucht zal moe-

ten nemen tot nogal gekompliceerde deterministische modellen of nog beter tot stochastische modellen. Eerlijkheidshalve dient te worden vermeld, dat dit voor Nicholson in de dertiger jaren ternauwernood mogelijk zou zijn geweest; het operationeel maken van derg. denkbeelden moest wachten op de na-oorlogse ontwikkeling van computers.

Ik heb al vermeld, dat allerlei vormen van heterogeniteit en variabiliteit in populatie en milieu de betekenis kunnen krijgen van 'risico-spreiding', d.w.z. niet alle individuen in een populatie zullen in dezelfde mate worden beïnvloed door bijv. een verandering in de luchttemperatuur, een verandering in de dichtheid van een predator, enz.; voor de populatie als geheel leidt dit in een meerderheid van de gevallen tot relatief kleinere aantalsfluctuaties, tot een zekere mate van stabilisatie van aantallen. Hierover is zowel door Reddingius als door mijzelf al op verschillende plaatsen gepubliceerd (zie, naast reeds geciteerde literatuur, o.a. Den Boer, 1970a, 1971; Reddingius, 1971), zodat ik er hier niet dieper op in wil gaan. Eén aspect wil ik nog kort bespreken, namelijk: tot welke voorlopige konklusies leidt dit denken over 'risicospreiding' nu met betrekking tot 'het verstoren van het natuurlijk evenwicht', zoals men dat in de krant noemt, dus in feite met betrekking tot de groeiende problemen op het gebied van natuur- en milieubeheer? Ik geef hier enkele punten ter overdenking.\*

1. Een structureel heterogeen habitat zal meer soorten kunnen bevatten dan een vergelijkbare structureel homogeen (vergelijk o.a. cultuur- en natuurterreinen), terwijl voor vele soorten de overlevingskans in een heterogeen habitat - ondanks misschien lagere dichtheden - beter zal zijn dan in een homogeen.
2. Niet alleen de mate van ruimtelijke heterogeniteit maar ook de grootte van het woonbare oppervlak is voor de overleving

\* In het volgende zijn problemen als lucht-, water- en bodemverontreiniging bewust buiten beschouwing gebleven, daar de kernvraag in ernstige gevallen van 'overbelasting van het milieu' niet zozeer een vermindering van 'natuurlijke stabiliteit' (of ev. een 'verstoring van het natuurlijk evenwicht') betreft, maar veel meer een rechtstreekse aantasting of zelfs vernietiging van de bestaansvoorwaarden voor vele organismen.

van populaties van belang, vooral voor schaarse populaties. Dit komt o.a. tot uiting in de aantallen soorten die men per oppervlakte-eenheid aantreft op vergelijkbare eilanden van verschillende afmetingen (zie o.a. Darlington, 1943; Preston, 1962). Men moet dan ook verwachten dat door ontginning sterk verkleinde en sterk geïsoleerd geraakte natuurgebieden langzaam maar zeker zullen verarmen (eiland-effect).

3. Punt 2 houdt o.a. verband met de relatie die er in natuurlijke gebieden bestaat tussen het verspreidingsvermogen van de betreffende organismen en de structuur van het gebied als geheel. In sterk door de mens veranderde landschappen (zie Den Boer, 1970b) verkeert deze relatie voor vele soorten in een ernstig tekort aan verspreidingsvermogen; in derg. 'kultuurlandschappen' wordt de natuurlijke 'turnover' van populaties (uitsterven en weer vestigen) grotendeels onderbroken, waardoor de betreffende soorten, misschien heel langzaam, maar wél heel zeker uit derg. gebieden zullen verdwijnen.

4. Vooral in gebieden met grillige (d.w.z. moeilijk voorspelbare) weersomstandigheden (bijv. West-Europa) zullen verschijnselen als: heterogeniteit in leeftijdsopbouw, in ontwikkelingssnelheid, in fenotypische en genetische samenstelling, overlappende generaties, meerjarigheid, e.d. in belangrijke mate 'risico-spreiding' betekenen (verbreding van het 'tolerantie-gebied').

5. Polyfage predatoren en parasieten zullen een gunstige invloed hebben op de mate van stabiliteit van natuurlijke biocoenosen. Niet alleen zullen zij de aantallen van vele prooi- en gastheersoorten in zekere mate stabiliseren (= binnen bepaalde grenzen houden), maar bovendien zullen zij een grotere soortenrijkdom onder prooien en gastheren helpen handhaven (zie o.a. Connell, 1971), hetgeen vooral zeldzame soorten ten goede zal komen.

6. Soortenrijke biocoenosen zullen over het algemeen stabiel (= minder veranderlijk) zijn dan vergelijkbare soortenarme.

Deze punten zijn bepaald niet bedoeld als onomstotelijke waarheden, maar voorlopig nog als programmapunten voor onderzoek. Uit de literatuur en uit lopend onderzoek (aan loopkevers) kan reeds heel wat 'circumstantial evidence' ten gunste van deze punten worden gehaald, terwijl de min of

meer intuïtieve ervaringen van natuur- en wildbeheerders er over het algemeen mee in overeenstemming lijken te zijn. Waar we echter m.i. vooral behoefte aan hebben, is een efficiënte strategie voor derg. vooral statistisch onderzoek.

Wellicht ten overvloede wijs ik er nog eens op - uiteindelijk is dat het onderwerp van mijn voordracht - dat de meeste van de hier genoemde punten voor onderzoek waarschijnlijk nooit zouden zijn voortgekomen uit een min of meer strikte voorstelling van een 'natuurlijk evenwicht', bijv. de voorstelling van Margalef (1968) van een biocoenose als een 'cybernetisch systeem van terugkoppelingen', of de voorstelling van de 'holisten' van een biocoenose als een soort harmonisch 'super-organisme'. Oók wanneer iemand nog eens een geval ontdekt met een echt 'populatie-evenwicht' of zelfs met een 'natuurlijk evenwicht', blijft vorennoemde betekenis van het stellen van een nieuwe vraag bestaan.

*De uitvoerige literatuurlijst kan na aanvraag bij de auteur worden ontvangen. (Biologisch station, Wijster).*