

**Orde of wanorde: wat is belangrijker voor de stabiliteit
van natuurlijke populaties?**

P.J. den Boer

Biologisch Station van LUW (Natuurbeheer), Kampsweg 27 9418PD WIJSTER

(Mededeling No. 399 van het Biologisch Station Wijster)

Inleiding

In een voorgaand stuk (Med. 391 van het Biol. Station) hebben we aan de hand van onderzoekresultaten laten zien, dat een zekere mate van stabiliteit van natuurlijke populaties kan worden bereikt door **risicospreiding**, d.w.z. doordat uitwisseling van individuen tussen verschillend in aantallen fluctuerende groepen (deelpopulaties, leeftijdsgroepen, fenotypen) de aantalsveranderingen in de populatie die uit de som van die groepen bestaat, tot op zekere hoogte buffert. Hierdoor blijven die veranderingen langer tussen bepaalde, veilige aantalsgrenzen; dit is het principe waarop alle verzekeringen berusten. Hoewel het stabiliserende effect van risicospreiding soms indrukwekkend is, bijv. in de uit 10 verschillend fluctuerende deelpopulaties opgebouwde metapopulatie van de loopkever Pterostichus versicolor (zie Fig. 5 in Med. 391), kan men zich afvragen of dit altijd voldoende zal zijn om de in het veld gemeten stabiliteit van natuurlijke populaties te verklaren. Om dit te kunnen beantwoorden heeft men twee soorten informatie nodig: (1) hoe groot is die "stabiliteit" van lokale populaties eigenlijk, anders gezegd, hoe lang overleven lokale populaties?; (2) welke andere processen dan risicospreiding zouden die stabiliteit kunnen bevorderen?

Om met de laatste vraag te beginnen, we zagen al in Med. 391 dat de meeste ecologen "regulerende" processen verantwoordelijk achten voor de stabiliteit van populaties. We hebben daar besproken welke bezwaren tegen regulatie van aantallen zijn geopperd. Maar ondanks die bezwaren kunnen we de mogelijkheid, dat terugkoppelingsprocessen op een bepaalde dichtheidsnorm (evenwichtsdichtheid) een rol spelen voor de stabiliteit van natuurlijke populaties, niet uitsluiten. Het hangt er maar van af welke invloed in het veld groter is, die van de dichtheidsafhankelijke processen die voor de terugkoppeling zorgen, of die van onafhankelijke factoren (zoals het weer, variatie tussen individuen en heterogeniteit in het habitat), die voor "ruis" in die terugkoppeling, maar ook voor risicospreiding zorgen. Er moeten dus toetsen worden ontworpen die het effect van ev. regulerende processen tegen de "ruis", die onvermijdelijk mede de aantalsveranderingen in natuurlijke populaties bepaalt.

Toetsen op regulatie van aantallen

In zijn proefschrift stelde Hans Reddingius naast andere toetsen op regulatie o.a. voor de netto reproductie(R)-waarden (R is het getal, waarmee de dichtheid in de ene generatie wordt vermenigvuldigd om die in de volgende generatie te krijgen) uit een reeks populatietellingen te permuteren (=volgorde veranderen) en vervolgens de log-range (LR), dus de grenzen waartussen de aantallen in het veld fluctueerden, te vergelijken met de LR-waarden, die de gepermuteerde reeksen zouden opleveren. In het geval van gereguleerde aantallen verwacht men, dat de volgorde waarin R-waarden worden gerealiseerd in de veldpopulatie tot een significant kleinere log-range zullen leiden dan in de gepermuteerde reeksen. Immers, wil regulatie van aantallen enige biologische betekenis hebben, dan zal het gedurende de waarnemingsperiode de aantallen binnen nauwere grenzen moeten houden dan bij afwezigheid van regulatie, bijv. wanneer de R-waarden willekeurig door elkaar zijn gegooid. Hij werkte deze permutatietoets niet verder uit, daar het aantal mogelijke permutaties van 8 waarden al 40320 en van 10 waarden zelfs 3628800 bedraagt. Het leek mij echter voldoende om de LR-waarden voor bijv. 500 willekeurige permutaties te vergelijken met de veld-LR.

Enkele jaren geleden schreef ik hiervoor een computerprogramma en toetste enkele populatiereeksen uit de literatuur. Dit wekte de interesse van Hans Reddingius, zodat we besloten de verschillende regulatietoetsen, die hij in zijn proefschrift voorstelde, nog eens kritisch door te lichten, en o.a. de "power" (het vermogen om de nulhypothese te kunnen verwerpen) te bepalen. Vervolgens zouden we de bruikbaar gebleken toetsen toepassen op zo veel mogelijk gepubliceerde populatietellingen. Helaas moesten we ons beperken tot veldpopulaties, die redelijkerwijs mogen worden beschouwd als realisaties van stukken eerste-orde Markov-keten; een Markov-keten is een tijdreeks waarvoor het overgaan van de ene naar de andere "toestand" door kansen is gedefiniëerd. Vooral de toets van Bulmer, maar in mindere mate ook de permutatie-toets berust op deze vooronderstelling. Dit komt er op neer, dat alleen tellingen van éénjarige insecten met slechts één reproductieperiode per jaar in aanmerking kwamen. Intussen publiceerden Pollard en medewerkers in 1987 een verwante toets (ook gebaseerd op eerste-orde Markov-ketens) voor het vaststellen van een significante correlatie tussen de dichtheid en de daarop volgende waarde van de netto reproductie (R), een dichtheisafhankelijkheidstoets dus, en wij besloten ook deze toets los te laten op de beschikbare veldgegevens.

De resultaten, die in 1989 in *Oecologia* werden gepubliceerd, waren niet bemoedigend voor "regulatie" als "**unifying concept in ecology**" (zoals het door velen werd beschouwd in Proc. 1st Int. Congress Ecology, 1974): Geen van de 12 populaties, die aan de voorwaarden voldeden en dus konden worden getoetst, vertoonden significante dichtheisafhankelijkheid over generaties; alleen de dennespanner van Klomp (1966) kwam hier dicht bij ($P = 0.06$ voor adulten). De regulatietoetsen leverden alleen voor de dennespanner op

de Hoge Veluwe significante resultaten op, hoewel met de permutatietoets slechts voor ~~een~~ stadium ($P= 0.03$ voor larven in augustus). Daar we aanwijzingen hebben dat het significante resultaat voor de dennespanner van Klomp geen gunstig effect hoeft te hebben op de overlevingskans op langere termijn (zie Den Boer, 1987a), ziet het er voorlopig niet naar uit, dat we voor de levensduur van veldpopulaties een belangrijke bijdrage mogen verwachten van regulatie van aantallen.

Invloed van heterogeniteit en variatie

Dit teleurstellende resultaat is ten dele het gevolg van "verduunning" van speciale effecten door zowel heterogeniteit binnen de populatie (fenotypen, leeftijdsklassen) als in het milieu (aantal factoren, deelpopulaties), die nu juist kunnen bijdragen aan risicospreiding (zie Med. 391). Deze grotendeels ongerichte variatie verzwakt de mate van gedetermineerdheid en daarmee het effect van een mogelijk dichtheidsafhankelijk proces, of doet dit zelfs geheel teniet. Op deze wijze valt bijv. te verklaren, dat de sterk dichtheidsafhankelijke predatie op de poppen van de wintervlinder in Wytham Wood (Oxford), lange tijd het schoolvoorbeeld van "regulatie", noch een significante bijdrage levert aan dichtheidsafhankelijkheid over generaties (volgens de toets van Pollard e.a., $P= 0.415$ voor larven en $P= 0.274$ voor adulten), noch een significante regulatie van aantallen oplevert (Bulmer, niet sign.; permutatietoets $P= 0.064$ resp. $P= 0.164$): de dichtheidsafhankelijkheid van deze predatie gaat weer verloren in de veel grotere variatie van de zgn. sleutelfactor "winter disappearance" (de factor die het meeste invloed heeft op het patroon van aantalsfluctuaties), en wordt daarmee, zonder dat er een significante bijdrage van die predatie op de overlevingskans van de populatie valt te ontdekken, opgenomen in het totaal van factoren dat het aantalsverloop over generaties bepaalt (Den Boer, 1986b, 1988). De discussie hierover met de Oxford-school is echter nog niet ten einde.

Op grond van het voorgaande ben ik het dan ook niet eens met Hassell (in het tijdschrift TREE, 1986), dat de dichtheidsafhankelijkheid, die kan worden vastgesteld binnen deelpopulaties of zelfs binnen "patches" (kleine groepjes samenlevende individuen), in de populatie als geheel noodzakelijkerwijs zou leiden tot dichtheidsafhankelijkheid over generaties en daarmee de overlevingsduur van die populatie zou verlengen, **ook wanneer we dit effect op populatieniveau niet kunnen aantonen** doordat toevalsprocessen het beeld vertroebelen. Deze speciale effecten zullen m.i. in de populatie als geheel vooral een significante rol spelen als de betreffende processen in de deelpopulaties (of patches) synchroon verlopen, en dan is het effect ook op populatieniveau aantoonbaar. Als deze processen in deelpopulaties (of patches) echter in hoge mate asynchroon verlopen zullen de aantallen in de populatie als geheel vooral worden bepaald door risicospreiding over deze deelpopulaties (of patches) en niet langer door de weggemiddelde

effecten binnen deze populatie-onderdelen (Den Boer, 1987b). Ik neem aan, dat de laatste situatie -risicospreiding over populatie-onderdelen- voor het overleven van de populatie als geheel over het algemeen gunstiger zal zijn dan het synchroon verlopen van dichtheidsafhankelijke effecten in alle populatie-onderdelen.

Dit laatste wordt aardig geïllustreerd door P. versicolor en Calathus melanocephalus op het Dwingelder Veld (zie Med. 391, Fig. 6). Voor beide soorten, maar vooral voor C. melanocephalus, toonden Baars & Van Dijk aan, dat in de verschillende deelpopulaties de eiproductie negatief dichtheidsafhankelijk is (dus minder eieren per wijfje als er meer wijfjes zijn), wat aanleiding was om deze deelpopulaties als "gereguleerd" te beschouwen. Bij C. melanocephalus verlopen de fluctuaties in de verschillende deelpopulaties synchroon, waardoor deze dichtheidsafhankelijke eiproductie ook in de populatie als geheel (som van de deelpopulaties) kan worden aangetoond; bij P. versicolor daarentegen verlopen de aantalsfluctuaties in de verschillende deelpopulaties asynchroon, zodat deze locale dichtheidsafhankelijke effecten in de populatie als geheel (som van de deelpopulaties), evenals andere effecten, zijn weggemiddeld en niet langer aantoonbaar zijn (zie verder Den Boer, 1986c). Toch wordt met de beschikbare gegevens de overlevingsduur van de C. melanocephalus-populatie geschat op hoogstens 100 jaar, en die van P. versicolor op enkele duizenden jaren; dit laatste juist a.g.v. het asynchrone verloop van de aantalsfluctuaties, zie Med. 391. Dit alles betekent natuurlijk niet, dat dichtheidseffecten binnen deelpopulaties (of patches) geheel zonder betekenis zouden zijn, integendeel; maar men zal die betekenis allereerst binnen het betreffende populatie-onderdeel zelf moeten zoeken. Voorzover deze effecten doorwerken tot in de samengestelde populatie, is het effect op fluctuatiepatroon en overlevingskans van de metapopulatie niet eenvoudig het verlengde van die locale invloeden. Daardoor is dit effect meestal ook niet voorspelbaar, zodat het uiteindelijke resultaat heel goed ongunstig kan zijn. Dit is een algemeen probleem, bijv. ook in de economie en in de geschiedenis: "welke van de vele honderden invloeden bepalen uiteindelijk de loop der gebeurtenissen?" (als daarover al een uitspraak mogelijk is).

Orde of wanorde?

Het zal duidelijk zijn dat ik na dit alles nog steeds van mening ben dat "Gambling for existence" (zie Med. 391) ons over het algemeen een realistisch beeld van populatieprocessen zal geven dan de op logistische groei gebaseerde "Struggle for existence" (Med. 391 en bijv. d'Ancona). Dat deze mening op dit ogenblik nog steeds slechts door een minderheid van de onderzoekers wordt gedeeld, kan m.i. niet voldoende worden verklaard uit verschillen tussen de objecten van onderzoek (bijv. insecten tegenover vogels en zoogdieren), zoals Bakker in 1964 veronderstelde. Ik vermoed dat vooral het feit, dat risicospreiding er bij voorbaat van uitgaat dat men een

zekere mate van onbepaaldheid, of zo men wil "wanorde", aanvaardt, emotionele weerstanden oproept. Men legt zich er a.h.w. bij neer, dat een kwantitatief-causale analyse tot op de bodem van het verschijnsel niet tot het gewenste resultaat zal leiden. Hoe praktisch deze instelling voor een populatie-ecoloog ook moge zijn -zoals gezegd worden verzekeringsmaatschappijen zelfs rijk van deze kijk op de werkelijkheid- rechtgeaarde analytici zullen de hoop niet gauw opgeven dat verdere analyse ons inzicht zal verdiepen. Ik wil ook niet bestrijden, dat dit in veel gevallen de juiste weg kan zijn. Maar, wat wilden we ook alweer weten? O ja, hoe en hoelang populaties overleven. Dit is een vraag naar de realisatie van kansen, en die kan het beste met het daartoe geëigende wiskundige apparaat, de waarschijnlijkheidsrekening (bijv. Feller) worden aangepakt.

De wetenschap heeft zich echter ontwikkeld uit onze behoefte aan orde. De eerste stap naar beheersing van onze omgeving en levensomstandigheden is het geven van een naam aan de verschijnselen, d.w.z. het terugbrengen van het vreemde en dikwijls bedreigende tot iets wat ons meer vertrouwd is en we al menen te kennen. Ook het indelen van verschijnselen in categorieën geeft ons het gevoel "greep" te krijgen op de situatie, anders gezegd, we hebben de voldoening orde te brengen in een onoverzichtelijke en dus schijnbaar wanordelijke wereld. Als biologen denken we natuurlijk allereerst aan de ontwikkeling van de taxonomie als uiting hiervan, maar in feite illustreert de wiskunde deze behoefte beter: wiskunde heeft zelfs geen verschijnselen nodig om orde te scheppen, ze is orde en heeft daarvoor aan ons denkvermogen genoeg. Deze ontwikkeling maakt het veel wetenschappers moeilijk om aan waarschijnlijkheidsrekening (overigens ook een vorm van wiskunde!) dezelfde waarde toe te kennen als aan bijv. differentiaal- en integraalrekening. Vooral biologen schrikken terug voor tijdreeksen, Markov-ketens en andere stochastische processen. Zij hebben meestal het gevoel dat ze met variantie- en regressie-analyse al voldoende rekening houden met variatie en diversiteit.

Natuurlijk zouden we ons kunnen blijven beperken tot geïsoleerde situaties waarin fysische variabelen geen roet in het eten kunnen gooien (in de diepzee? op de bodem van diepe meren?). Maar daarmee komen we niet tot algemene theorievorming. Het aantal veldsituaties, waarin een stapsgewijs doorgevoerde, causale analyse tot werkelijk inzicht zal leiden, zou wel eens kleiner kunnen zijn dan algemeen wordt verondersteld. Onvoorspelbaar variërende omstandigheden blijven namelijk niet beperkt tot terrestrische milieus in de gematigde streken. Wolda liet zien, dat de fluctuaties in aantallen van insectenpopulaties in tropische regenwouden net zo sterk en onregelmatig zijn als die van verwante populaties in Europa. Ik wijs er nog eens op, dat de overlevingskans van een insectenpopulatie vrijwel geheel wordt bepaald door het fluctuatiepatroon van aantallen (verg. Fig. 6 in Med. 391): zelfs het aantalsniveau waarop deze fluctuaties plaatsvinden is -mits niet erg laag- van ondergeschikt belang. Verder lieten Kane & Ryan

zien, dat zowel de ruimtelijke heterogeniteit als de hevigheid van de aantalsfluctuaties in locale populaties van grottenloopkevers niet significant verschillen van die van mijn loopkeverpopulaties op het Dwingelder Veld. Blijkbaar zijn de variabelen in ogenschijnlijk vrijwel constante milieus niet minder effectief dan de heel wat minder subtiele variabelen in onze streken. Natuurlijke selectie heeft de verschillen in gevoeligheid tussen individuen voor zulke subtiele variabelen daar kennelijk op deze kleine verschillen afgestemd (zie de discussie na de voordracht van Connell in "Dynamics of Populations"). Binnen de diep in grotten levende populaties van de loopkever Neaphaenops tellkampfi is de genetische variatie zelfs niet minder groot dan binnen vergelijkbare in het open veld levende populaties (Turranchik & Kane). Ik probeer hiermee echter niet een soort veto uit te spreken over analytische populatiemodellen. We moeten alleen voorzichtig zijn met veronderstellen dat een redelijke fit van dergelijke modellen met veldpopulaties ook werkelijk op de gemodelleerde processen zou berusten. We wedden bijv. op het verkeerde paard als we de stabiliteit van een populatie, waarin de aantallen sterk asynchroon tussen "patches" (waartussen uitwisseling bestaat) fluctueren, toeschrijven aan "regulatie", die op dichtheidsafhankelijke effecten binnen afzonderlijke "patches" zou moeten berusten, zoals Hassell probeert te verdedigen (zie Den Boer, 1987b, en ook Bakker, 1971). In feite probeert men dan de "ordelijke elementen" door te drukken ten koste van de als onbelangrijke "storing" (wanorde) beschouwde ruimtelijke variatie. Dit is geen realistische benadering: Vergelijk de in Med. 391 (Fig. 5) besproken situatie bij deelpopulaties van P. versicolor op het Dwingelder Veld met de metapopulatie, die op het eerste gezicht effectief "gereguleerd" lijkt te zijn, maar het niet is. Voor het beschrijven van processen binnen deelpopulaties (of "patches") kunnen analytische populatiemodellen echter van grote betekenis zijn.

Logistische groei

Ook het uitgangspunt van de op logistische groei gebaseerde modellen berust m.i. op een wijd verbreide misvatting. Men neemt algemeen aan, dat de aantallen in een populatie gedurende een groot deel van de tijd dicht in de buurt van de "carrying capacity" zouden fluctueren. Anders gezegd, als gevolg van de reproductiedruk, die verondersteld wordt altijd aanwezig te zijn, moet gedurende een groot deel van de tijd overexploitatie van "bronnen" worden voorkomen door dichtheidsbeperkende processen. Bij een meerderheid van de dieren wordt onder min of meer natuurlijke omstandigheden in de meeste generaties die reproductiedruk echter al snel weggenomen door de zeer grote en sterk variabele sterfte van jonge stadia. Ik vermoed, dat het idee van een hoge reproductiedruk sterk is gekleurd door de ervaringen van toegepaste entomologen in land- en bosbouw en in de fruitteelt, daar zij tot taak hebben om schadelijke insecten in door ons geschapen milieus te bestrijden. Deze kunstmatige milieus zijn echter ononderbroken en homogeen

beplant met de door deze insecten geprefereerde voedselplant, die bovendien meestal in een zo goed mogelijke conditie wordt gebracht. Vooral het ontbreken van de onder meer natuurlijke omstandigheden dikwijls onvoorstelbaar grote dispersieverliezen krijgen populaties van derg. schadelijke insecten inderdaad de kans om ondanks een grote jeugdsterfte geregeld naar het plafond van hun mogelijkheden te groeien.

Andrewartha & Birch lieten aan de hand van vele voorbeelden al zien, dat onder meer natuurlijke omstandigheden overexploitatie eer uitzondering dan regel is. Het treedt echter wel op, bijv. periodiek en lokaal bij de "spruce budworm" (Choristoneura fumiferana) in de uitgestrekte en nogal homogene noordelijke naaldbossen in Canada, en bij de Larixmot (Zeiraphera diniana) in, alweer homogene, lokale larixopstanden in het Engadin, en verder bijv. in de vorm van "hide and seek" bij Cactoblastis ten aanzien van Opuntia (zie Med. 391), en in vele andere gevallen. Het blijven echter uitzonderingen. Hiermee vervalt ook het tegenargument, dat ik al 20 jaar te horen krijg als ik deze zaken naar voren breng, n.l. "Als populaties niet zouden zijn gereguleerd, hoe verklaar je dan dat de gemiddelde netto reproductie (R) van natuurlijke populaties ongeveer 1 is?" Mijn antwoord is: dit argument is onjuist. Er sterven zowel populaties uit als dat er zo nu en dan overexploitatie optreedt (zie hiervoor). Maar ook veldpopulaties, die lang genoeg kunnen worden vervolgd zonder tot deze uitersten te geraken, vertonen vrijwel alle enige trend in aantallen. Voor 64 loopkeversoorten bleek de gem. $\ln R$ te variëren tussen -0.497 en $+0.442$ (gem. R dus tussen 0.6 en 1.6), verg. Fig. 3 in Med. 391. Simulatiemodellen laten zien, dat zodra de gem. $\ln R$ buiten het gebied -0.5 tot $+0.6$ komt de overlevingsduur van de populatie drastisch afneemt tot slechts enkele generaties, of de populatie groeit zeer snel tot plaagdichtheden uit, wat eveneens zal leiden tot uitsterven (bijv. Cactoblastis). Daar we uit praktische overwegingen dichte populaties bestuderen, die onder gunstige omstandigheden leven, zullen we slechts zelden een populatie zien uitsterven. Uit de literatuur ken ik hiervan slechts ~~en~~ voorbeeld: Lidicker (1966), maar vele wat meer indirecte aanwijzingen uit eigen onderzoek: Fig. 1 (Den Boer, 1977: Table 9; Den Boer, 1985). We vermeldden al, dat ook onder natuurlijke omstandigheden overexploitatie zo nu en dan voorkomt, maar dat zal meestal aan onze aandacht ontsnappen. Alleen als de overgeëxploiteerde "bron" zich weer kan herstellen, zal de populatie niet definitief uitsterven en wordt de plaag een periodiek verschijnsel, zoals bij de Larixmot (Fig. 2), het heidehaantje (Lochmaea suturalis) of de eikenbladroller (Tortrix viridana), waardoor het de aandacht trekt van populatie-ecologen. Hans Reddingius wees er in zijn proefschrift al op, dat hoe langer een populatie voortbestaat hoe dichter de gemiddelde netto reproductie (R) tot 1 nadert, onafhankelijk van de oorzaken van dat voortbestaan. Het is het triviale rekenkundige gevolg van het feit dat de aantallen tussen bepaalde grenzen (uitsterven resp. overexploitatie) zijn gebleven. Dit kan heel goed het gevolg zijn van

dichtheidsonafhankelijke migratie van individuen vanuit andere populaties (verg. Med. 391, Fig.1). Verder hebben we al gezien, dat alle vormen van risicospreiding leiden tot nauwere grenzen waartussen de aantallen fluctueren, wat weer betekent, dat de gem. R dichter nadert tot 1.

De veronderstelling, dat ook in natuurlijke populaties gedurende het grootste deel van de tijd logistische groei zou plaatsvinden, wordt dikwijls verdedigd met de bewering, dat na een catastrofe de aantallen in natuurlijke populaties zich weer snel zouden herstellen. Zowel mijn ervaringen als die van Andrewartha & Birch laten echter zien, dat zo'n snel herstel misschien frequenter niet dan wel plaatsvindt. Ik geef een voorbeeld van zo'n catastrofe zonder herstel: na de zeer droge zomer en herfst van 1959 stortten de twee populaties van de in bladstrooisel levende schietmot Enoicyla pusilla, die we bemonsterden, volledig in; de vangantallen voor larven vielen terug van meer dan 10000 (resp. >3000) naar enkele 10-tallen in de volgende jaren. Ondanks dat er na 1959 meer gunstige (natte) dan ongunstige (droge) jaren voor deze soort volgden, hadden deze populaties zich zelfs in 1972 nog steeds niet hersteld (56 resp. 201 larven).

Het uitsterven van lokale populaties

Voor de meeste soorten lijkt onder min of meer natuurlijke omstandigheden het bereiken van gevaarlijk lage aantallen een groter probleem dan het bereiken van de "carrying capacity": **underpopulation** (Andrewartha & Birch). Het zogeheten **stochastisch uitsterven** van lokale populaties is dan ook een normaal verschijnsel, waarvan de vaststelling echter langdurige bemonsteringen van grote aantallen populaties vraagt. Uit 30 jaar bemonsteren van vele populaties van 64 loopkeversoorten konden we zoveel aantalschattingen bijeenbrengen, dat we m.b.v. simulaties op basis van de bijbehorende log-normale verdelingen van R-waarden (zie Med. 391, Fig. 3) redelijke schattingen van te verwachten gemiddelde overlevingsduren van lokale populaties van deze soorten konden verkrijgen: Fig. 1. Deze bleken over het algemeen niet meer dan enkele 10-tallen jaren te bedragen. Voor ~~een~~ soort, Agonum ericeti, kon de geschatte overlevingsduur (geschat uit 63 jaarseries) van 7-44 jaar (gemiddeld 19 jaar) direct worden getoetst door habitats, die we in 1959-'61 bemonsterden in 1988 opnieuw intensief te onderzoeken (door de Wageningse student Henk de Vries). Alle 3 kleine, sterk geïsoleerde lokale populaties (in secundaire veentjes) bleken na ruim 25 jaar te zijn verdwenen zonder dat de habitats (de hoogveenvegetaties) aanwijsbaar waren veranderd. In alle grotere hoogveenresten (en in ~~een~~ uit 12 nieuw bestudeerde veentjes) werd de soort nog steeds aangetroffen.

Daar het geïsoleerd raken van lokale populaties een groeiend probleem vormt voor natuurbeheerders dienen populatie-ecologen de overlevingskansen van derg. populaties met zo realistisch mogelijke modellen te benaderen. Ik ben er van overtuigd, dat dit realisme het beste zou worden gediend als

zowel in de modellen als in de voorstellen tot het nemen van maatregelen, die deze overlevingskansen zouden moeten verbeteren, de mogelijkheden tot risicospreiding in belangrijke mate zouden worden betrokken. Ik denk hierbij allereerst aan modellen die zo rechtstreeks mogelijk op voldoende veldgegevens worden opgebouwd en die kunnen leiden tot resultaten zoals in Fig. 1 samengevat. Daarbij zullen we niet altijd hoeven te kiezen voor "orde" of "wanorde": Risicospreiding kan ook in meer analytische modellen worden betrokken. Kortom, er ligt nog een rijk arbeidsveld voor ons, maar we moeten wel voortmaken, anders zijn er niet veel populaties meer over, waaraan we onze modellen nog kunnen toetsen en waaruit we nieuwe gegevens kunnen putten.

N.B. Een lijst van de publikaties, waarnaar in dit en het voorgaande stuk (Med. 391) wordt verwezen, is op aanvraag verkrijgbaar bij het Biologisch Station.

Tekst bij figuren

Fig. 1: Frequentieverdelingen van verwachte, gemiddelde overlevingstijden (in jaren op maal 2-schaal) van lokale populaties voor de 64 meest talrijke loopkeversoorten in Drenthe:

I (boven): 21 soorten met een slecht verspreidingsvermogen (ongevleugeld, of gevleugelde exx. zeldzaam), die bij voorkeur stabiele habitats bewonen (bossen, oude heiden, hoogvenen);

II (midden): 20 soorten, waarvan het verspreidingsvermogen onzeker is (gevleugeld of gevleugelde exx. niet zeldzaam), daar vliegactiviteiten niet met zekerheid zijn aangetoond;

III (onder): 23 soorten met een goed verspreidingsvermogen (gevleugeld), doordat zij regelmatig vliegen; zij bewonen bij voorkeur instabiele habitats (oevers, akkers, tuinen, e.d.).

Fig. 2: Twee zgn. "gradaties" van de Larixmot in het Ober Engadin (Zwitserland) tussen 1949 en 1968. Elke 4 tot 6 jaar groeit de populatie van larven uit tot het 5- tot 10-duizendvoudige en vreten ze de larixen kaal; deze herstellen zich slechts langzaam, maar de larvenpopulatie groeit in hetzelfde tempo mee, zodat de plaag zich periodiek blijft herhalen. Gewijzigd naar Van den Bos & Rabbinge (1976).

Fig. 1

number of species

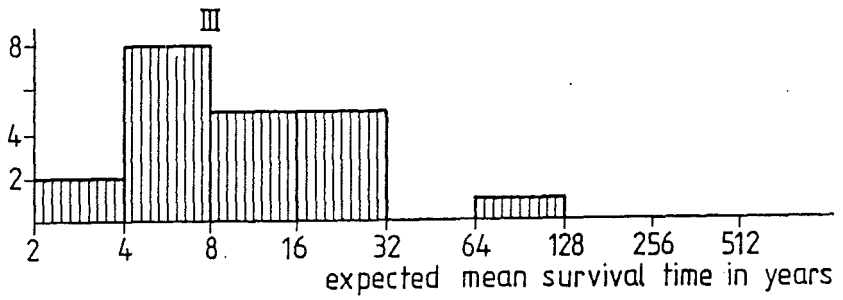
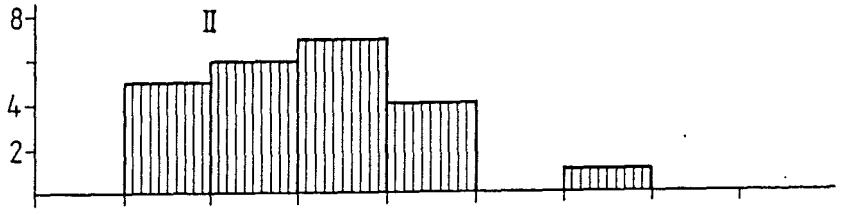
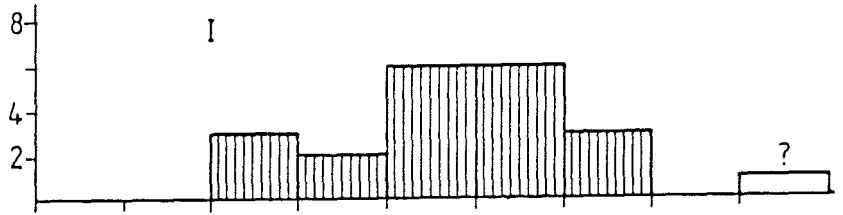


Fig. 2

