

KUNNEN ONZE MEDE-AARDBEWONERS WEL OVERLEVEN IN DE RESTEN VAN DE HABITAT, DIE WIJ VOOR HEN PROBEREN TE BEHOUDEN? OM DEZE VRAAG TE KUNNEN BEANTWOORDEN GAAT MEN THANS TE RADE BIJ DE 'EILAND-THEORIE'. WAT IS DE KERN VAN DEZE THEORIE EN LEERT ZIJ ONS IETS OVER HET BEHEER VAN DE LEVENDE HAVE OP ONZE PLANEET? VIA EEN SIMULATIEMODEL WORDT AANGETOOND, DAT DE KERN VAN DE EILAND-THEORIE BERUST OP DE VERSCHILLEN IN VERBREIDINGSVERMOGEN DIE TUSSEN SOORTEN BESTAAN. DEZE VERSCHILLEN BEPALEN NAMELIJK NIET ALLEEN DE VESTIGINGSKANSEN MAAR OOK DE UITSTERFKANS VAN POPULATIES EN DAARMEDE HET AANTAL SOORTEN, DAT MEN IN AFHANKELIJKHEID VAN OPPERVLAK EN MATE VAN ISOLATIE OP EEN EILAND - IN RUIME ZIN - MAG VERWACHTEN.

#### INLEIDING

De laatste tijd maken niet alleen natuur- en beschermers zich ongerust over het hoge tempo waarin soorten op onze planeet uitsterven als gevolg van habitatvernietiging, lucht-, water- en bodemvergiftiging, grondwaterstandsverlaging, overexploitatie enzovoort. Men begint zich meer algemeen te realiseren, dat het behoud van een grote diversiteit aan soorten geen luxe is, maar van belang voor onze eigen overleving als soort. Zie hiervoor verder het nieuwe boek van Paul & Anne Ehrlich (1982). Deze bewustwording brengt echter een ander probleem sterk naar de voorgrond: kunnen de nog niet verdwenen soorten wel overleven in de resten van het natuurlijk milieu, die we met vereende krachten voor hen proberen te behouden of zelfs te 'restaureren', ook als we deze vooral op de lange duur 'geschikt' weten te houden (bijvoorbeeld geen grondwaterstandsverlaging en/of bodemvergiftiging)? Hoe groot moeten dergelijke resten natuurlijk of half-natuurlijk milieu zijn en hoe moeten we ze situeren in ons cultuurlandschap?

Om op deze en dergelijke vragen een eerste antwoord te kunnen formuleren, gaat men de laatste tijd te rade bij de zogenaamde 'eiland-theorie' van MacArthur & Wilson (1967): eilanden zijn per definitie geïsoleerde gebieden en bevatten habitats die van nature klein van oppervlak zijn, zodat de analogie met de zogenaamde 'habitateilanden' in ons cultuurlandschap zich sterk aan ons opdringt. Deze theorie zegt, dat het aantal soorten op een eiland rondom een bepaalde waarde zou schommelen, doordat enerzijds de immigratiemogelijkheden beperkt zijn en er anderzijds regelmatig soorten op zo'n eiland uitsterven. Immigratie en daarmede vestiging wordt moeilijker naarmate het eiland verder van de 'bron' ligt. De uitsterfkans van een populatie wordt groter naarmate deze minder individuen bevat en dit zal in vele gevallen betekenen: naarmate die populatie op een kleiner oppervlak leeft. Tezamen zouden deze

processen leiden tot een kleiner aantal soorten na afloop van de kolonisatiefase (bij 'evenwicht') naarmate het eiland kleiner is en/of verder van de bron is gelegen.

In deze zeer globale vorm lijkt de eilandtheorie op het eerste gezicht een nogal triviale waarheid, die zowel zal gelden voor echte eilanden als voor habitateilanden in ons cultuurlandschap. Toch was deze theorie aanleiding tot een nog nauwelijks afnemende stroom van publicaties, waarin naast bevestiging en adhesie ook veel kritiek is te vinden. Deze kritiek heeft ten dele betrekking op de mathematische vorm waarin verschillende auteurs de eilandtheorie tot uitdrukking probeerden te brengen. Vooral analytische modellen kunnen namelijk niet buiten een aantal weinig realistische vooronderstellingen. Zelfs het meer stochastische model waarmee MacArthur & Wilson (1967) zelf proberen het bestaan van een 'evenwichts'-waarde aan te tonen, berust op het a priori aannemen van specifieke variantiewaarden en op de vooronderstelling dat bij evenwicht het eiland 'verzadigd' zou zijn met soorten (waarmee dit 'evenwicht' helaas een dubbele bodem krijgt). Die verzadiging (saturation) zou - zoals verderop in hun boek blijkt - weer het gevolg zijn van interspecifieke concurrentie en verdringing. Ook Diamond (1975) legt sterk de nadruk op de betekenis van interspecifieke concurrentie. Lack (1976) vooronderstelt weer dat een groter eiland meer biotopen zou bevatten en dat elk biotoop via interspecifieke verdringing een 'verzadigings'-aantal soorten zou bereiken. Diamond en Lack zijn echter geen pure theoretici; zij verzamelden ook grote hoeveelheden relevante gegevens. Nu is dit type - vooral faunistische - veldgegevens echter zelden voor slechts één uitleg vatbaar, in dit geval mede omdat eilanden grote (geologische, bodemkundige, structurele, klimatologische, historische enzovoort) onderlinge verschillen kunnen vertonen (zie bijvoorbeeld Carlquist, 1974). Dus ook de feiten geven ruimschoots aanleiding tot interpretatieverschillen en kritiek. Op de keper beschouwd geven alleen de geslaagde experimenten van Simberloff & Wilson (1970) en Simberloff (1976) directe steun aan de kern van de eilandtheorie zoals die hiervoor werd geschetst (zie verder Den Boer (1981a) en het artikel van Van Selm in dit nummer van WLO-Mededelingen).

Deze onoverzichtelijke stroom van sterk verschillende en tegenstrijdige publicaties dreigt de kerngedachte van MacArthur & Wilson (1963, 1967) geheel onder te sneeuwen. Vooral Gilbert (1980) heeft de neiging om de eilandtheorie af te wijzen, met name waar het de toepassing op habitateilanden betreft. Zijn - overigens meestal juiste - kritiek heeft echter nauwelijks betrekking op de hiervoor genoemde kern van de eilandtheorie: het

---

P.J. den Boer is als populatie-ecoloog werkzaam aan het Biologisch Station te Wijster, dat verbonden is aan de Landbouwhogeschool te Wageningen, afdeling Natuurbeheer.

Dit artikel is tevens verschenen als Mededeling No. 252 van het Biologisch Station te Wijster.

(vrijwel noodzakelijke) bestaan van een relatie tussen vestigen en uitsterven, nu even afgezien van de vraag of die relatie al of niet als een 'evenwicht' kan worden beschouwd. Dit is te meer jammer, daar Connor & MacCoy (1979) al hadden laten zien, dat het oppervlakte-effect (meer soorten op een groter eiland) als een praktische vuistregel kan worden beschouwd: onder 100 veldstudies uit de literatuur - waaronder een flink aantal aan habitateilanden - vonden zij slechts 3 niet-positieve oppervlakte-effecten (zie ook het artikel van Opdam). Wel bleek de kwantitatieve waarde van dit effect (de helling van de regressielijn) in de diverse studies sterk te verschillen, hetgeen als een waarschuwing tegen té specifieke vooronderstellingen in eilandmodellen kan worden beschouwd.

De in het voorgaande geschetste situatie, die in meer takken van de oecologie voorkomt, roept als het ware om het toetsen van de bestpassende nul-hypothese (Strong, 1980): wat blijft er van de eiland-theorie over als we alle specifieke vooronderstellingen (zoals regulatie van aantallen, concurrentie en andere interrelaties tussen soorten, verzadiging van biotopen, aantal biotopen per oppervlak, enzovoort) weglaten? We zouden ons dus slechts een 'bron' met soorten en een groep eilanden moeten voorstellen, en daar soorten bij definitie verschillen, zullen ze ook moeten verschillen in dynamische eigenschappen. Maar we mogen dat niet specificeren, dat wil zeggen we moeten die verschillen aan het toeval overlaten. Ik was met name geïnteresseerd in de betekenis van de grote verschillen in verspreidingsmogelijkheden, die er tussen soorten blijken te bestaan, en ik had reeds lang het vermoeden, dat deze verschillen de essentie van de eiland-theorie bepalen.

#### EEN NUL-MODEL VOOR DE EILAND-THEORIE

Om de juistheid van dit denkbeeld te kunnen toetsen ontwierp ik een computermodel, waarin ik mij een continent voorstelde met 100 soorten en een aantal oceanische eilanden van verschillend oppervlak en op verschillende afstanden van dat continent. Elke soort kreeg geheel willekeurig een startdichtheid, een fluctuatiepatroon van aantallen en een verspreidingsvermogen (= fractie van de individuen, die jaarlijks de populaties verlaten). Deze parameters verschilden sterk per soort, waren onafhankelijk van elkaar en varieerden bovendien per jaar rondom een verwachtingswaarde. Van de emigranten van elke soort verdwijnt een (willekeurig) deel elders op het continent en is de rest 'beschikbaar' voor 'dispersie over zee'. Het aantal individuen dat een bepaald eiland kan bereiken is omgekeerd evenredig met het kwadraat van de afstand tot het continent (DIST), recht evenredig met de straal van het eiland (RAD), en afhankelijk van het (willekeurig gekozen) gunstig respectievelijk ongunstig zijn van dat jaar voor dispersie over zee. De individuen die het eiland bereiken, voegen zich bij een reeds gevestigde populatie van die soort - indien aanwezig - of ze vestigen een kleine populatie van een nieuwe soort als een aan-

tal immigranten groot genoeg is (een jaarlijks willekeurig wisselend criterium). De soorten op het eiland behouden in principe hetzelfde fluctuatiepatroon van aantallen en hetzelfde verspreidingsvermogen als op het continent (dit zijn eigenschappen van de soort), maar de (stochastische) realisatie van deze parameters is onafhankelijk van die op het continent. Zowel op het continent als op de eilanden fluctueren de populaties van alle soorten geheel onafhankelijk van elkaar en zonder regulerende of andere mechanismen: er is ook géén 'carrying capacity', verzadiging, habitat selectie, 'niche separation', of wat dan ook van de vele mogelijke ecologische principes. Evenals op het continent bestaat de dispersie op het eiland deels uit individuen die - onafhankelijk van de grootte van het eiland - rechtstreeks verdwijnen (ze worden bijvoorbeeld door thermiek van het eiland weggevoerd), en deels uit dieren die zich over het eiland verspreiden en waarvan weer een deel, dat omgekeerd evenredig is met RAD, verloren gaat. Van deze laatste groep blijven dus meer individuen behouden naarmate het eiland groter is. Als er slechts 2 of minder individuen van een soort op het eiland zijn overgebleven, wordt de soort aldaar als uitgestorven beschouwd. Om elke afhankelijkheid in het model te vermijden, werd voor elke 'run' - dat wil zeggen voor de kolonisatie gedurende 100 jaren van elk eiland afzonderlijk - opnieuw en onafhankelijk een bron van 100 soorten op het continent gedefinieerd. Elk eiland trekt dus als het ware een onafhankelijk monster uit een onafhankelijke bron van 100 soorten.

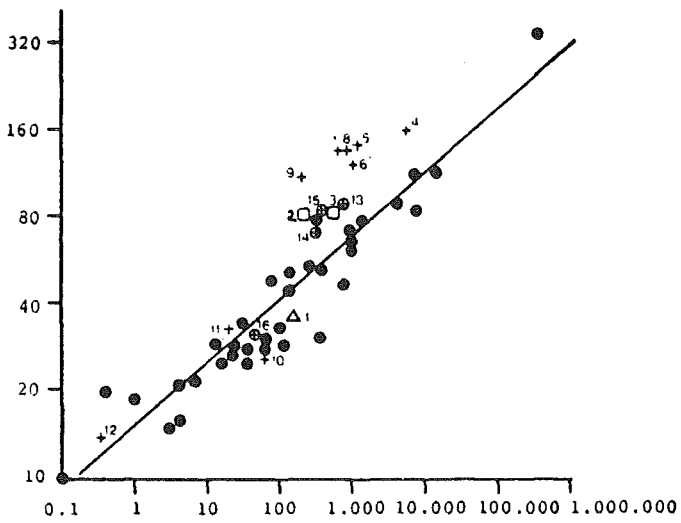
Met dit model kon ik alle in de literatuur genoemde effecten, die op goede veldgegevens berusten, simuleren.

1. Het oppervlakte-effect, zoals bijvoorbeeld Diamond (1972) dit vond voor land- en zoetwatervogels op oceanische eilanden (ge vulde stippen) rondom Nieuw-Guinea: figuur 1, figuur 2.
2. Het afstandseffect, zoals bijvoorbeeld Diamond (1972) dit definieerde en vond voor land- en zoetwatervogels op eilanden rond Nieuw-Guinea: figuur 3, figuur 4.
3. Percentage turnover (1) tussen 2 tellingen in afhankelijkheid van het evenwichtsaantal soorten, zoals Diamond (1969) dit vond voor vogels op de Californische Channel Islands: figuur 5, figuur 6.
4. Het verloop van de kolonisatie van eilanden, zoals Simberloff & Wilson (1970) dit vonden voor arthropoden op gedefauneerde mangrove-eilandjes in de Florida Keys in afhankelijkheid van de afstand tot de bron: figuur 7, figuur 8.

Op dezelfde wijze vinden we: een sterker oppervlakte-effect voor ver weg gelegen eilanden (isolatie-effect), evenals bijvoorbeeld MacArthur & Wilson (1963) voor vogels in verschillende archipels; een grotere gevoeligheid van kleine eilanden voor de afstand tot de

(1) turnover is hier: vervanging van soorten door andere via de processen uitsterven en vestigen.

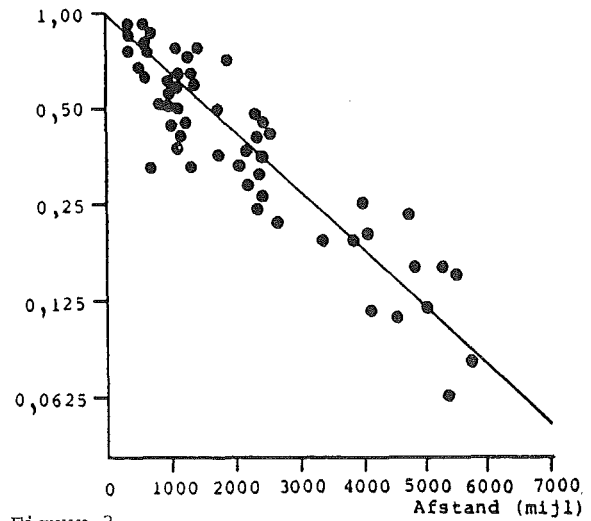
Aantal soorten



Figuur 1  
Het oppervlakte-effect voor land- en zoetwatervogels op eilanden rond Nieuw-Guinea (log-log-schaal). De plusjes hebben betrekking op continentale eilanden (ten dele nog niet 'in evenwicht'). Naar Diamond (1972).

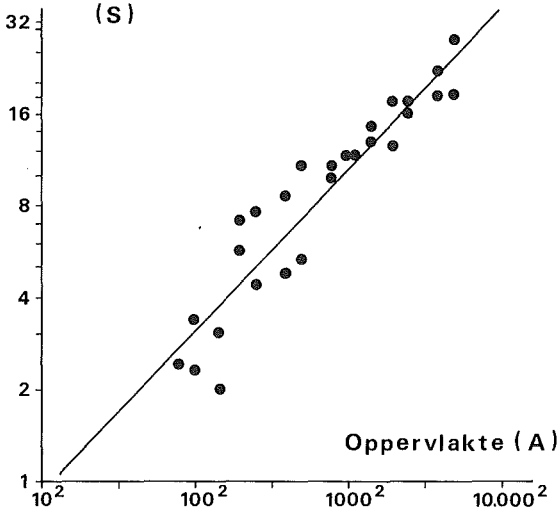
Werkelijk aantal  
soorten

Aantal soorten  
op dichtbij eiland



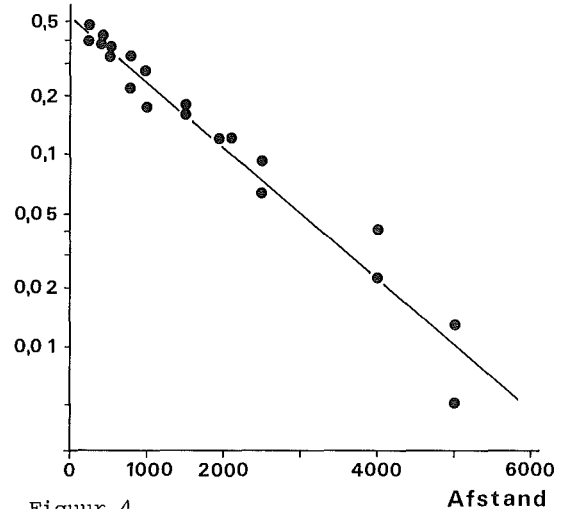
Figuur 3  
Het afstandseffect voor land- en zoetwatervogels op eilanden rond Nieuw-Guinea. Uitgezet is het aantal soorten op eilanden op meer dan 300 mijl afstand van Nieuw-Guinea betrokken op het aantal soorten op eilanden op minder dan 300 mijl, gecorrigeerd voor oppervlakteverschillen (op log-schaal). Naar Diamond (1972).

Aantal soorten  
(S)



Figuur 2  
Simulatie van de eiland-theorie: Het oppervlakte-effect (log-log-schaal): afstand = 4000.  
 $\log S = \log 0,28495 + 0,2593 \log A$   
( $r = 0,9183$ ).

Aantal spp. op verderweg eilanden  
Aantal spp. op dichtbij eilanden

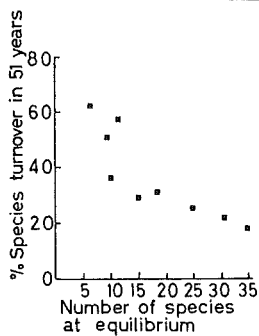


Figuur 4  
Simulatie van de eiland-theorie: Het afstandseffect. Ratio als in figuur 3 (op log-schaal): de grens tussen dichtbij en verder weg ligt bij 200. Oppervlakte van alle eilanden is 10.000 ( $r = -0,9776$ ).

bron, evenals bijvoorbeeld Diamond et al. (1976) voor vogels op de Solomon-eilanden; een 'rescue-effect' (lagere turnover voor dichtbij de bron gelegen eilanden), evenals Brown & Kodric-Brown (1977) voor arthropoden op geïsoleerde plantengroepen, enzovoort.

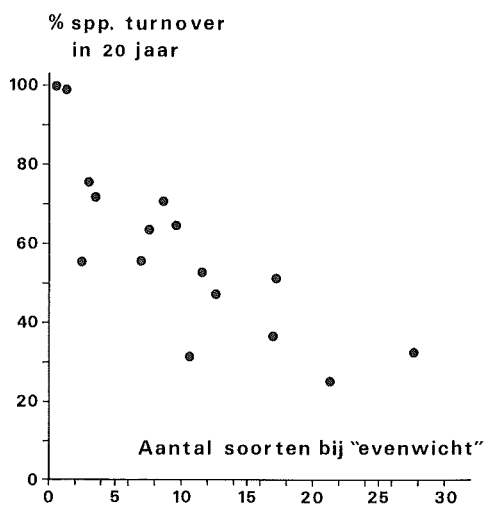
Kortom, dit model laat inderdaad zien, dat verschillen in verspreidingsvermogen tussen soorten niet alleen een logisch uitgangspunt vormen voor het bestuderen van verschillende eiland-effecten - ook die van habitat-eilanden

(zie de bijdrage van Opdam) - maar dat het tevens een voldoende voorwaarde is voor het verklaren van deze effecten. Dit betekent natuurlijk niet dat andere verschijnselen die we in het voorgaande noemden geen rol zouden kunnen spelen. Het betekent alleen dat zulke andere effecten - hoezeer die ons begrip van de werkelijke situatie in het veld ook mogen vergroten (zie hiervoor vooral de bijdrage van Opdam) - niet noodzakelijk zijn om het bestaan van verschillende aantallen soorten op ver-



Figuur 5

Turnover van soorten op de Californische Channel Islands: percentage soorten dat na een periode van 51 jaar door andere soorten bleek te zijn vervangen. Het aantal soorten bij 'evenwicht' kan als een maat voor het oppervlak worden beschouwd (vergelijk figuur 1). Naar Diamond (1969).

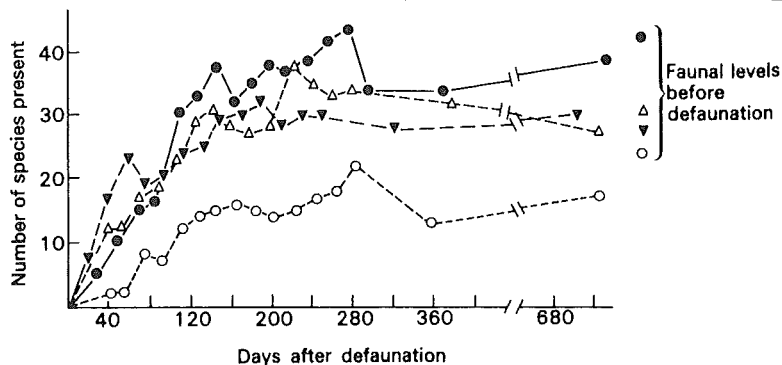


Figuur 6

Simulatie van de eiland-theorie: Turnover van soorten na 20 jaar = het aantal soorten verdwenen + aantal soorten nieuw gevestigd na 20 jaar betrokken op het totaal aantal soorten in eerste jaar + totaal aantal soorten na 20 jaar. Het aantal soorten bij 'evenwicht' = gemiddeld aantal soorten per jaar over de periode 'jaar 45 t/m 100' ( $r = -0,8218$ ).

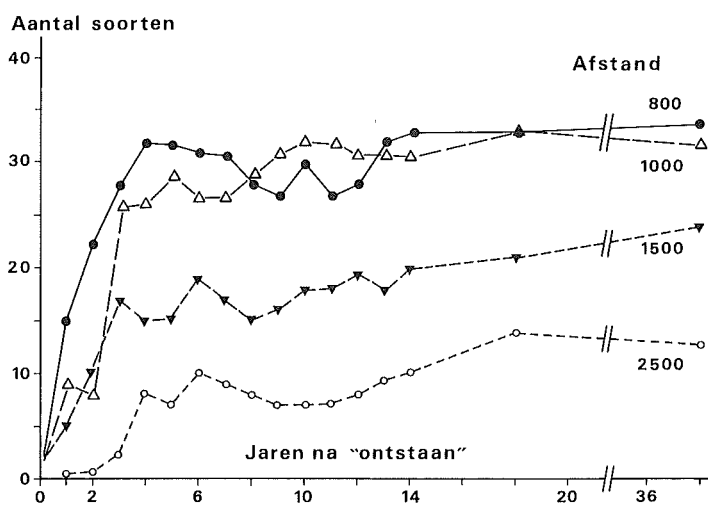
schillende eilanden te kunnen begrijpen. Een deel van die andere verschijnselen zal echter zeker bijdragen tot de interpretatie-moeilijkheden die we in de literatuur ontmoeten, daar ze verantwoordelijk kunnen zijn voor tijdelijke of blijvende, grotere of kleinere afwijkingen van de verwachtingswaarde op basis van de eilandtheorie.

Ik heb bij dit model bewust gebruik gemaakt van het zogenaamde eenvoudige beginsel (Occam's razor): hoe kan ik een bepaald verschijnsel zo eenvoudig mogelijk, dat wil zeggen met een minimum aantal vooronderstellingen, verklaren? Ik moet er wel op wijzen, dat dit voor ecologische en biogeografische problemen alleen goed werkt als we in feite met een (bijna) tautologie te doen hebben, maar zo heb ik de relatie tussen verspreidingsvermogen en de schoongemaakte kern van de eiland-theorie ook altijd gezien.



Figuur 7

Kolonisatie-krommen voor arthropoden van 4 kleine mangrove-eilandjes in de Florida Keys na vernietiging van de fauna. De onderste kromme heeft betrekking op een eilandje dat verder van de kust is gelegen dan de overige 3. Naar Simberloff & Wilson (1970).



Figuur 8

Simulatie van de eiland-theorie: Kolonisatie-krommen voor 4 eilandjes, die op verschillende afstanden van de kust zijn gelegen.

#### UITSTERF- EN VESTIGINGSKANS

Men zou tegen mijn eilandmodel kunnen inbrengen dat het, ondanks dat erg veel aan het toeval wordt overgelaten, tóch ook een duidelijke structuur heeft. Dat is natuurlijk juist, daar er anders geen programma geschreven had kunnen worden. Maar die onvermijdelijke structuur had ook een nauwelijks verwacht effect: soorten met een sterk verspreidingsvermogen zullen zich niet alleen gemakkelijk op een eiland vestigen, maar zullen er ook weer snel uitsterven doordat veel individuen weer wegvliegen; die soorten hebben dus een hoge turnover van populaties. Toch kan er moeilijk iets anders worden verondersteld - zeker voor de kolonisatiefase van een eiland - dan dat het verspreidingsvermogen van een soort, die een populatie op een eiland vestigt, aldaar minstens zo groot is als op

het continent, en dit leidt automatisch tot een relatie met de uitsterfkans van dergelijke eiland-populaties. Het ligt ook erg voor de hand, dat een soort waarvan lokale populaties zich slechts kort kunnen handhaven (om welke redenen dan ook) over een sterk verbreidingsvermogen moet beschikken om als soort te kunnen blijven voortbestaan. Dit werd al door Southwood (1962) verondersteld en met een grote hoeveelheid literatuurgegevens onderbouwd. Ik heb ook dit nog eens met een simulatiemodel getoetst voor een soort die in principe 500 plaatsen voor populatievestigingen beschikbaar heeft en waarvan er bij de start van de simulatie 250 zijn bezet. Met dit model kan ik het effect van verschillende combinaties van uitsterf- en vestigingskansen op de totale levensduur van die soort bepalen. Hoewel ik het programma vanwege de computerkosten niet langer dan 5000 perioden (= jaren) kon laten draaien,

bleek heel duidelijk dat zelfs in een sterk stochastische wereld uitsterf- en vestigingskansen van lokale populaties ongeveer dezelfde verwachtingswaarde moeten hebben om een soort minstens 5000 jaar te laten voortbestaan (zie verder: Den Boer, 1981).

Deze hechte band tussen verbreidingsvermogen en de gemiddelde uitsterfkans van populaties werpt een scherp licht op het verschijnsel 'dispersie' (= verplaatsing buiten het habitat van oorsprong) (2). Dispersie vormt dan ook de kern van de 'vestigings-hypothese', die ik onafhankelijk van de eiland-theorie opstelde, maar die in staat bleek - zoals voorgaand eilandmodel illustreert - om dezelfde feiten als de eiland-theorie te verklaren. Alleen zonder 'evenwicht' (in de zin van verzadiging) en zonder interspecifieke concurrentie of een andere vorm van interferentie. Over deze vestigingshypothese meer in het volgende artikel.

(2) Over het verschijnsel 'dispersie' zijn drie artikelen in het Vakblad voor Biologen verschenen.

#### LITERATUUR

- Brown, J.H. & A. Kodric-Brown (1977):  
Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Carlquist, S. (1974):  
*Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- Connor, E.F. & E.D. McCoy (1979):  
The statistics and biology of the species-area relationship. *Amer. Naturalist* 113: 791-833.
- Den Boer, P.J. (1981):  
*Oecologische Diergeografie: Eiland theorie*. Syllabus 0603050, Centraal Magazijn, Wageningen.
- Diamond, J.M. (1969):  
Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Island of California. *Proc. Nat. Acad. Science* 64: 57-63.
- Diamond, J.M. (1972):  
Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of Southwest Pacific Islands. *Proc. Nat. Acad. Science* 69: 319-320.
- Diamond, J.M. (1975):  
Assembly of species communities. In Cody & Diamond (ed.): *Ecology and evolution of communities*: 342-444. Harvard University Press.
- Diamond, J.M., M.W. Gilpin & E. Mayr (1976):  
Species-distance relation for birds of the Solomon Archipelago, and the paradox of the great speciators. *Proc. Nat. Acad. Science* 73: 262-266.
- Ehrlich, Paul & Anne (1982):  
*Extinction, Causes and consequences of the disappearance of species*. Victor Gollancz, London.
- Gilbert, F.S. (1980):  
The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J. Biogeography* 7: 209-235.
- Lack, D. (1976):  
*Island biology*. Blackwell Scient-Publ., Oxford.
- MacArthur, R.H. & E.D. Wilson (1963):  
An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- MacArthur, R.H. & E.D. Wilson (1967):  
*The theory of island biogeography*. Monogr. Pop. biol. Princeton, New York.
- Simberloff, D.W. (1976):  
Experimental zoogeography of islands: effect of island size. *Ecology* 57: 629-641.
- Simberloff, D.W. & E.D. Wilson (1970):  
Experimental zoogeography of islands: a two-year record of colonization. *Ecology* 51: 934-937.
- Southwood, T.R.E. (1962):  
Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. reviews* 37: 171-214.
- Strong, D.R. (1980):  
Null hypotheses in ecology. *Synthese* 43(2). II: 271-285.