

Het overleven van soorten.

Een probleem uit de populatie-dynamica van insecten.

P.J. den Boer.

(Mededeling van het Biologisch Station, Wijster, no. 213).

Inleiding. Al weer meer dan een halve eeuw geleden (ca. 1925, 1926) probeerden LOTKA en VOLTERRA (zie bijv. D'ANCONA, 1954 en SCUDO & ZIEGLER, 1978) de fluctuaties in aantallen van natuurlijke populaties te beschrijven met differentiaal-vergelijkingen. Hoewel dit de populatie-dynamica in één klap een theoretische basis gaf, gingen deze modellen uit van een aantal -biologisch gezien- moeilijk te accepteren vooronderstellingen, zoals: een populatie is een gesloten "entiteit" (een soort "ding" of "organisme" dus: holisme), die is opgebouwd uit onderling gelijke elementen (of uit elementen die een stabiele frequentie-verdeling vertonen), die elkander allen (of groepsgewijs) op elk ogenblik op dezelfde wijze beïnvloeden; het milieu van deze "populatie", voor zover dit niet wordt gevormd door andere gelijksoortige "populaties" (predatoren, parasieten, concurrenten) die de eerste deterministisch (= van te voren vastgelegd) beïnvloeden, wordt als constant en homogeen beschouwd. Weliswaar kunnen enkele van deze vooronderstellingen (maar niet alle) wat "realistischer" worden gemaakt, maar zolang men blijft werken met dit soort deterministische modellen blijft men een populatie meestal ook als een entiteit beschouwen waarvoor "evenwichtswaarden" bestaan, waarnaar de dichtheid (gemiddeld aantal individuen per eenheid van oppervlak of volume) via terugkoppelingsprocessen voortdurend onderweg is.

De benadering door LOTKA en VOLTERRA (regulatie van aantallen) werd vooral sterk gepropageerd door NICHOLSON (vanaf 1933) en werd als algemene hypothese door de meeste populatie-oecologen geaccepteerd en/of verder

uitgewerkt. Hierin kwam tot op heden geen fundamentele verandering (zie bijv. WILBERT, 1962, 1971), hoewel op het congres in Oosterbeek, 1970 (DEN BOER & GRADWELL, 1971) de vaart er een beetje uit bleek te zijn. Thans heeft deze richting van denken echter weer een nieuwe stimulans gekregen doordat MAY (1973) de LOTKA-VOLTERRA modellen op ingenieuze wijze uitbreidde tot oecosystemen, om vervolgens te laten zien dat een "oecosysteem" (als model) instabieler zal zijn naarmate het ingewikkelder is opgebouwd (bijv. meer soorten bevat). Dit resultaat staat of valt echter met het al of niet gebruiken van evenwichts-modellen, hetgeen al duidelijk had moeten zijn uit REDDINGIUS & DEN BOER (1970) en uit REDDINGIUS (1971).

Vanaf het begin zijn er echter óók populatie-oecologen geweest die protesteerden tegen deze holistisch-deterministische benadering van "populatie". Aanvankelijk was dit alleen THOMPSON (1929, 1939), die een populatie beschouwde als een verzameling individuen en niet als een "entiteit". Vooral ANDREWARTHA & BIRCH (1954) wisten deze tegenkrachten zó sterk te mobiliseren (en doen dit nog steeds), dat elke populatie-oecoloog ten minste een beetje rekening zal moeten houden met hun inzichten. In diezelfde tijd probeerde DEN BOER een niet-mechanistisch alternatief te vinden voor "regulatie van aantallen", namelijk een alternatief dat niet uitsluitend zou berusten op terugkoppelingsmechanismen en dat tóch een zekere mate van stabiliteit van natuurlijke populaties begrijpelijk zou kunnen maken; liefst zou het ook een ongeveer even grote magische aantrekkingskracht op biologen moeten uitoefenen als "regulatie van aantallen". Hij meent zo'n alternatief te hebben gevonden in de vorm van "risico-spreiding" (DEN BOER, 1968, 1971; REDDINGIUS & DEN BOER, 1970). Vervolgens toonde REDDINGIUS (1971) nog aan, dat de gebruikelijke "regulatie"-vergelijkingen niet alleen biologisch weinig reëel zijn, maar evenmin mathematisch hun beloften (voortbestaan van populaties) waar maken.

Daar mij voor het 51e congres van de Vereniging "Het Nederlands Natuur- en Geneeskundig Congres" gevraagd werd een voordracht te houden over "overleven" vindt u in het volgende in zo eenvoudig mogelijke termen (de tekst van deze voordracht) mijn gezichtspunt uiteengezet.

Evolutie.

Als biologen zich bezinnen op het verschijnsel "leven", dan zijn er een aantal kernvragen waarop een antwoord gezocht moet worden. Ten eerste de vragen: wat is "leven" en hoe is dit uit "niet-leven" ontstaan? Vond deze "biogenese" slechts éénmaal of meerdere malen plaats en kan ze in principe nog steeds plaats vinden? Vervolgens: hoe ontplooidde dit "leven" zich vanuit de oervorm(en) tot de onvoorstelbare vormenrijkdom welke wij thans om ons heen zien (en waarvan wij zelf deel uitmaken)? Vinden de processen die deze "evolutie" ten gevolge hadden nog steeds plaats? En tenslotte: hoe overleven bepaalde organismen lang genoeg om via de kennelijk zeer langzaam verlopende evolutieprocessen het aanzien te kunnen geven aan nieuwe vormen van leven?

De laatste vraag impliceert eigenlijk al dat de vormenrijkdom van het leven op aarde zich, hetzij geheel hetzij grotendeels, via een geleidelijke evolutie zou hebben ontwikkeld, en eigenlijk ook dat deze processen nog steeds plaats zouden vinden. Het ligt voor de hand om als onderzoeker daar inderdaad van uit te gaan, niet zozeer omdat dit reeds onomstotelijk zou zijn bewezen, maar veeleer omdat alleen dit uitgangspunt de mogelijkheid opent om onderzoek naar deze processen te doen op basis van een minimum aan vooronderstellingen. Dit laatste, het "eenvoudigheidsbeginsel" is een noodzakelijke eis voor elk wetenschappelijk onderzoek.

Overlevingsvoorwaarden. Het overleven van bepaalde populaties en soorten voor geruime tijd moet kennelijk worden beschouwd als een noodzakelijke -maar niet voldoende- voorwaarde voor het plaats kunnen vinden van evolutieprocessen. Immers, als selectieprocessen moeten kunnen leiden tot een dusdanige verandering van de genetische samenstelling van een populatie, dat er sprake is van het ontstaan van een nieuwe soort, dan moeten ze gedurende vele generaties in die populatie werkzaam kunnen zijn. Dit verklaart waarom men in de populatie-dynamica -de wetenschap die de oorzaken van veranderingen in populaties bestudeert- reeds vroeg heeft ingezien, dat het voortbestaan van populaties een centraal probleem vormt. Men zou kunnen tegenwerpen: Is dat eigenlijk zo'n groot probleem? Elk organisme is immers "aangepast" aan een bepaald milieu (anders bestond

het niet) en in dat milieu plant het zich zodanig voort, dat individuen die doodgaan voortdurend worden aangevuld door jonge individuen die zich ook weer voortplanten. Met andere woorden, voortplanting is een noodzakelijke voorwaarde voor het overleven van een soort.

Inderdaad, maar hier moet dan wel aan worden toegevoegd: voortplanting is helaas géén voldoende voorwaarde voor het voortbestaan van een soort of populatie. In vrijwel elke populatie zijn reproductie en sterfte namelijk sterk variabele grootheden, vooral doordat dat milieu waaraan die soort zou zijn "aangepast" niet statisch en constant is maar eveneens bestaat uit een aantal variabele grootheden, waarop bovendien verschillende individuen weer verschillend reageren (ware dit niet zo, dan zou er ook géén natuurlijke selectie en dus géén evolutie kunnen zijn). En dit betekent weer dat lang niet ⁱⁿ elke generatie de voortplanting de sterfte compenseert, meestal is óf de één, óf de ander groter; kortom, de aantallen in een populatie blijven niet gelijk maar fluctueren voortdurend van generatie op generatie. Wanneer gedurende een aantal opeenvolgende generaties de sterfte groter is dan de voortplanting zal zo'n populatie gevaar lopen uit te sterven, en als omgekeerd de voortplanting generaties achtereen groter is dan de sterfte kan het habitat (woonplaats van een populatie) overbevolkt raken, hetgeen weer kan leiden tot massale sterfte en daarmee eveneens tot uitsterven.

De kernvraag. Voor het voortbestaan van een populatie is het blijkbaar nodig dat de dichtheid (gemiddeld aantal exemplaren per eenheid van oppervlak of volume) binnen bepaalde grenzen blijft. Hoe gebeurt dat?

Ziedaar de kernvraag van de populatie-dynamica. De meeste onderzoekers nemen aan dat in elke populatie bepaalde processen zouden verlopen, die de dichtheid als het ware "reguleren" rondom een evenwichtswaarde (dat aantal exemplaren dat het habitat nog veilig kan "verdragen", de "carrying capacity"). Deze hypothese impliceert dat de individuen kwantitatief zouden reageren op veranderingen in dichtheid; anders gezegd, regulatie van aantallen vooronderstelt dichtheidsafhankelijke reacties als noodzakelijke voorwaarde. Voorbeelden van dergelijke reacties zijn: territoriumgedrag van vogels; kaalvraat en daardoor massale sterfte van rupsen bij zeer hoge dichtheden; planten die elkaar beschaduwen en zo in hun groei remmen doordat ze zeer dicht bijeengroeien, enz. Deze voorbeelden (en ook andere die we zouden kunnen bedenken) betreffen echter steeds reacties op hoge -meestal té hoge- dichtheden:

Beperking van de dichtheid. Voor een regulatie zijn echter óók reacties op een zeer lage dichtheid nodig, en wel zódanig dat deze weer toeneemt. Dit is een zéér zwak punt in deze denkbeelden (zie ook: MILNE, 1957, 1962), daar men uit het veld eigenlijk maar één min of meer algemene reactie op zeer lage dichtheden kent, namelijk een afname van de bevruchtungskans en daarmee een grote kans op een verdere daling van de dichtheid (KLUMP et al. 1964). Daarnaast heeft vooral theoretisch onderzoek met mathematische modellen aangetoond, dat dichtheidsafhankelijkheid (reacties op zeer lage dichtheden inbegrepen; zie boven) géén voldoende voorwaarde voor regulatie van aantallen is (REDDINGIUS, 1971), vooral niet wanneer we onze modellen wat realistischer gaan maken door variatie tussen individuen (eveneens noodzakelijk voor het bestaan van natuurlijke selectie) en variatie en heterogeniteit in het milieu toe te staan. Ook het werken met evenwichtsdichtheden vooronderstelt een aantal voorwaarden (zoals een constant en homogeen milieu, gesloten populatie, een stabiele leeftijdsopbouw) waaraan eigenlijk alleen onder zéér stringente laboratoriumomstandigheden kan worden voldaan.

Kortom, zonder nu de mogelijkheid te willen uitsluiten dat bepaalde dichtheidsbeperkende processen onder bepaalde omstandigheden een gunstige invloed zouden kunnen hebben op de levensduur van populaties, zijn er voorlopig geen objectieve redenen om te veronderstellen dat regulatie van aantallen een universele en doorslaggevende rol zou spelen voor het voortbestaan van populaties en soorten. Dit wordt vooral duidelijk als men natuurlijke populaties van insecten bestudeert.

Insectenpopulaties. Allereerst kan worden vastgesteld, dat de processen die leiden tot het ontstaan van insectensoorten kennelijk niet ernstig worden bemoeilijkt (bijv. door een te korte levensduur van populaties). Het aantal thans bestaande insectensoorten wordt op enkele millioenen geschat, en dat is meer dan van alle andere soorten organismen tesamen. Insecten zijn koudbloedige dieren, hetgeen betekent dat al hun activiteiten en fysiologische processen, waaronder reproductie en sterfte, in hoge mate worden beïnvloed door het fysische milieu, vooral door de temperatuur. Een strenge resp. zachte winter, een vroeg resp. laat voorjaar, een droge resp. natte zomer e.d. kan daardoor in vele insectenpopulaties grote veranderingen in aantallen tengevolge hebben. Zelfs een kortstondige, plotselinge optredende, hoge temperatuur, of een fikse kletterbui, op een ongelukkig moment in de levenscyclus kan reeds een dramatische sterfte van meer dan 90 % van bijv. jonge rupsjes veroorzaken. Vooral in ons grillige klimaat zijn we dan ook ver verwijderd van de voorwaarden die een regulatie van aantallen mogelijk zouden moeten maken. Het lijkt daarom logischer om te veronderstellen dat in de

gematigde streken, waar insektenpopulaties herhaaldelijk onderworpen zijn aan onvoorspelbare meteorologische catastrofes, de aantallen slechts bij uitzondering de "carrying capacity" van de habitat zullen bereiken (althans onder natuurlijke omstandigheden) en derhalve dus niet of nauwelijks "gereguleerd" zullen kunnen worden (de "carrying capacity" was immers de "evenwichtswaarde" waar naartoe de dichtheid "gereguleerd" zou worden). Deze gedachtengang, die vooral door ANDREWARTHA & BIRCH (1954) wordt verdedigd, berust erop dat er slechts een kleine kans is dat de omstandigheden voor een bepaalde soort gedurende vele generaties achtereen "gunstig" (resp. "ongunstig") blijven, zolang althans het milieu (bijv. het klimaat) niet definitief in een bepaalde richting aan het veranderen is (bijv. naar een ijstijd). Het normale beeld is, dat er na bijv. één of enkele natte zomers wel weer eens een drogere komt. In tegenstelling tot regulatie van aantallen legt deze visie dus sterk de nadruk op de onvoorspelbaarheid van vele milieuumstandigheden, vooral weersinvloeden. Dit zou stilzwijgend inhouden dat in de tropen, en vooral in tropische bossen, insektenpopulaties wél regelmatig de "carrying capacity" van de habitat zouden bereiken en mogelijk zelfs rondom dat niveau zouden kunnen worden "gereguleerd" (DOBZHANSKY, 1950). Dit laatste zou dan echter moeten blijken uit kleinere fluktuaties in aantallen in insektenpopulaties in de tropen dan in gematigde streken. WOLDA (1978) toonde aan dat dit niet het geval is, maar ^{wees!} er tevens op dat alle desbetreffende onderzoeken werden uitgevoerd in tropische gebieden waar min of meer sprake is van droge en natte moessons met over de jaren onvoorspelbare hoeveelheden neerslag en ook dit blijkt grote invloed te hebben op de aantalsfluktuaties. Wolda zet zijn onderzoek nu voort in één van de zeer weinige gebieden in de tropen (Bocas del Toro, Panama) waar niet alleen de temperatuur maar ook de hoeveelheid neerslag in de loop van het jaar vrijwel niet verandert. Intussen wijst hij erop, dat er óók in minder constante gebieden in de tropen insekten zijn, die zich in alle tijden van het jaar kunnen ontwikkelen en dat zulke soorten kleinere fluktuaties in aantallen vertonen dan andere. Het valt echter nog te bezien of dit ^{het} gevolg is van "regulatie" van aantallen " of van "risicospreiding" (DEN BOER, 1968), een verschijnsel dat hierna wordt besproken.

Risicospreiding. We moeten ons nu namelijk afvragen of de voorgaande kritische beschouwingen impliceren dat populaties van insekten over het algemeen slechts kort overleven; of is er misschien nog een alternatief

voor "regulatie van aantallen"? Schrijver dezer meent inderdaad dat er zo'n alternatief is, en wel in de vorm van "risicospreiding". Insektenpopulaties bevatten een veelheid aan genotypen (geen twee individuen in een bisexual populatie zijn genetisch gelijk, tenzij ééneig) en deze genotypen leveren weer een aantal verschillende fenotypen op met verschillende gevoeligheden voor de belangrijkste variabele milieufactoren. Dit betekent weer dat het risico van een totale ineenstorting van de populatie onder invloed van de onvoorspelbare veranderingen in bijv. het weer zal zijn gespreid over een aantal fenotypen met verschillende gevoeligheden voor enkele van deze variabelen. Anders gezegd: in elk reproductieseizoen, hoe afwijkend het weer ook was, zullen er nog wel enkele fenotypen zijn geweest die zich redelijk hebben kunnen ontwikkelen en voortplanten; maar het betekent natuurlijk ook, dat er vrijwel zeker fenotypen waren die het maar slecht hebben gedaan. Uit een gezichtspunt van produktie is dit dus een weinig efficiënte situatie, maar als "overlevingsstrategie" voor de populatie zou ze alleen te verbeteren zijn door zich zo goed mogelijk aan onvoorspelbare variabelen te onttrekken (wat de variabele "temperatuur" betreft, hebben vogels en zoogdieren het hierin een eind gebracht door het ontwikkelen van warmbloedigheid).

Risicospreiding (DEN BOER, 1968, 1971) zou er dus toe moeten leiden, dat onder elk set van waarden voor de belangrijkste variabelen in het milieu er een goede kans is dat de "verliezen" van de ene groep van fenotypen ten dele of geheel worden gecompenseerd door de "winsten" van andere. Hierdoor zullen de fluktuaties in aantallen van generatie op generatie relatief worden gestabiliseerd: de aantallen zullen minder sterk fluktuëren dan in het vergelijkbare geval waarin slechts één fenotype alle positieve en negatieve invloeden zou moeten ondergaan. Dit principe lijkt hiermede niet alleen een redelijk alternatief voor "regulatie van aantallen" te bieden, maar het geeft bovendien een mogelijke verklaring voor de verbazingwekkende genetische heterogeniteit van natuurlijke populaties, waarvan men vooral de laatste tijd sterk doordrongen raakt door onderzoek aan enzym polymorfie. Deze genetische heterogeniteit, die mede door risicospreiding in stand zal worden gehouden en misschien zelfs wordt vergroot, biedt weer de noodzakelijke brede basis voor natuurlijke selectie. Men zou zelfs kunnen zeggen, dat wanneer men géén goede hypothese heeft waarmede de vrijwel voortdurende aanwezigheid van een zeer brede selectiebasis kan worden verklaard, het denkbeeld van "evolutie door natuurlijke selectie" theoretisch als een hersenschim zou moeten worden beschouwd. Hierbij dient men wel te bedenken,

dat de mogelijkheden van risicospreiding waar we het hier over hebben, beperkt blijven tot reacties op die variabelen, die over het algemeen veranderingen in de grootte van sterfte en reproductie bepalen, en die mogelijkheden hangen meer in hoge mate af van de levenswijze van de betreffende soort. Het is dus te verwachten dat deze vorm van risicospreiding bij de ene soort effectiever zal zijn dan bij de andere (maar nergens geheel zal ontbreken). Daar staat echter weer tegenover dat het uitsterfrisico van de populatie niet alleen gespreid zal zijn over een aantal verschillende fenotypen, maar al gauw ook gespreid is over een aantal leeftijdsklassen en daarmee gespreid in de tijd.

Loopkevers. Mooie voorbeelden hiervan vormen de loopkeversoorten die aan het Biologisch Station in Wijster worden bestudeerd. Deze kevers planten zich één maal per jaar voort, maar een flink deel van de individuen (soms zelfs meer dan 50%) overleeft tot aan het volgende reproductieseizoen en neemt dan opnieuw aan de voortplanting deel, en een deel hiervan reproduceert zich zelfs nogmaals in een derde jaar. Nu komt het wel eens voor (zulks is in de loop van 20 jaar 2 - 3 maal waargenomen), dat door een sterk ongunstige combinatie van omstandigheden het resultaat van de voortplanting zó slecht is, dat er maar héél weinig jonge kevers worden geboren. Wanneer er in zo'n geval geen oude kevers meer zouden zijn geweest, zou het voortbestaan van de populatie ernstig in gevaar zijn gebracht. Nu echter "slepen" de oude kevers (die zich dikwijls nog beter reproduceren dan de jonge) de populatie bij wijze van spreken door zo'n dieptepunt heen: ze hebben het risico van een slechte voortplanting gespreid over een aantal jaren en dit draagt sterk bij tot de stabilisatie van aantallen in die populaties. De kleinere fluctuaties in aantallen die WOLDA (1978) vaststelde bij tropische insecten, die zich het gehele jaar door kunnen ontwikkelen, zou op een vergelijkbare vorm van risicospreiding in de tijd kunnen berusten.

We gaan nog een stapje verder: niet alleen de populatie zelf is heterogeen opgebouwd uit verschillende fenotypen en leeftijdsklassen, maar ook het habitat waarin die populatie leeft is heterogeen: op de ene plaats in bijv. een heideveld zullen de milieu omstandigheden (via grondwaterstand, dichtheid en hoogte van de vegetatie, hoeveelheid bereikbaar voedsel, aanwezigheid van vijanden, enz.) al gauw verschillen van die op een andere plaats. En dit zou weer als

resultaat kunnen hebben, dat op verschillende plaatsen in het habitat van dezelfde populatie de fluktuaties in aantallen niet geheel gelijk verlopen, hetgeen bij voldoende uitwisseling van individuen tussen deze subpopulaties tot een aanzienlijke nivellering van aantalsfluktuaties in de populatie als geheel kan leiden. Dit kan zowel worden geïllustreerd aan de hand van computersimulaties (REDDINGIUS & DEN BOER, 1970), waaruit trouwens óók een gunstige invloed van een heterogene leeftijdsopbouw van de populatie bleek, als worden aangetoond in twee veldpopulaties op de Kralose heide (DEN BOER, 1971).

Bewijzen. Deze veldpopulaties zijn daarom zo instructief, omdat bij één van de soorten, Calathus melanocephalus de aantalsfluktuaties in verschillende subpopulaties vrijwel evenwijdig veranderen (Fig. 1) en bij de ander, Pterostichus coerulescens juist sterk verschillend verlopen (Fig. 2). Blijkbaar ervaart C. melanocephalus de verschillende delen van de Kralose heide als veel minder verschillend dan P. coerulescens: het risico van grote aantalsveranderingen in de populatie als geheel is bij de eerste soort dus veel minder over subpopulaties gespreid dan bij de tweede soort. We kunnen nu rechtstreeks meten wat het effect van zo'n verschil in reactie is op de aantalsfluctuaties van de populatie als geheel.

Bij C. melanocephalus blijken de hoogste en de laagste dichtheid die de populatie als geheel gedurende 19 jaren bereikte naar verhouding ongeveer even ver uit elkaar te liggen als voor een gemiddelde subpopulatie, terwijl bij P. coerulescens het verschil tussen de hoogste en de laagste dichtheid van de populatie als geheel in die 19 jaren slechts de helft was van dat voor een gemiddelde subpopulatie (alles als logaritmen). Anders gezegd: de opbouw van de populatie van P. coerulescens uit subpopulaties is dusdanig dat de fluctuaties in aantallen tot de helft worden gereduceerd, terwijl deze opbouw in de populatie van C. melanocephalus géén noemenswaard effect heeft. We laten hiermee dus zien, dat risicospreiding (in dit geval risicospreiding tussen subpopulaties) de overlevingskans van een populatie sterk kan vergroten, doordat de dichtheid veel langer tussen bepaalde grenzen blijft (Fig. 3). Om de betekenis van dit verschijnsel enigszins kwantitatief te kunnen inschatten, zouden we eigenlijk nog graag willen weten hoeveel de overlevingskans van P. coerulescens is toegenomen door deze vorm van risicospreiding. We kunnen daar enig idee van krijgen

door de aantalsfluctuaties van de populatie met zijn verschillende subpopulaties zo goed mogelijk na te bootsen -te simuleren- op de computer. Wanneer we aannemen dat deze fluctuaties ook in de toekomst ongeveer dezelfde eigenschappen zullen blijven vertonen als de afgelopen 20 jaren, kunnen we de computer laten uitrekenen na hoeveel jaren het laatste exemplaar van P. coerulescens van de Kralose heide zal zijn verdwenen en dit vervolgens vergelijken met hetzelfde model waarin echter nu alle subpopulaties gelijk fluctueren (als een gemiddelde subpopulatie), geheel zonder risicospreiding tussen subpopulaties dus. De resultaten van deze simulaties zijn zéér overtuigend: als alle subpopulaties gelijk zouden fluctueren zou de populatie als geheel 300 - 600 jaar kunnen overleven (4 x 30 versies met verschillende parameterwaarden werden gedraaid), maar met de werkelijke verschillen in fluctuatiepatroon tussen subpopulaties zou de levensduur tussen 6000 en 10.000 jaar liggen! Ter controle werden deze modellen uiteraard óók voor C. melanocephalus gedraaid, met het resultaat dat gelijke respectievelijk werkelijke subpopulaties dezelfde waarden te zien geven: een overlevingsduur van de populatie als geheel van slechts 200 - 300 jaren. Verrassend was dat de meestal 10x grotere dichtheid van C. melanocephalus dan van P. coerulescens géén noemenswaard effect heeft: in onze simulatie moesten we het dichtheidsniveau van C. melanocephalus 1000x hoger nemen om de overlevingsduur slechts 2x zo groot te kunnen maken! Dit wijst er dus op, dat het aantalsniveau -in tegenstelling tot de verschillen in fluctuatiepatroon tussen subpopulaties- erg weinig te maken heeft met de overlevingsduur van de populatie. Anders gezegd: schaarse soorten zouden het best eens even goed (of beter) kunnen doen dan vele talrijke soorten. Op een vergelijkbare wijze konden we ook voor andere vormen van risicospreiding laten zien, dat deze een overeenkomstige invloed zullen hebben op het overleven van populaties.

Conclusies. Wanneer we nu nog even naar ons uitgangspunt terugkeren dan kunnen we dus vaststellen, dat 'óók vele insektenpopulaties (maar zeker niet alle), ondanks dat het niet waarschijnlijk lijkt dat "regulatie van aantallen" in één of andere vorm bij deze dieren een rol van betekenis zal spelen, lang genoeg zullen kunnen overleven -mede dank zij risicospreiding- om selectieprocessen een kans te geven om nieuwe

eigenschappen te doen ontstaan. Dit temeer daar steeds meer blijkt, dat deze processen bij insecten dikwijls verrassend snel kunnen verlopen (zie FORD, 1964 en bijv. BIRCH, 1971; vergelijk ook het ontwikkelen van resistentie tegen insecticiden). Een gunstige voorwaarde voor overleven is blijkbaar wel, dat de betrokken populaties betrekkelijk uitgestrekte en heterogene habitats bewonen, een voorwaarde waaraan vooral in natuurlijke gebieden zal zijn voldaan. Dit betekent uiteraard niet dat in zulke natuurlijke gebieden nooit "plaagdichtheden" zouden optreden of populaties zouden uitsterven. Het betekent alleen dat zolang de wereld niet essentieel verandert, de kans hierop niet groot is, en dat is in overeenstemming met onze ervaringen. Deze situatie verandert echter drastisch wanneer dergelijke natuurgebieden over grote oppervlakten in cultuur worden gebracht, zodat slechts kleine, geïsoleerde restjes van het oorspronkelijke landschap overblijven.

Voor de loopkevers, ^{soorten} in de omgeving van Wijster konden we aantonen, dat slechts die soorten die over een voldoende groot verbreidingsvermogen beschikken om al die restjes te kunnen bereiken, zich zullen kunnen handhaven. De meeste oorspronkelijke bewoners beschikken echter over een vrij slecht verbreidingsvermogen en velen van hen zullen waarschijnlijk uitsterven zonder tijd te hebben gehad om zich via selectieprocessen enigszins aan de nieuwe situatie "aan te passen" (zie verder DEN BOER, 1977, 1979). Alleen de soorten die "van nature" al goed in het cultuurland kunnen leven, zullen er beter van kunnen worden en waarschijnlijk snel evolueren, of zich zelfs tot plagen ontwikkelen.

Deze uiteenzetting illustreert, dat het voor het bereiken van een min of meer stabiele toestand niet noodzakelijk is, dat alle onderliggende processen via terugkoppelingsmechanismen binnen een nauw begreemd normgebied worden gehouden (of zelfs onveranderlijk verlopen), zoals ons dit zo goed bekend is van het functioneren van machines en van vele organen en regelmechanismen uit ons eigen lichaam. Een zekere mate van stabiliteit kan óók worden bereikt wanneer vele betrekkelijk ongerichte processen elkander dusdanig beïnvloeden dat het risico van uitschieters in de uiteindelijke uitkomsten in hoge mate gespreid raakt. Deze laatste vorm van stabiliteit is de basis van wat men "natuurlijk evenwicht" pleegt te noemen (en wat dus géén "evenwicht" is; zie DEN BOER, 1972). Het "verstoren" van dit "evenwicht" zou dan zijn: het dusdanig vereen-

voudigen van de vele verwickelde processen, dat de mate van risicospreiding sterk afneemt, waarmede de kans op uitschieters weer toeneemt. Het is niet toevallig, dat "regulatie van aantallen" de meeste populatieoecologen zo sterk aansprak (en ten dele nóg aanspreekt). We zijn allemaal opgegroeid (of zelfs opgeleid) met een vrijwel geheel mechanistisch-technologisch wereldbeeld en overal om ons heen zien we de overtuigende successen van zo'n denkwijze. Niemand heeft ons echter ooit medegedeeld, dat de successen en toepassingsmogelijkheden van dit denken beperkt blijven tot systemen die aan de basisvoorwaarden voldoen, zoals "gesloten systeem", op essentiële punten onveranderlijke relaties tussen zich zelf blijvende (of gedetermineerd veranderende) elementen, enz., kortom, tot systemen die in wezen machines zijn of er in voldoende mate op lijken. Niet alle systemen voldoen hieraan!

Referenties.

- ANDREWARTHA, H.G. & L.C. BIRCH: The distribution and abundance of animals.
Chicago: Chicago Univ. Press, 1954.
- BAARS, M.A.: Catches in pitfall traps in relation to mean densities of
carabid beetles. *Oecologia (Berl.)* 41, 25-46 (1979).
- BIRCH, L.C.: The role of environmental and genetical heterogeneity in
determining distribution and abundance. *Proc. Adv. Study Inst.*
Dynamics numbers Pop. (Oosterbeek, 1970), 109-128 (1971).
- D'ANCONA, V.: The struggle for existence. *Bibl. Biotheor.* 6, 1-274 (1954).
- DEN BOER, P.J.: Spreading of risk and stabilization of animal numbers.
Acta Biotheor. 18, 165-194 (1968).
- DEN BOER, P.J.: Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of
the environment: The problem of the persistence of sparse populations.
Proc. Adv. Study Inst. Dynamics numbers Pop. (Oosterbeek, 1970),
77-97 (1971).
- DEN BOER, P.J.: Wat is "het natuurlijk evenwicht?" *Vakblad Biol.* 20, 52,
414-419 (1972).
- DEN BOER, P.J.: Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated
countryside. *Miscell. Papers 14*. L.H. Wageningen, 190 p., Veenman
& Zn. B.V., 1977.
- DEN BOER, P.J.: The significance of dispersal power for the survival of
species, with special reference to the carabid beetles in a cultivated
countryside. *Fortschr. Zool.* 25, 2/3, 79-94 (1979).
- DEN BOER, P.J. & G.R. GRADWELL (Ed.): Dynamics of populations. *Proc. Adv.*
Study Inst. Dynamics numbers Pop. (Oosterbeek, 1970). Wageningen
Pudoc, 1971.
- DOBZHANSKY, Th.: Evolution in the tropics. *Amer. Scientist* 38, 209-221 (1950).
- FORD, E.B.: Ecological genetics. Methuen & Co. Ltd., London, 1964.
- KLOMP, H., M.A.J. VAN MONTFORT & P.M.L. TAMMES: Sexual reproduction and
underpopulation. *Arch. Néerl. Zool.* 16, 105-110 (1964).
- MAY, R.M.: Stability and complexity in model ecosystems. *Monogr. Pop.*
Biology 6, Princeton, Pr. Univ. Press, 1973.
- MILNE, A.: Theories of natural control of insect populations. *Cold Spring*
Harb. Symp. quart. Biol. XXII, 253-271 (1957).
- MILNE, A.: On a theory of natural control of insect populations. *J. Theor.*
Biol. III, 19-50 (1962).
- NICHOLSON, A.J.: The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2 (Suppl.)
132-178 (1933).

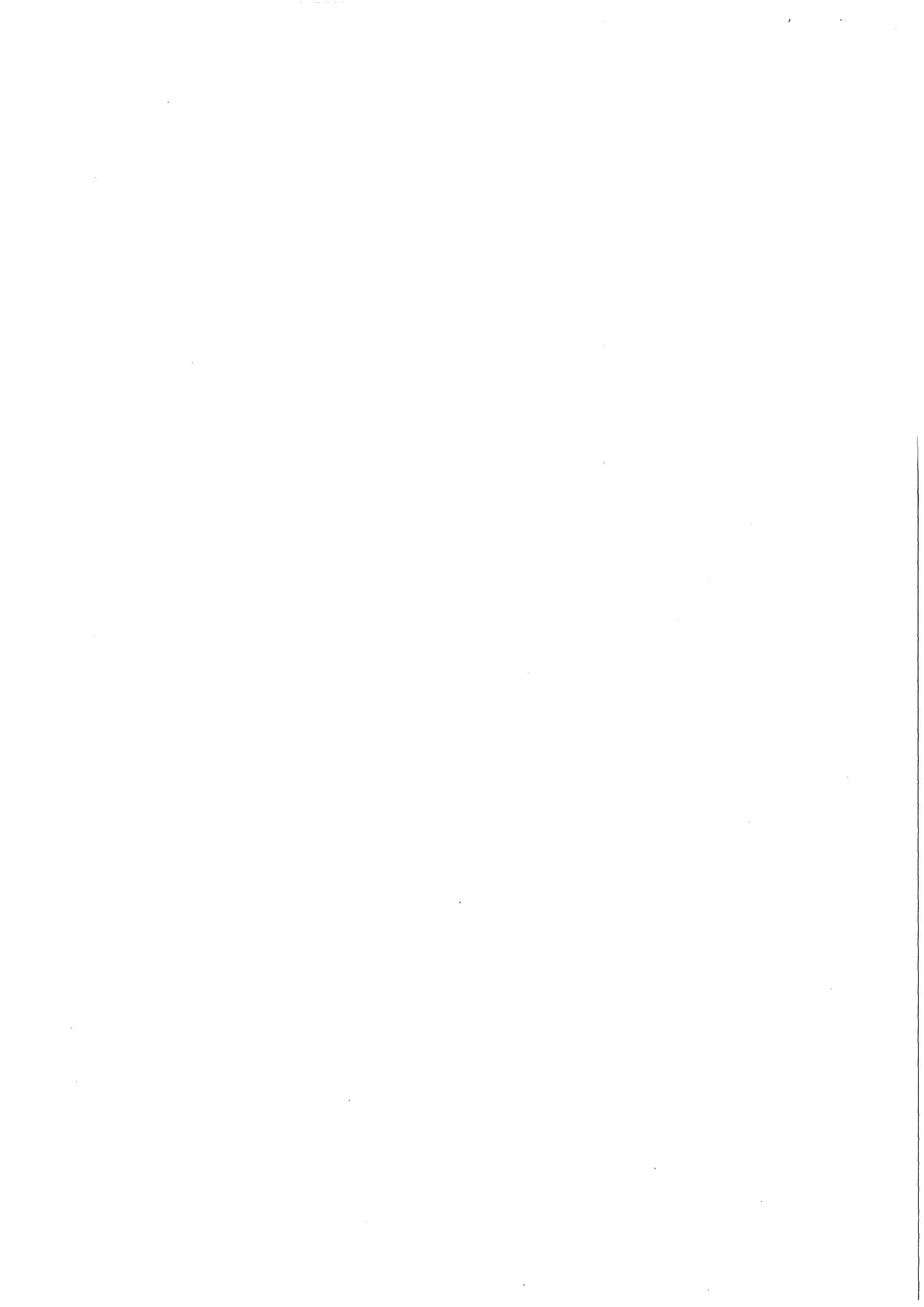
- REDDINGIUS, J.: Gambling for existence. A discussion of some theoretical problems in animal population ecology. *Acta Biotheor.* 20 (suppl.), 1-208 (1971).
- REDDINGIUS, J. & P.J. DEN BOER: Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. *Oecologia (Berl.)* 5, 240-284 (1970).
- SCUDO, F.M. & J.R. ZIEGLER: The golden age of theoretical ecology: 1923-1940. Springer, Berlin, 1978.
- THOMPSON, W.R.: On natural control. *Parasitology* 21, 269-281 (1929).
- THOMPSON, W.R.: Biological control and the theories of the interactions of populations. *Parasitology* 31, 299-388 (1939).
- WILBERT, H.: Ueber Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. *Z. Morph. Oekol. Tiere* 50, 576-615 (1962).
- WILBERT, H.: Feedback control by competition. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics numbers Pop. (Oosterbeek, 1970)*, 174-188 (1971).
- WOLDA, H.: Fluctuations in abundance of tropical insects. *Am. Naturalist* 112, 1017-1045, (1978).

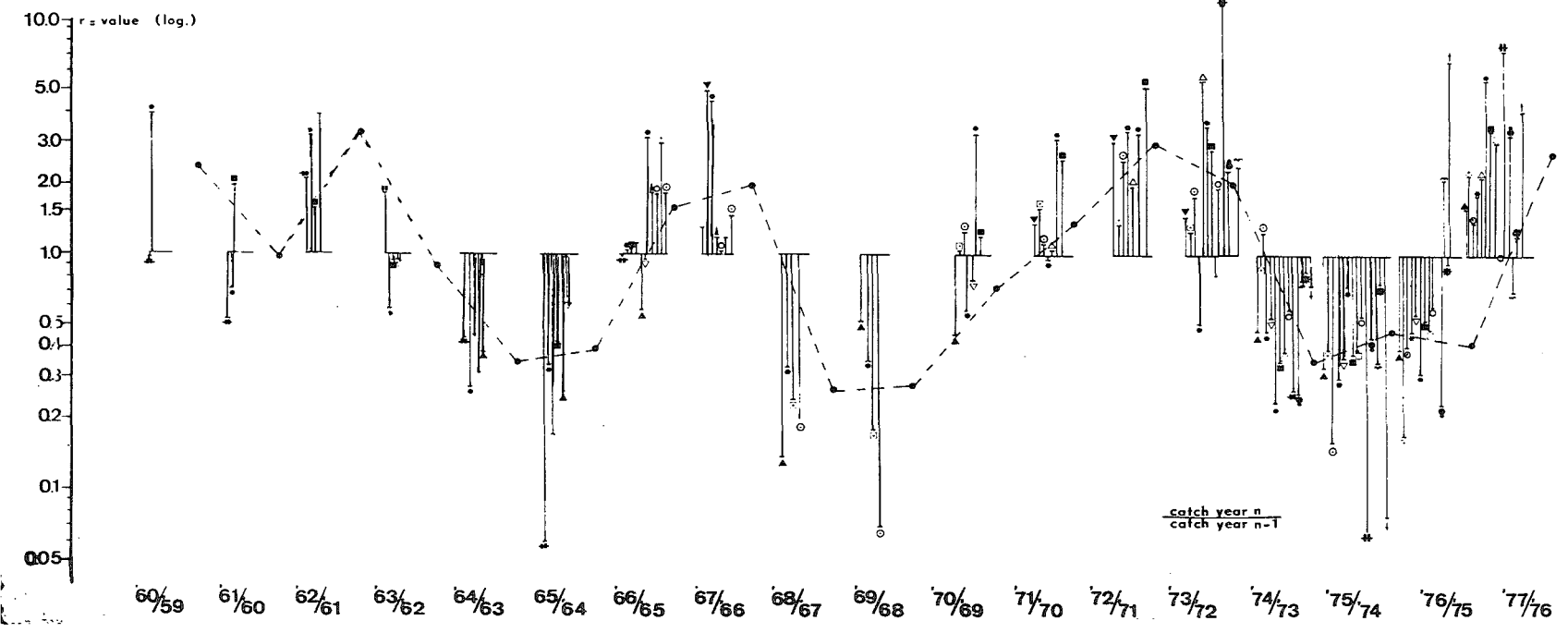
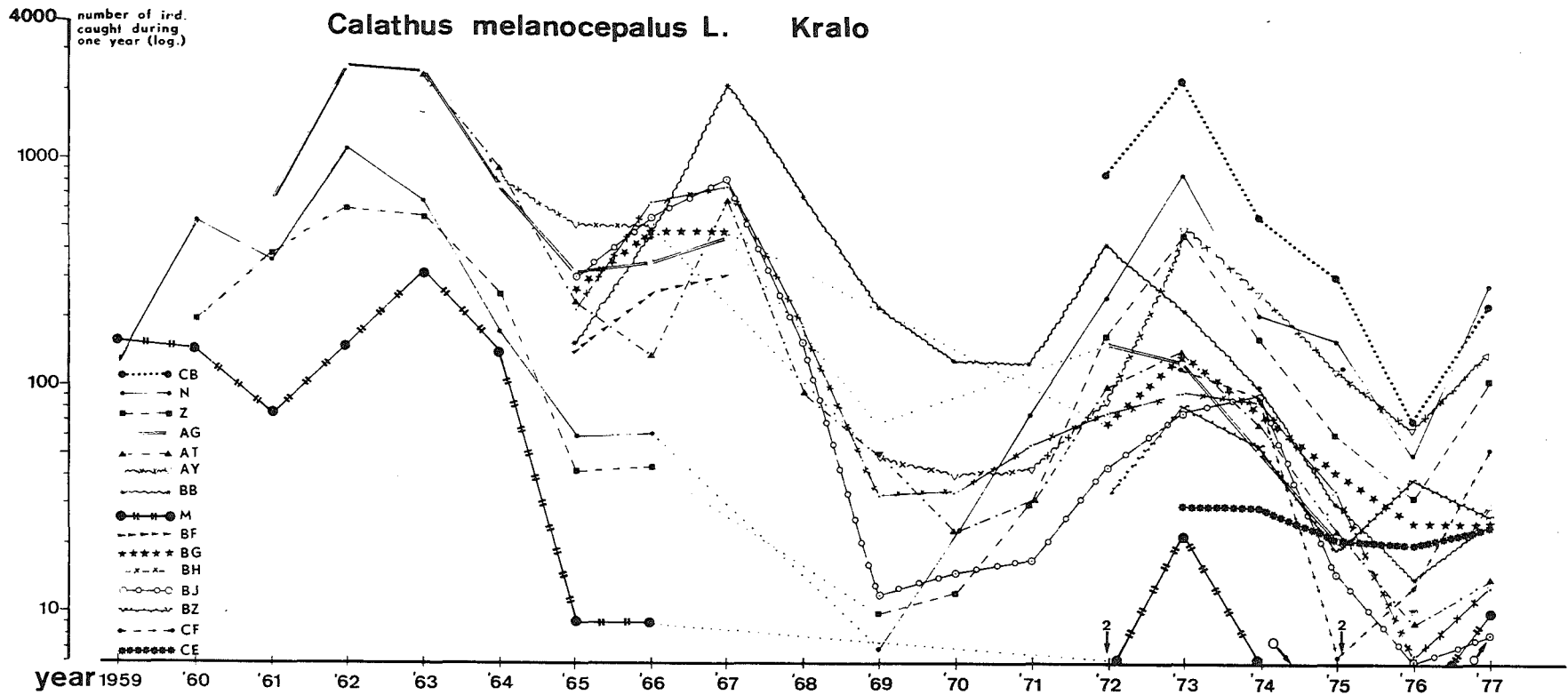
Tekst bij de figuren.

Fig. 1: Boven: fluctuaties in aantallen in een aantal subpopulaties van Calathus melanocephalus op de Kralose heide over de jaren 1959 tot 1977. De aantallen kevers die in één jaar werden gevangen (continu bemonstering) zijn een betrouwbare maat voor de relatieve dichtheid rondom de vangblikken waarmee wordt gemonsterd (zie: BAARS, 1979). De aantallen zijn uitgezet op een logaritmische schaal omdat veranderingen in populatie-aantallen vooral door "vermenigvuldiging" tot stand komen. Onder: Vermenigvuldigingsfactoren (r) voor alle subpopulaties en voor elk paar opeenvolgende jaren waarin deze werden bemonsterd; $r = \text{vangst in jaar } n / \text{vangst in jaar } n-1$; logaritmische schaal. Als de dichtheid is toegenomen, is $r > 1$ (vangst in jaar $n >$ vangst in jaar $n-1$) en wijst de streep omhoog, als de dichtheid is afgenomen is $r < 1$ (vangst $n <$ vangst $n-1$) en wijst de streep omlaag. De gestreepte lijn verbindt de r -waarden voor de populatie als geheel (N.B.: dit zijn niet de gemiddelden van de r -waarden van de betreffende subpopulaties).

Fig. 2: Boven: fluctuaties in aantallen in een aantal subpopulaties van Pterostichus coeruleus op de Kralose heide over de jaren 1959 tot 1977. Zie verder Fig. 1. N.B.: beide soorten werden in dezelfde jaren op dezelfde plaatsen en in dezelfde vangopstellingen gevangen; de resultaten zijn dus volledig vergelijkbaar. Onder: zie Fig. 1.

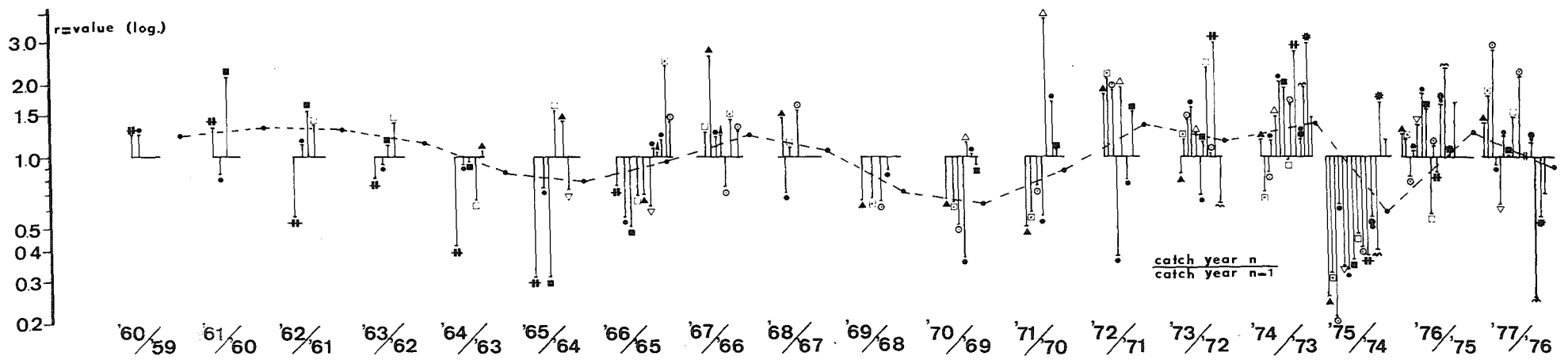
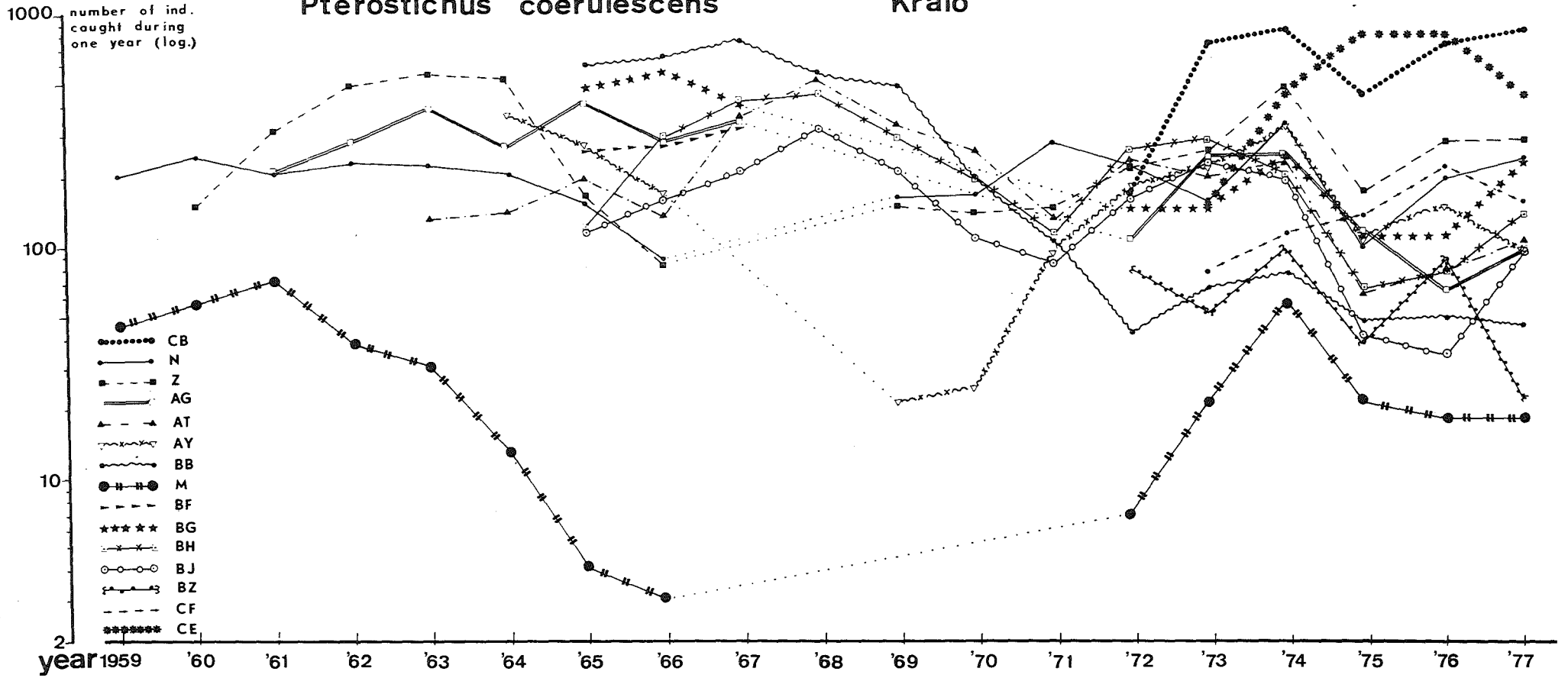
Fig. 3: Vergelijking van de fluctuaties in aantallen in de populaties als geheel van Calathus melanocephalus en Pterostichus coeruleus op de Kralose heide. Om de vergelijking te vergemakkelijken is verondersteld dat de populaties van deze twee soorten in 1959 even groot waren. Over het algemeen is Calathus melanocephalus echter talrijker (soms 10x) dan Pterostichus coeruleus.





Pterostichus coerulescens

Kralo



Changes in numbers in complex populations of two carabid beetles on the Heath of Kralo and Dwingeloo (Drenthe, Netherlands) put on the same (arbitrary) scale

