

Orde of wanorde. De stabiliteit van populaties in theorie
en in het veld

P.J. den Boer

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

(Mededeling No. 391 van het Biologisch Station Wijster)

Inleiding

De wetenschap heeft zich 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.

Biologen worden als geen andere wetenschappers geconfronteerd met een schier eindeloze diversiteit aan verschijnselen, die haast lijkt te vragen om het krachtdadig scheppen van orde. Het hoeft dan ook niet te verbazen, dat biologen dikwijls te snel grijpen naar wiskundige modellen; immers, als je moet wachten met het maken van een passend model tot alle aspecten van het verschijnsel voldoende zijn onderzocht, heb je waarschijnlijk je pensioen al gehaald. Biologische verschijnselen zijn haast per definitie complex en maar al te dikwijls zelfs ondoorzichtig. Een beetje geweld gebruiken bij het scheppen van orde in biologische verschijnselen lijkt dus al bij voorbaat te verontschuldigen. Bovendien hebben we het excuus, dat we ons model later nog kunnen bijstellen, of zelfs helemaal verwerpen. Maar dat laatste blijkt, met name in de oecologie, niet zo vanzelfsprekend en op heftige, emotionele weerstanden te stuiten. Ook dat is niet geheel onbegrijpelijk, want het bijstellen van onze modellen betekent vrijwel altijd verlies van eenvoud en daarmee ook verlies aan schoonheid en aan overtuigingskracht. Het wordt echter nog erger, wanneer we wel steekhoudende argumenten tegen een mooi, eenvoudig model kunnen aanvoeren, maar er geen overtuigend model voor in de plaats kunnen stellen. Dit betekent in feite directe vernietiging van orde in ons denken, en dat is voor veel biologen - vooral wanneer ze ook wiskundig geschoold zijn - blijkbaar onaanvaardbaar.

In de eerste helft van deze eeuw verkeerden populatie-oecologen in deze weinig benijdenswaardige positie. Velen van hen meenden bezwaar te moeten aantekenen tegen de in zwang geraakte regulatie-modellen voor dierlijke

populaties, die gebaseerd waren op het model voor logistische groei van Verhulst (1839), maar konden er geen fundamenteel andere modellen voor in de plaats stellen. Het bleef bij het ontwerpen van varianten op de eenvoudige regulatie-modellen, of bij het verwerpen van dat soort modellen zonder het voorstellen van een gelijkwaardig alternatief.

Bezwaren tegen de regulatie-modellen

Zoals U weet stelt men zich voor dat een populatie van identieke individuen in een gunstig, constant en homogeen milieu exponentieel groeit volgens de differentiaalvergelijking $dN/dt = rN$ (r is "intrinsic rate of increase", de constant geachte potentie tot reproductie). Wanneer dat milieu bovendien gesloten is, zal er al snel een beperking van die groei optreden onder invloed van de "carrying capacity" (draagkracht) K van dat milieu en is de logistische groei $dN/dt = rN.(K-N)/K$. Nicholson (1933) realiseerde zich, dat individuen zich niet onmiddellijk na hun geboorte kunnen voortplanten, zodat het nodig was een "time-lag" in die groei in te bouwen, echter met de kans dat de daardoor ontstane aantals-oscillaties gaan genereren. Dit was door het invoeren van andere voorwaarden wel weer te voorkomen, maar vereiste ook het handhaven van een constante leeftijdsopbouw (stable age distribution). Ik ga verder niet in op de vele varianten die, om te ontkomen aan de weinig reële voorwaarden van deze modellen, zijn voorgesteld.

Hoe die varianten op het logistische groeimodel er ook uitzien, ook de stochastische versies, ze hebben gemeen, dat men zich een al of niet constante "evenwichtsdichtheid" (of een evenwichtsgebied) voorstelt, waarboven negatief dichtheidsafhankelijke processen de dichtheid sterker beperken naarmate de overschrijding van de "norm" groter is. Langs die weg zou een te sterke overschrijding van de draagkracht en daarmee aantasting van de levensvoorwaarden van de populatie (men denkt daarbij vooral aan voedsel) kunnen worden voorkomen, of althans kunnen worden teruggebracht tot een zeldzame gebeurtenis. Wat in deze modellen opvalt, is dat alleen hoge dichtheden op dichtheidsafhankelijke wijze worden beperkt, blijkbaar wordt het uitgroeien van lage dichtheden naar het "evenwichtsgebied" als iets vanzelfsprekends beschouwd. Daarvoor zijn verschillende redenen: 1) men gaat nog steeds uit van het logistische groeimodel, zodat er beneden de norm altijd toename van aantallen is; 2) men stelt zich voor dat populaties overwegend onder gunstige omstandigheden leven, wat minder vreemd is dan het op het eerste gezicht lijkt te zijn, daar deze regulatie-denkbepelden vooral door toegepaste entomologen, die voor de opgave stonden schadelijke insecten onder de duim te houden, zijn ontwikkeld; 3) natuurlijke selectie begunstigt per definitie individuen met de grootste nakomelingschap, zodat in reeds lang gevestigde populaties de reproductie gemaximaliseerd zou zijn. Het logistische groeimodel lijkt dus te worden ondersteund door een altijd aanwezige overproductie, die tevens de drijvende kracht is achter

deze regulatie van aantallen.

Tegen deze voorstelling van zaken is al vroeg protest aangetekend door entomologen met een meer algemene veldervaring. Thompson (1929, 1939) wijst op het grote aantal factoren, dat de aantallen in natuurlijke insectenpopulaties bepaalt, en op de enorme variatie in effect hiervan, waardoor er nauwelijks ruimte overblijft voor dichtheidsafhankelijke correcties van die aantallen. Ook Uvarov (1931) wijst hierop en veronderstelt dat alleen al de vrijwel volledige temperatuurafhankelijkheid van nagenoeg alle populatieprocessen er bij insecten voor zorgt, dat de invloeden van eventuele dichtheidsafhankelijke aantalscorrecties in deze onafhankelijke effecten verloren zullen gaan, zodat we onder veldomstandigheden weinig van regulatie mogen verwachten. Andrewartha & Birch voegen hier in hun boek "The distribution and abundance of animals" (1954) nog aan toe, dat natuurlijke populaties zijn opgebouwd uit locale clusters, waarin over het algemeen de veranderingen in aantallen verschillend zijn, zodat de homogene regulatiemodellen geen beeld van de werkelijkheid geven. Daarnaast wijden zij een heel hoofdstuk (60 paginas) aan "underpopulation", waarin zij aan de hand van talrijke voorbeelden laten zien, dat de aantallen in de meeste populaties ver onder hun draagkracht fluctueren, zodat de modellen, die op de invloed van het bereiken van de "carrying capacity" berusten ten minste een belangrijk deel -en volgens hen het grootste deel- van de werkelijkheid missen. Hun boek leidde tot een diepgaande controverse tussen veldoecologen en theoretici, die zelfs nu nog niet is overbrugd. Milne (1957, 1958) probeerde hierin te bemiddelen door er op te wijzen, dat er in feite maar ~~een~~ volledig dichtheidsafhankelijke factor bestaat, namelijk concurrentie tussen populatiegenoten. Deze factor kan pas een significante invloed hebben als er een tekort gaat optreden, d.w.z. wanneer de "carrying capacity" dicht wordt genaderd. Daar populaties dikwijls ver onder de draagkracht van hun milieu fluctueren o.i.v. perioden met ongunstige fysische omstandigheden (weer), kijken veldoecologen als Andrewartha & Birch en theoretici als Nicholson naar verschillende verschijnselen, die elkander niet behoeven uit te sluiten. Deze verstandige taal wordt echter niet op prijs gesteld en Milne wordt -vooral door de regulationisten- verguisd. Vooral in Australië, waar zowel Andrewartha & Birch als Nicholson opereerden, laaiden de ruzies hoog op. Maar ook wanneer Schwerdtfeger (1935, 1941) geduldig probeert aan te tonen, dat de ineenstorting van insectenplagen in bossen niet het gevolg is van ~~een~~, blijkbaar "regulerend" proces, maar het gezamenlijk resultaat van een aantal invloeden, waaronder zowel dichtheidsafhankelijke (parasieten, roofvijanden, voedseltekort) als onafhankelijke (vooral weersinvloeden) factoren een belangrijke rol spelen, meent Varley (1949) dit af te kunnen doen met: "Thus, after a useful critique of a number of theories, Schwerdtfeger seems to relapse into obscurantism".

Risicospreiding als alternatief voor regulatie van aantallen

Juist toen het boek van Andrewartha & Birch uitkwam probeerde ik mij een beeld te vormen van de dynamica van natuurlijke insectenpopulaties. Het viel me op dat men in de hitte van de strijd dreigde te vergeten waar het allemaal om was begonnen: het zoeken van een verklaring voor de stabiliteit van populaties. De regulationisten konden zich niet voorstellen dat populaties honderden jaren of nog langer zouden kunnen blijven bestaan zonder een effectief regulerend systeem, terwijl de critici verzuimden om een alternatief voor die stabiliteit te bedenken. Andrewartha & Birch (1954) maakten duidelijk, dat dit probleem alleen kan worden opgelost als men populaties op de juiste schaal bestudeert. Zij lieten zien, dat lokale populaties wel degelijk geregeld uitsterven, maar ook weer snel kunnen worden gevestigd. Zij beschouwden dit als een soort spel "hide and seek" en illustreerden het aan de hand van de wisselwerking tussen Opuntia en Cactoblastis. Groepjes Opuntia-cactussen worden door de larven van Cactoblastis opgevreten, waarna ook de lokale populatie van Cactoblastis uitsterft, maar intussen hebben zich uit zaad nieuwe groepjes Opuntia ontwikkeld, die na verloop van tijd door Cactoblastis-motten worden ontdekt en met eieren belegd, waarna de cactussen weer geleidelijk door de larven worden opgevreten, enz. Op een grotere schaal, bijv die van heel Australië, blijven zowel Opuntia als Cactoblastis bestaan (Birch, 1971). Wanneer we de stabiliserende invloed van regulatie willen afwegen tegen alternatieven zullen we populaties dus op het juiste schaalniveau moeten bestuderen, d.w.z. we moeten werken met groepen waarin de individuen elkaar ook werkelijk -direct of indirect- kunnen beïnvloeden. Later (Den Boer, 1977, 1979) zou ik deze eenheden van populatie "interactiegroepen" noemen. Voor Cactoblastis bestaat zo'n interactiegroep dus uit de larven die leven in dezelfde cluster Opuntia's (of zelfs in één cactus). In hoeverre zo'n Cactoblastis-interactiegroep wordt gereguleerd is echter nauwelijks interessant, daar de populatie door blijft groeien totdat de Opuntia's afsterven en ook de lokale Cactoblastis-groep verdwijnt. Dat wil echter nog niet zeggen, dat bij andere soorten "interactiegroepen" niet effectief "gereguleerd" zouden kunnen worden. Maar we zullen lokale populaties moeten bestuderen om het "regulerend mechanisme", als dat er al zou zijn, op het spoor te kunnen komen.

Daar literatuurgegevens over veldpopulaties mij er niet van konden overtuigen, dat een "regulerend mechanisme" algemeen in lokale populaties werkzaam zou zijn, zocht ik naar een mogelijk alternatief voor de soms toch wel opvallende stabiliteit van lokale populaties. Omstreeks 1961 had ik stimulerende discussies met Herman Klomp n.a.v. denkbeelden, die hij publiceerde in Klomp (1962), waardoor ik mij realiseerde dat, wanneer een groot aantal factoren tesamen de verandering in aantallen van generatie op generatie (de netto reproductie $R = N_t/N_{t-1}$) zou bepalen, dit over een groter aantal generaties een relatief gunstig, d.w.z. stabiliserend, effect op het fluctuatiepatroon van aantallen zou moeten hebben. Ik verwachtte namelijk

dat de verdeling van R-waarden door een groter aantal factoren regelmatig zou worden en zich meer zou samentrekken rondom het gemiddelde. Bovendien meende ik, dat met meer factoren de runs van R-waarden boven 1 (toenemende aantallen) resp. die beneden 1 (afnemende aantallen) gemiddeld korter zouden worden dan in bepaalde veldpopulaties, totdat ze ongeveer random zouden zijn (tussen 2 en 4 generaties). Beide effecten samen zouden voor veel factoren de aantallen tussen nauwere grenzen doen fluctueren dan voor weinig factoren (de **log-range** $LR = \log(\text{hoogste dichtheid}) - \log(\text{laagste dichtheid})$ zou kleiner worden). Dit zou de kans op het bereiken zowel van extreem hoge als van extreem lage waarden doen afnemen, zodat de levensduur van de populatie zou worden verlengd. Om deze hypothese te toetsen gebruikte ik als "factoren" maandgemiddelden van 10 weersfactoren voor De Bilt uit lijsten van het KNMI over de jaren 1901-1930, en wel zodanig dat ik me iets voor kon stellen bij die invloeden van het weer op bepaalde stadia van een fytofaag insect. Vervolgens koos ik een bepaalde range van R-waarden, bijv. 1/6 tot 6 en rekende de frequentieverdeling voor de 30 waarden (voor elk jaar ~~een~~) van elk van de weersfactoren afzonderlijk, of voor de 30 producten van twee of meer weersfactoren uit hetzelfde jaar, zodanig evenredig om, dat de frequentie van zowel $R = 1/6$ als die van $R = 6$ zo dicht mogelijk bij 1/30 lag. Op deze wijze bleven de ranges van R-waarden voor alle combinaties van 1, 2, 3, ..., tot 10 weersfactoren binnen dezelfde grenzen en waren de fluctuatiepatronen dus direct vergelijkbaar. Verdere details zal ik U besparen, die zijn te vinden in Mededeling 127 van het Biologisch Station te Wijster (Den Boer, 1966). Hier zij slechts vermeld, dat naarmate meer weersfactoren het fluctuatiepatroon van aantallen bepaalden die aantallen, gemiddeld genomen, inderdaad binnen nauwere grenzen bleven, doordat extreme R-waarden minder frequent voorkwamen en runs van toenemende resp. afnemende aantallen korter werden. We mogen dus verwachten, dat dit een gunstig effect heeft op de overlevingsduur van een locale populatie, en daarmee een alternatief zou kunnen zijn voor de hiervoor noodzakelijk geachte regulatie van aantallen.

Voor ik begon aan al het rekenwerk, dat aan de constructie van dit model verbonden was -dat moest in 1961, althans in Wijster, allemaal nog met een rekenlineaal- bracht ik een bezoekje aan het Instituut voor Theoretische Biologie in Leiden, om er zeker van te kunnen zijn dat mijn model wiskundig in orde was. Daar ontmoette ik Hans Reddingius, die wel iets zag in dit alternatief voor regulatie in aantallen, en er volgde een uitgebreide correspondentie. Toen ik, jaren later, het uitgewerkte model besprak voor de Discussiekring Populatie-dynamica (Den Boer, 1966), kon Hans de waarschijnlijkheid van de resultaten dan ook met enkele wiskundige stellingen (o.a. de ongelijkheid van Bienaymē-Tsjebusjbf) ondersteunen. Daar hij zelf door het werk aan zijn proefschrift "Gambling for existence" (1971) sterk bij deze materie was betrokken, stelde hij voor mijn model vollediger te draaien op de Telefunken-computer van het Rekencentrum in Gronigen, waarna

we de resultaten, tesamen met die van een model dat Hans intussen zelf had gemaakt over het effect van migratie tussen verschillend fluctuerende subpopulaties, zouden kunnen publiceren. Maar daarvoor was het wel nodig, dat ik eerst mijn denkbeelden over de stabiliteit van populaties, waarop beide modellen berustten, zo snel mogelijk zou publiceren, zodat Hans daar in zijn proefschrift naar zou kunnen verwijzen.

Allereerst moest dit stabiliserende effect van het aantal factoren, dat tesamen de aantalsveranderingen van generatie op generatie in een populatie bepaalt, een naam hebben. Na ampel overleg met collega's noemde ik het "risicospreiding" (den Boer, 1968), omdat het risico van een sterke aantalsverandering, en daarmee van uitsterven van de populatie, a.h.w. gespreid is over een aantal factoren met ieder een verschillende invloed, zodat dit risico daardoor wordt verminderd. Het werd mij al spoedig duidelijk, dat dit risico niet alleen gespreid is over een aantal externe factoren, maar evenzeer over een aantal fenotypen en/of leeftijdsklassen met verschillende gevoeligheden voor geregeld, maar onvoorspelbaar optredende waarden van omgevingsvariabelen. We hadden al eerder bedacht, dat het uitsterfrisico van een grotere populatie effectief kan zijn gespreid over een aantal deelpopulaties met onderling verschillende aantalsfluctuaties als die deelpopulaties door voldoende uitwisseling van individuen met elkaar zijn verbonden. Dit kon overtuigend worden geïllustreerd m.b.v. de simulatiemodellen van Hans in onze gemeenschappelijke publikatie (Reddingius & Den Boer, 1970): geheel geïsoleerde deelpopulaties fluctueren heftig (NMSP). Zodra er migratie plaatsvindt tussen deelpopulaties worden de aantalsfluctuaties in de populatie als geheel sterk genivelleerd (Fig. 1). In dat geval doet het er niet zo veel meer toe of die migratie dichtheidsafhankelijk of -onafhankelijk is en/of de deelpopulaties een uniforme of heterogene leeftijdsopbouw hebben. Gemiddeld is de migratie in alle gevallen blijkbaar sterk genoeg om de belangrijkste verschillen tussen de fluctuatiepatronen van de deelpopulaties weg te werken. Later zou Robert van der Eijk (1987) m.b.v. simulatiemodellen laten zien, dat enkele procenten uitwisseling van individuen tussen verschillend fluctuerende deelpopulaties -ondanks aanzienlijke dispersieverliezen- al voldoende is om de uitsterfkans van de populatie als geheel sterk te verlagen, vooral doordat de deelpopulaties veel langer blijven bestaan en er ook een redelijke kans op hervestiging is. Deze spreiding van het uitsterfrisico is ook nog effectief als deelpopulaties geregeld uitsterven maar voldoende worden gecompenseerd door (her)vestigingen, zoals Andrewartha & Birch (1954) al lieten zien met het "hide and seek"-spel van Opuntia en Cactoblastis.

Gambling for existence

In zijn proefschrift bespreekt Hans Reddingius (1971) de wiskundige implicaties van de meest gebruikte regulatie-modellen, en komt tot de conclusie dat deze wat betreft de toepasbaarheid op veldpopulaties wel

enkele problemen oproepen. Gezien het stochastische karakter van aantalsveranderingen zouden veldpopulaties als Markov ketens kunnen worden beschouwd, en hij gaat na wat dit voor gevolgen heeft voor de bruikbaarheid van begrippen als dichtheidsafhankelijkheid en evenwichtsdichtheid. Deze blijken in een stochastische context veel van hun aantrekkelijkheid te verliezen, zodat hij voorstelt om toetsbare populatiehypotheseën bij voorkeur te definiëren in termen van uitsterf- en overlevingskansen. Daarbij zou een begrip als "risicospreiding" een belangrijke rol kunnen gaan spelen. Omdat populatie-oecologen echter graag in termen van dichtheidsafhankelijkheid en regulatie van aantallen denken, gaat hij vervolgens na welke statistische moeilijkheden worden opgeroepen door in de literatuur voorgestelde "regulatie"-toetsen, en besluit met het bespreken van een aantal toetsen die hiervoor wel bruikbaar zouden zijn.

Mede na de stimulerende discussies die we in 1970 in Oosterbeek (Den Boer & Gradwell, 1971) met de belangrijkste populatie-oecologen hadden, verwachtte ik eigenlijk dat "Gambling for existence" een opening zou hebben gemaakt naar een nieuwe aanpak van populatieproblemen. Hans had kennelijk overeenkomstige verwachtingen, getuige de uitspraak op pagina 98 van zijn proefschrift: "And just as the theory of probability has become one of the most interesting parts of mathematics, the study of gambling for existence in living nature is likely to become one of the most interesting branches of modern biology" (Reddingius, 1971). Aanvankelijk leek het daar ook wel op, er werd meer aandacht besteed aan ruimtelijke heterogeniteit en ons gezamenlijke stuk over risicospreidings-modellen werd veel opgevraagd en later ook wel geciteerd. Maar zover ik weet werd de regulatietoets van Hans nooit gebruikt, wat trouwens al evenmin leek te gebeuren met de wat later gepubliceerde, vrijwel identieke toets van Bulmer (1975). De interesse, die er toch nog leek te bestaan, ebde ~~grotendeels~~ grotendeels weer weg, waarschijnlijk onder invloed van twee nieuwe ontwikkelingen: 1) een sterk groeiende interesse in systeemtheoretische modellen in de oecologie, die bovendien de wind meekreeg door de snelle ontwikkeling van grote computers; 2) een verschuiving van aandacht bij oecologen naar soortspecifieke en individuele eigenschappen, zich uitend in begrippen als "life strategies", "life tactics", "optimal foraging", "niche differentiation", enz. Alleen het nieuwe boek van Andrewartha & Birch "The ecological web" (1984) is in hoge mate opgebouwd rondom risicospreiding. Maar ik krijg niet de indruk dat dit boek door veel oecologen wordt gebruikt. Blijkbaar was de motor achter de populatie-dynamica, de noodzaak tot "biological control" door de sterke ontwikkeling van chemische plaagbestrijding al eerder stilgevallen. We mogen hopen, dat onder de druk van de groeiende milieuproblemen deze motor weer op gang zal worden gebracht, en dan vooral in termen van uitsterf- en vestigingskansen van populaties.

Evidentie voor risicospreiding

Na ons gezamenlijk optreden omstreeks 1970, zag ik het als mijn voor- naamste taak om te laten zien, dat risicospreiding niet alleen een geves- tigd begrip is voor economen en een bron van inkomsten is voor verzeke- ringsmaatschappijen, terwijl het voor oecologen een leuk uitgangspunt kan zijn voor simulatiemodellen, maar dat het ook werkelijk iets te betekenen heeft voor het overleven van veldpopulaties. Aan de hand van een aantal grafieken wil ik nu laten zien, wat we tot dusverre aan evidentie bijeen hebben weten te brengen.

De invloed van het aantal factoren op het fluctuatiepatroon van aantal- len is in het veld erg moeilijk, zo niet onmogelijk, te toetsen. Daarom grijp ik hiervoor terug op de kweekresultaten van Utida (1957) met de bonenkever Callosobruchus chinensis. Hij kweekte deze kever gedurende 68 generaties in een aantal laboratoriumpopulaties met parasieten, in de ene kweek met slechts ~~een~~ parasietsoort, en in een andere, onder overigens precies dezelfde kweekomstandigheden, met twee parasietsoorten, die met een verschillende taktiek op verschillende stadia van de kever aangrijpen. De resultaten laten duidelijk zien wat het effect van ~~een~~ resp. twee verschil- lende mortaliteitsfactoren is op de Callosobruchus-populatie: (1) met 2 i.p.v. 1 parasietsoorten neemt de variantie van R af met 53%, (2) wordt het gebied waarbinnen de aantallen fluctueren 28% nauwer, (3) neemt de trend in aantallen af met 37%, en (4) neemt het aantal omkeerpunten in de aantals- veranderingen (van toe- naar afnemend en omgekeerd) toe van 34 naar 40 (Fig. 2). Ondanks dat het aantalsniveau met twee parasietsoorten 50% lager ligt dan met ~~een~~ laten simulaties met deze verschillende fluctuatiepatronen zien, dat de verwachte overlevingsduur voor de eerste populatie (2 parasie- ten) meer dan twee maal langer is dan voor de laatste.

Wanneer de aantalsveranderingen in veldpopulaties over het algemeen door veel verschillende factoren zouden worden bepaald, mag men verwachten dat de frequentieverdeling van R-waarden van de meeste veldpopulaties sterk zal naderen tot een log-normale verdeling. We konden deze verwachting uit de gegevens, die we omtrent een groot aantal loopkeversoorten in de loop van 30 jaar verzamelden, voor 64 soorten toetsen, en we vonden bij geen van die 64 soorten een significante afwijking van een log-normale verdeling (Fig. 3). Dit is weliswaar geen bewijs voor een groot aantal verschillende facto- ren, dat de R-waarden zou bepalen, maar het is wel interessante "circum- stantial evidence" in die richting. Bovendien geven deze log-normale verde- lingen ons de mogelijkheid om op eenvoudige wijze realistische aantalsfluc- tuaties voor de afzonderlijke soorten te simuleren (zie Den Boer, 1985).

Bij de meeste loopkeversoorten overleeft een wisselende fractie van de reproducerende kevers tot een volgend seizoen en neemt dan opnieuw aan de reproductie deel. De netto reproductie R is bij deze soorten dus samenge- steld uit twee delen, "survival" (S) van oude kevers en productie (P) van jonge kevers, dus $R = P + S$. Wij kunnen ons nu afvragen wat het effect van deze heterogene leeftijdsopbouw op het fluctuatiepatroon van aantallen zou

Fig. 4

kunnen zijn, door uit te rekenen hoe dit fluctuatiepatroon er uit zou zien als alleen jonge kevers zich zouden reproduceren en daarna zouden sterven. Uiteraard moeten we dan de productie van jonge kevers zodanig verhogen, dat de ontbrekende overleving van oude kevers wordt gecompenseerd (dus $S = 0$ en elke P wordt vermenigvuldigd met $e^{1/k(\ln N_f - \ln N_p)}$, waarin k = aantal P -waarden, N_f = laatste dichtheid in veldpopulatie, N_p = laatste berekende dichtheid met alleen de veldwaarden voor P). Voor twee soorten, waarin we voor een reeks van jaren oude en jonge kevers hebben onderscheiden, vonden we dat in de constructies met een enkele reproductieperiode per jaar (alleen jonge kevers) de aantallen tussen grenzen fluctueerden, die 50% verder uiteenliggen dan in de veldpopulaties met wisselende aantallen oude kevers (Fig. 4). De heterogene leeftijdsopbouw heeft dus blijkbaar een sterk stabiliserend effect op het patroon van aantalsfluctuaties. Wanneer we beide fluctuatiepatronen, dus met resp. zonder oude kevers, proberen te simuleren (eigenlijk hebben we hiervoor te weinig gegevens, d.w.z. jaren) en dan vergelijken, krijgen we de indruk dat de veldpopulaties met hun heterogene leeftijdsopbouw ongeveer 10 maal langer zouden overleven, dan het homogene alternatief. Overigens moet worden opgemerkt, dat het blijkbaar geen bezwaar is, dat de leeftijdsopbouw in deze veldpopulaties -en bij loopkeverpopulaties in het algemeen- zeer instabiel is (het aandeel van oude kevers varieerde tussen 20 en 90%); ik zou ook niet weten hoe bij deze dieren een stabiele leeftijdsopbouw tot stand zou moeten komen.

Fig. 5

De larven van de loopkever Pterostichus versicolor moeten in de zomer opgroeien in de oppervlakkige lagen van de bodem. Daar de bodemvochtigheid in de heide vooral 's zomers van plaats tot plaats sterk verschilt, en de larven gevoelig zijn voor uitdroging, zal het "recruitment" van deze soort grote lokale verschillen vertonen (Fig. 5). Daardoor zal het fluctuatiepatroon van aantallen in verschillende deelpopulaties (interactiegroepen) over het algemeen verschillend zijn. Daar de soort het heidegebied (Dwingelder Veld) echter ononderbroken bewoond, zal er ruim voldoende migratie van individuen (lopend) tussen interactiegroepen zijn om de deelpopulaties als delen van dezelfde metapopulatie te mogen beschouwen. Het fluctuatiepatroon van aantallen in een gemiddelde deelpopulatie van deze soort is van dien aard, dat we voor een geïsoleerde deelpopulatie een overlevingsduur van maximaal 100-200 jaar zouden mogen verwachten. Voor de metapopulatie, die we ons uit deze 10 deelpopulaties opgebouwd kunnen denken (Fig. 5: bovenste grafiek), zouden we echter (zelfs op het relatief lage aantalsniveau van deelpopulaties) op een overlevingsduur van enkele duizenden jaren mogen rekenen, doordat het uitsterfrisico effectief is gespreid over deze 10 deelpopulaties (Den Boer, 1981, 1986a).

Ik hoop dat ik met deze gegevens heb aangetoond, dat het zeer waarschijnlijk is dat risicospreiding van grote betekenis is voor de overleving van populaties en in bepaalde gevallen tot opmerkelijk stabiele populaties moet kunnen leiden. Het geval van P. versicolor op het Dwingelder Veld laat

zien, dat vooral effectieve ruimtelijke heterogeniteit van grote betekenis lijkt te zijn. Vergelijk hiervoor het fluctuatiepatroon van aantallen voor de metapopulatie van P. versicolor, waar de 10 deelpopulaties verschillend fluctueerden, met dat voor de metapopulatie van Calathus melanocephalus, waar de 10 deelpopulaties, die op dezelfde plaatsen met dezelfde apparatuur werden bemonsterd, synchroon fluctueerden waardoor het fluctuatiepatroon in de metapopulatie niet verschilt van dat in elk van de deelpopulaties, zodat elke vorm van **risicospreiding in de ruimte** ontbreekt (Fig. 6). In het licht van deze gegevens, die allen werden gepubliceerd, had men mogen verwachten, dat "Gambling for existence" op basis van risicospreiding een "hot topic" zou zijn geworden onder populatie-oecologen. Hoewel het bestaan en de betekenis van risicospreiding over het algemeen wordt toegegeven, wordt er verder weinig aandacht aan besteed (met uitzondering van Andrewartha & Birch, 1984). Men is in brede kring van mening, dat naast risicospreiding vooral regulatie van aantallen van belang zou zijn voor de overleving van populaties. Het leek dus noodzakelijk risicospreiding en regulatie van aantallen tegen elkander af te wegen.

Toetsen op regulatie van aantallen

In zijn proefschrift stelde Hans naast andere toetsen op regulatie o.a. voor de R-waarden uit een reeks populatietellingen te permuteren 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 doorelkaar zijn gegooid. Hans 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 at random getrokken permutaties te vergelijken met de veld-LR. Enkele jaren geleden schreef ik hiervoor een computerprogramma en toetste enkele populatiereeksen uit de literatuur. Dit wekte Hans' interesse, zodat we besloten de verschillende regulatietoetsen kritisch door te lichten -en o.a. de "power" te bepalen- om vervolgens de bruikbaar gebleken toetsen toe te passen op zo veel mogelijk gepubliceerde populatietellingen (Reddingius & Den Boer, 1989; Den Boer & Reddingius, 1989). Helaas moesten we ons beperken tot veldpopulaties, die redelijkerwijs mogen worden beschouwd als realisaties van stukken eerste-orde Markov keten, daar vooral de toets van Bulmer (1975), maar in mindere mate ook de permutatie-toets, op deze vooronderstelling berust. Dit komt er op neer, dat alleen tellingen van ~~en~~jarige insecten met slechts

En reproductieperiode per jaar in aanmerking kwamen. Intussen publiceerden Pollard et al. (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), en wij besloten ook deze toets los te laten op de beschikbare veldgegevens.

De resultaten waren niet bemoedigend voor "regulatie" als "**unifying concept in ecology**" (Proc. 1st Int. Congress Ecology, 1974): Geen van de 12 populaties, die aan de voorwaarden voldeden en dus konden worden getoetst, vertoonden significante dichtheidsafhankelijkheid over generaties op 0.05-niveau; 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 ~~en~~ stadium ($P=0.03$ voor larven in augustus: Den Boer & Reddingius, 1989). Daar ook bij het significante resultaat voor de dennespanner van Klomp (1966) enkele kanttekeningen kunnen worden geplaatst wat betreft het effect 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. Ten dele is dit het gevolg van heterogeniteit binnen de populatie (fenotypen, leeftijdsklassen) en in het milieu (aantal factoren, deelpopulaties), die nu juist kunnen bijdragen aan risicospreiding (zie voorgaande), doordat deze grotendeels ongerichte variatie de mate van gedetermineerdheid van een mogelijk dichtheidsafhankelijk proces zullen verzwakken of zelfs geheel teloor doen gaan. Daaruit valt bijv. te verklaren, dat de sterk dichtheidsafhankelijke predatie op de poppen van de wintervlinder in Wytham Wood (Oxford) noch een significante bijdrage levert aan dichtheidsafhankelijkheid over generaties (volgens de toets van Pollard et al., 1987: $P=0.415$ voor larven en $P=0.274$ voor adulten), noch aan significante regulatie van aantallen (Bulmer, n.s.; permutatietoets $P=0.064$ resp. $P=0.164$: Den Boer & Reddingius, 1989): de dichtheidsafhankelijkheid van deze predatie gaat weer verloren in de veel grotere variatie van de sleutelfactor "winter disappearance", en wordt daarmee, zonder dat er nog een speciaal effect van die factor valt te traceren, opgenomen in het totaal van factoren dat het aantalsverloop over generaties bepaalt (Den Boer, 1986b, 1988).

Op grond van het voorgaande ben ik het dan ook niet eens met Hassell (1986), dat de dichtheidsafhankelijkheid, die kan worden vastgesteld binnen deelpopulaties of zelfs binnen "patches", 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 stochastische processen 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 zal

het effect ook op populatieniveau aantoonbaar zijn. 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 weggenivelleerde 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 C. melanocephalus op het Dwingelder Veld. Voor beide soorten, maar vooral voor C. melanocephalus, werd in de verschillende deelpopulaties negatief dichtheidsafhankelijke eiproductie vastgesteld, wat Baars & Van Dijk (1984) aanleiding gaf om deze populaties 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 genivelleerd 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 (het laatste juist a.g.v. het asynchrone verloop van de aantalsfluctuaties, zie het voorgaande en Fig. 6). Dit alles betekent natuurlijk niet, dat dichtheidseffecten binnen deelpopulaties (of patches) geheel zonder betekenis zouden zijn, integendeel; maar men zal die betekenis allereerst in het betreffende populatie-onderdeel zelf moeten zoeken, en voorzover zij doorwerken tot in de samengestelde populatie -en dat is strict genomen, evenals voor alle kwantitatief belangrijke invloeden, vrijwel zeker het geval- is het effect op fluctuatiepatroon en overlevingskans van de populatie niet eenvoudig het verlengde van die locale invloeden en daardoor meestal niet direct voorspelbaar, zodat het uiteindelijke effect heel goed ongunstig kan zijn (verg. Den Boer, 1986a, 1987a, 1988)

Discussie

Het zal U na dit alles niet verbazen, dat ik nog steeds van mening ben dat "Gambling for existence" ons over het algemeen een realistischer beeld van populatieprocessen zal geven dan de op logistische groei gebaseerde "Struggle for existence" (bijv. d'Ancona, 1954). 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 (1964) veronderstelde. Daar zit meer achter! Ik vermoed dat vooral het feit, dat risicospreiding er bij voorbaat van uitgaat dat men een zekere mate van indeterminisme, of zo men wil "wanorde", aanvaardt, emotionele weerstanden oproept, want een onderzoeker ziet "orde scheppen" als zijn taak (zie Inleiding). 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-oecoloog 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 nu vraag ik slechts: 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 apparaat, de waarschijnlijkheidsrekening (bijv. Feller, 1968) worden aangepakt.

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. De steekproefruimte van situaties, waarin een stapsgewijs doorgevoerde, causale analyse tot werkelijk inzicht zal leiden, is kleiner dan dikwijls wordt verondersteld. Onvoorspelbaar variërende omstandigheden blijven namelijk niet beperkt tot terrestrische milieus in de gematigde streken. Wolda (1978) 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); zelfs het aantalsniveau waarop deze fluctuaties plaatsvinden is hieraan ondergeschikt (zie Den Boer, 1981: Fig. 4). Kane & Ryan (1983) toonden aan, 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 ook discussie na Connell, 1971): zelfs binnen de diep in grotten levende populaties van de loopkever Neaphaenops tellkampffii bijv. is de genetische variatie niet minder groot dan voor vergelijkbare in het open veld levende populaties (Turranich & Kane, 1979). Begrijp mij goed, ik probeer 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. Het heeft m.i. bijv. geen zin om de stabiliteit van een populatie, waarin de aantallen sterk asynchroon tussen "patches" (waartussen uitwisseling bestaat) fluctueren, toe te schrijven aan "regulatie", die op dichtheidsafhankelijke effecten binnen afzonderlijke "patches" zou moeten berusten, zoals Hassell (1986) probeert te verdedigen (zie Den Boer, 1987b, en ook Bakker, 1971). Vergelijk de hiervoor besproken situatie bij deelpopulaties van P. versicolor op het Dwingelder Veld (Fig. 5) met de metapopulatie, die op het eerste gezicht effectief "gereguleerd" lijkt te zijn.

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, dat er a.g.v. de reproductiedruk, die verondersteld wordt altijd aanwezig te zijn, gedurende een groot deel van de tijd overexploitatie van "bronnen" moet 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 onder de duim te houden. Deze kunstmatige milieus zijn echter ononderbroken en homogeen beplant met de door deze insecten geprefereerde voedselplant, die bovendien meestal -behalve in de bosbouw- 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 (1954) lieten aan de hand van talloze voorbeelden al zien, dat onder meer natuurlijke omstandigheden overexploitatie een 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 (Andrewartha & Birch, 1984), en bij de Larixmot (Zeiraphera diniana) in, alweer homogene, locale larixopstanden in het Engadin, en verder bijv. in de vorm van "hide and seek" bij Cactoblastis ten aanzien van Opuntia (zie hiervoor), 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, dat dit argument onjuist is. 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. lnR te variëren tussen -0.497 en +0.442 (gem. R tussen 0.6 en 1.6), verg. Fig. 3. Simulatiemodellen laten zien, dat zodra de gem. lnR buiten de range -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. Daar we uit praktische overwegingen dichte populaties bestuderen, die onder gunstige omstandigheden leven, zullen we slechts zelden een populatie zien uitsterven. Ik ken hiervan ~~een~~ voorbeeld: Lidicker (1966), maar vele wat meer indirecte aanwijzingen uit eigen onderzoek: Fig. 7 (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 snel kan herstellen, zal de populatie niet definitief uitsterven en wordt de plaag een periodiek verschijnsel, zoals bij de Larixmot (Van den Bos & Rabbinge, 1976), het heidehaantje (Lochmaea suturalis) of de eikenbladroller (Tortrix viridana), waardoor het de aandacht trekt van populatie-oecologen. Hans Reddingius wees er in zijn proefschrift (1971) 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. 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 (1954) 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). Voor de meeste soorten lijkt onder min of meer natuurlijke omstandigheden het bereiken van gevaarlijk lage aantallen dan ook een groter probleem dan het bereiken van de "carrying capacity": **underpopulation** (Andrewartha & Birch, 1954). Het zogeheten **stochastisch uitsterven** van locale

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 aantalsschattingen bijeenbrengen, dat we m.b.v. simulaties op basis van de bijbehorende log-normale verdelingen van R-waarden (Fig. 3) redelijke schattingen van te verwachten gemiddelde overlevingsduren van lokale populaties van deze soorten konden verkrijgen: Fig. 7. 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 (door de Wageningse student Henk de Vries) opnieuw intensief te onderzoeken. Alle 3 kleine, sterk geïsoleerde lokale populaties (in secundaire veentjes) bleken na ruim 25 jaar te zijn verdwenen zonder dat de habitats (o.a. de hoogveenvegetaties) aanwijsbaar waren veranderd. In grotere hoogveenresten (en in ~~een~~ uit 12 bestudeerde veentjes) werd de soort nog steeds aangetroffen.

Daar het geïsoleerd raken van lokale populaties een groeiend probleem vormt voor natuurbeheerders dienen populatie-oecologen 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 natuurlijk allereerst aan modellen zoals Reddingius en Den Boer (1970) die voorstelden, of zoals Den Boer (1981, 1985) ze opbouwde op zijn veldgegevens. Risicospreiding kan echter 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 kunnen toetsen en waaruit we nieuwe gegevens kunnen putten.

Referenties

- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch (1954). The distribution and abundance of animals— Chicago Univ. Press, Chicago.
- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch (1984). The ecological web. More on the distribution and abundance of animals— Chicago Univ. Press, Chicago.
- Baars, M.A. & Th.S. van Dijk (1984). Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. II. Egg production and survival in relation to density— J. Anim. Ecol. 53: 389-400.
- Bakker, K. (1964). Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies— Z. angew. Ent. LIII: 187-208.
- Bakker, K. (1971). Some general remarks on the concepts "population" and "regulation". In: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (eds), Dynamics of populations— PUDOC, Wageningen, pp. 565-567.

- Birch, L.C. (1971). The role of environmental heterogeneity and genetical heterogeneity in determining distribution and abundance. In: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (eds), Dynamics of populations— PUDOC, Wageningen, pp. 109-128.
- Bulmer, M.G. (1975). The statistical analysis of density dependence— *Biometrics* 31: 901-911.
- Connell, J.H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. In: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (eds), Dynamics of populations— PUDOC, Wageningen, pp.298-312.
- D'Ancona, V. (1954). The struggle for existence— *Bibl. Biotheor.* VI, E.J. Brill, Leiden.
- Den Boer, P.J. (1966). Risk-distribution and stabilization of animal numbers— Intern rapport (Med. 127 van het Biologisch Station te Wijster), 18pp.
- Den Boer, P.J. (1968). Spreading of risk and the stabilization of animal numbers— *Acta Biotheor.*, Leiden XVIII: 165-194.
- Den Boer, P.J. (1977). Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside— *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 14: 1-190.
- Den Boer, P.J. (1979). Populations of carabid beetles and individual behaviour. General aspects— *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 18: 145-149.
- Den Boer, P.J. (1981). On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment— *Oecologia (Berl.)* 50: 39-53.
- Den Boer, P.J. (1985). Fluctuations of density and survival of carabid populations— *Oecologia (Berl.)* 67: 322-330.
- Den Boer, P.J. (1986a). Environmental heterogeneity and the survival of natural populations— *Proc. 3rd Eur. Congress Ent. A'dam*, pp. 345-356.
- Den Boer, P.J. (1986b). Density dependence and the stabilization of animal numbers. 1.The winter moth— *Oecologia (Berl.)* 69: 507-512.
- Den Boer, P.J. (1986c). Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. The significance of density-related egg production. In: P.J. den Boer, M.L. Luff, D. Mossakowski & F. Weber (eds), *Carabid beetles, their adaptations and dynamics*, pp. 361-370. Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- Den Boer, P.J. (1987a). Density dependence and the stabilization of animal numbers. 2.The pine looper— *Neth. J. Zool.* 37: 220-237.
- Den Boer, P.J. (1987b). Detecting density dependence (reactie op Hassell, 1986)— *Trends in Ecology and Evolution (TREE)* 2: 77.
- Den Boer, P.J. (1988). Density dependence and the stabilization of animal numbers. 3.The winter moth reconsidered— *Oecologia (Berl.)* 75: 161-168.
- Den Boer, P.J. & G.R. Gradwell (1971) eds, *Dynamics of populations— Proc. adv. study Inst. on "Dynamics of numbers in populations"* (Oosterbeek, The Netherlands, 7-18 Sept. 1970). PUDOC, Wageningen.
- Den Boer, P.J. & J. Reddingius (1989). On the stabilization of animal

- numbers. Problems of testing. 2.Confrontation with data from the field—*Oecologia* (Berl.) (in press).
- Feller, W. (1968). An introduction to probability theory and its applications. Vol.I, 3rd ed.— John Wiley & Sons, New York, London.
- Hassell, M.P. (1986). Detecting density dependence— *Trends in Ecology and Evolution* (TREE) 1: 90-93.
- Kane, T.C. & T. Ryan (1983). Population ecology of carabid cave beetles—*Oecologia* (Berl.) 60: 46-55.
- Klomp, H. (1962). The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations, and the regulation of animal numbers. *Arch. nêrl. Zool.* 15: 68-109.
- Klomp, H. (1966). The dynamics of a field population of the pine looper, *Bupalus piniarius* L. (Lep., Geom.)— *Adv. Ecol. Res.* 3: 207-305.
- Lidicker, W.Z. (1966). Ecological observations on a feral house mouse population declining to extinction. *Ecol. Monogr.* 36: 27-50.
- Milne, A. (1957). Theories of natural control of insect populations— *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.* XXII: 253-271.
- Milne, A. (1958). Perfect and imperfect density dependence in population dynamics— *Nature, London* 182: 1251-1252.
- Pollard, E., K.H. Lakhani & P. Rothery (1987). The detection of density dependence from a series of annual censuses— *Ecology* 68: 2046-2055.
- Proc. 1st International Congress Ecology (1974)— The Hague, 8-14 Sept. 1974, pp. 4-7.
- Reddingius, J. (1971). Gambling for existence. A discussion of some theoretical problems in animal population ecology— *Acta Biotheor.* XX (Suppl.) Leiden, pp. 1-208.
- Reddingius, J. & P.J. den Boer (1970). Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk— *Oecologia* (Berl.) 5: 240-284.
- Reddingius, J. & P.J. den Boer (1989). On the stabilization of animal numbers . Problems of testing. 1.Power estimates and estimation errors—*Oecologia* (Berl.) 78: 1-8.
- Schwerdtfeger, F. (1935). Studien über den Massenwechsel einiger Forstschädlinge— *Z. Forst- und Jagdw.* 67: 15-38, 85-104, 449-482, 513-540.
- Schwerdtfeger, F. (1941). Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten— *Z. angew. Ent.* 28: 254-303.
- Thompson, W.R. (1929). On natural control— *Parasitology* 21: 269-281.
- Thompson, W.R. (1939). Biological control and the theories of the interactions of populations— *Parasitology* 31: 299-388.
- Turanichik, E.J. & T.C. Kane (1979). Ecological genetics of the cave beetle *Neaphaenops tellkampfi* (Coleoptera, Carabidae)— *Oecologia* (Berl.) 44: 63-67.
- Utida, S. (1957). Population fluctuation, an experimental and theoretical approach— *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.* 22: 139-151.

- Uvarov, B.P. (1931). Insects and climate— Trans. Ent. Soc. London 79: 1-247.
- Van den Bos & R. Rabbinge (1976). Simulation of fluctuations of the grey larch bud moth. Simulation Monographs. PUDOC, Wageningen.
- Van der Eijk, R. (1987). Population dynamics of the Gyrinid beetle Gyrinus marinus Gyll. (Coleoptera) with special reference to its dispersal activities— Dissertatie Wageningen.
- Varley, G.C. (1949). Population changes in German forest pests— J. Anim. Ecol. 18: 117-122.
- Verhulst, P.F. (1839). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement— Corr. math. et phys., publ. par A. Quetelet 10, 13 pp.
- Wolda, H. (1978). Fluctuations in abundance of tropical insects— Amer. Naturalist 112: 1017-1045.

Wijster, februari 1989

Tekst bij de figuren

Fig. 1: Dichtheidsfluctuaties in 4 modelpopulaties, die elk bestaan uit 8 gelijke of ongelijke deelpopulaties, waartussen al of niet migratie plaatsvindt. Uit Reddingius & Den Boer (1970).

NMSP= no migration similar populations

DIMSP= density-independent migration similar populations

DIMSP= density-independent migration different populations

DDMDP= density-dependent migration different populations

Fig. 2: Dichtheidsfluctuaties in twee laboratoriumpopulaties van de bonenkever Callosobruchus chinensis L. gedurende 68 generaties.

A. Kweek met ~~een~~ parasietsoort; LR= 4.007, VarR= 4.644, gem.lnR= 0.028

B. Kweek met twee parasietsoorten; LR= 2.874, VarR= 2.186, gem lnR= 0.018. Gewijzigd naar Utida (1957).

Fig. 3: Frequentieverdeling van de netto reproductie(R)-waarden voor enkele abundante loopkeversoorten in Drenthe, vergeleken met de bijbehorende log-normale verdelingen (streeplijnen tussen sterretjes); klassebreedte= 1/2 standaard deviatie. Uit Den Boer (1985).

Links: waarschijnlijkheid (χ^2 -verdeling) dat de verschillen tussen de 2 verdelingen slechts op toeval zouden berusten

Rechts: aantal R-waarden, dat voor die soort beschikbaar was

Fig. 4: Dichtheidsfluctuaties in veldpopulaties van twee loopkeversoorten, waarvan meer dan ~~een~~ leeftijdsklasse deelneemt aan de reproductie (getrokken lijn tussen zwarte stippen), vergeleken met de fluctuaties zoals die met slechts ~~een~~ leeftijdsklasse (met dezelfde gemiddelde netto reproductie) zouden zijn geweest (streeplijn tussen kruisjes).

(a) Links: Calathus melanocephalus

(b) Rechts: Pterostichus versicolor

Fig. 5: Dichtheidsfluctuaties en trend in aantallen (streeplijnen) in 10 deelpopulaties van Pterostichus versicolor op het Dwingelder Veld, vergeleken met de fluctuaties en trend in de populatie, die is samengesteld uit deze deelpopulaties (bovenste grafiek). Den Boer (1986a).

Fig. 6: Aantalsfluctuaties in de samengestelde populaties van twee loopkeversoorten, die in dezelfde jaren op dezelfde plaatsen (als deelpopulaties) werden bemonsterd (uit Den Boer, 1986a):

(a) Pterostichus versicolor (getrokken lijnen tussen kruisjes); verg. Fig.5, en

(b) Calathus melanocephalus (streeplijnen tussen zwarte stippen)

Om vergelijking te vergemakkelijken is voor 1959 dezelfde startwaarde

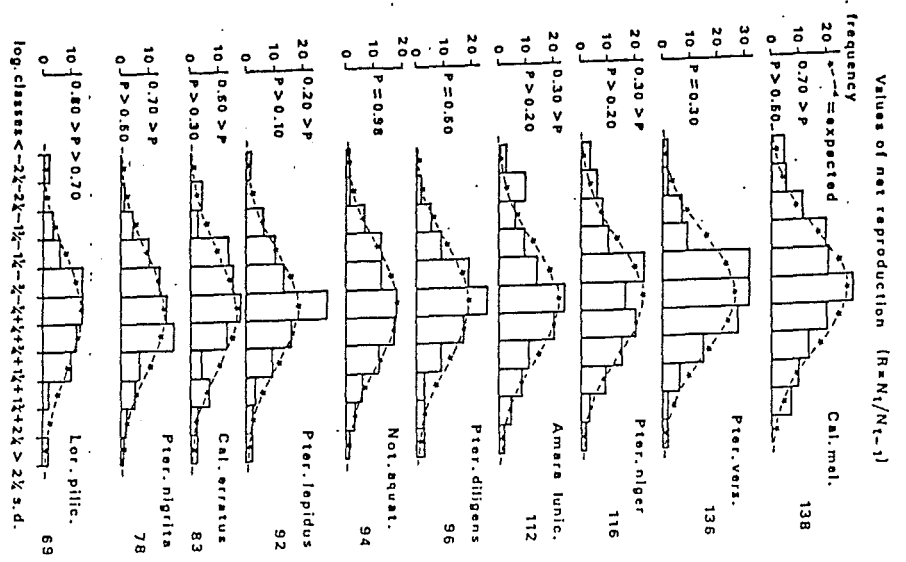
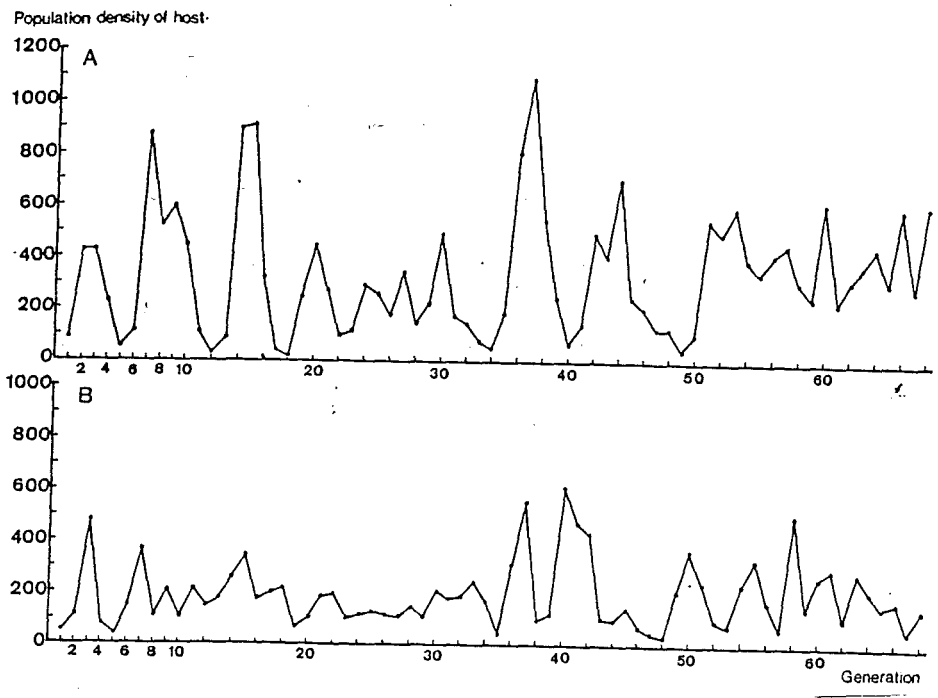
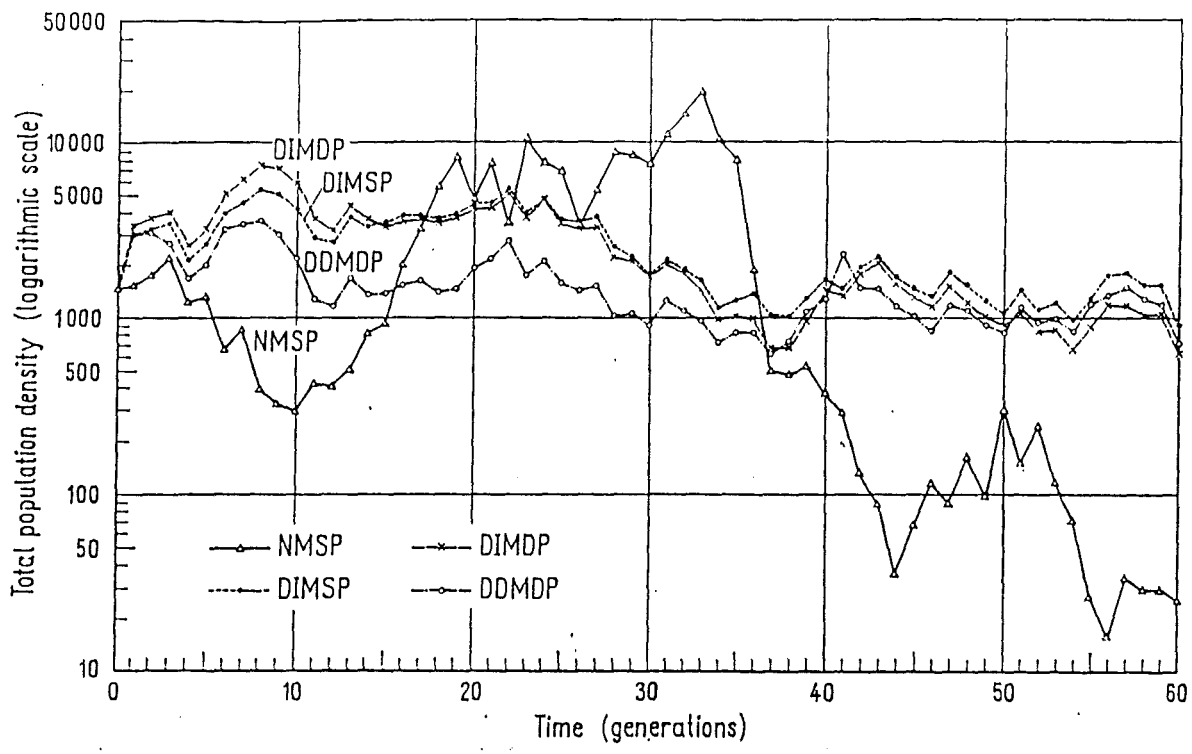
(willekeurig getal) voor de aantallen aangenomen.

Fig. 7: Frequentieverdelingen van verwachte, gemiddelde overlevingstijden (in jaren op maal2-schaal) van locale 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 (geveugeld of gevleugelde exx. niet zeldzaam), daar vliegactiviteiten niet met zekerheid zijn aangetoond;

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



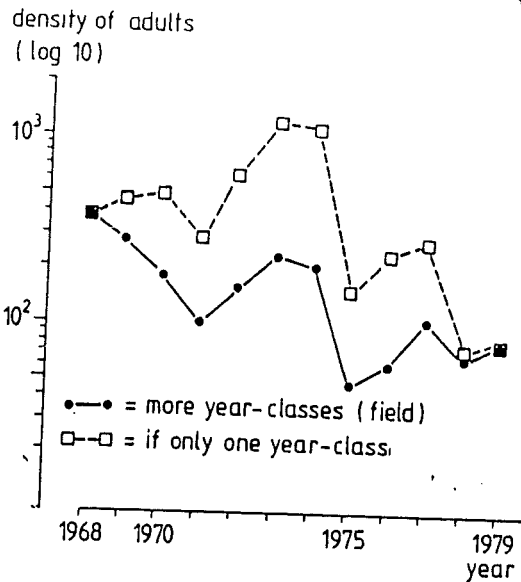
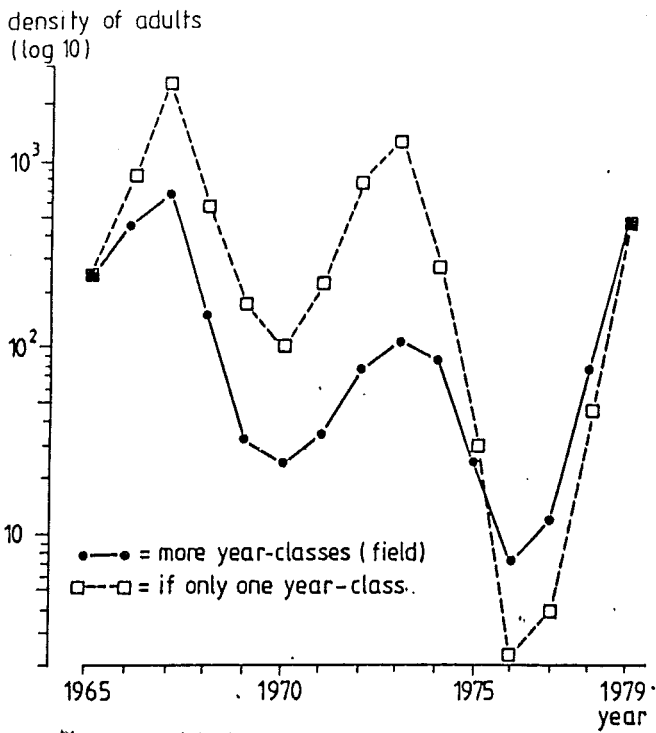


Fig. 4

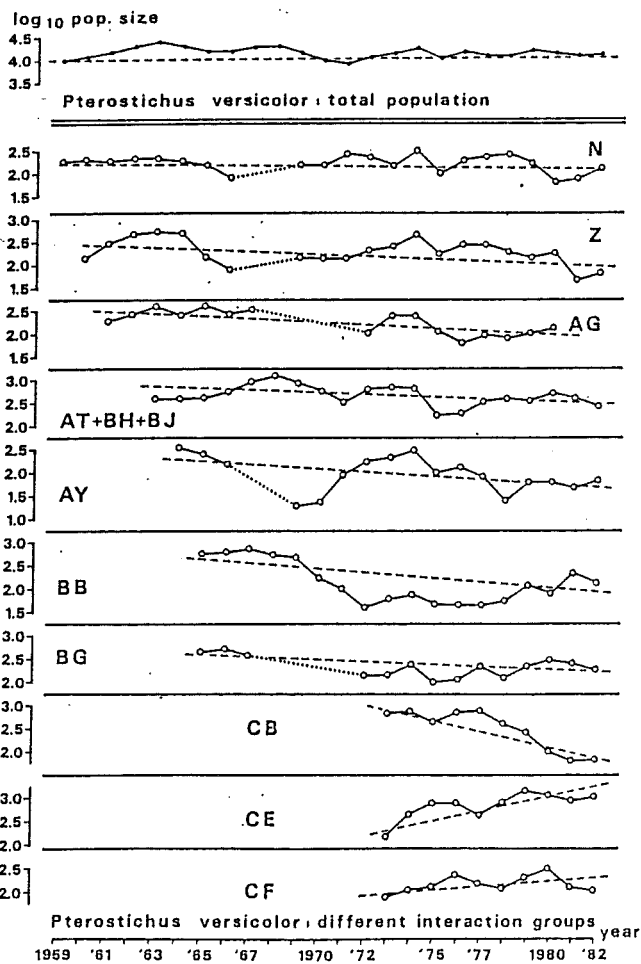


Fig. 5

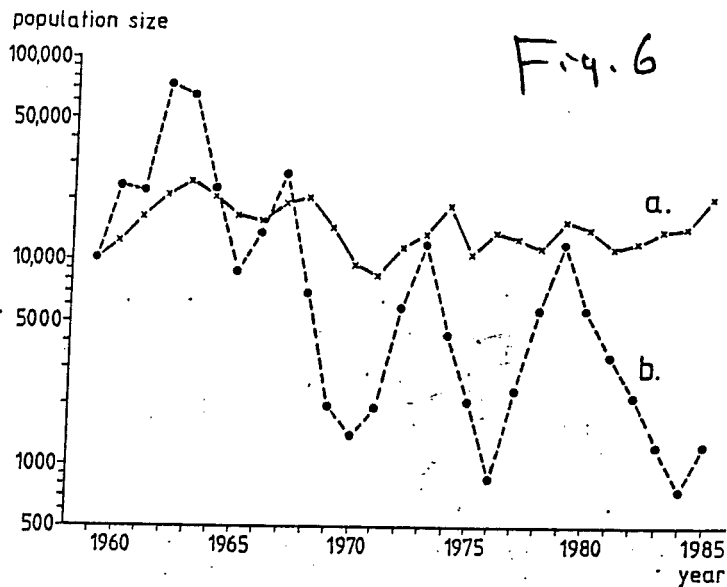


Fig. 6

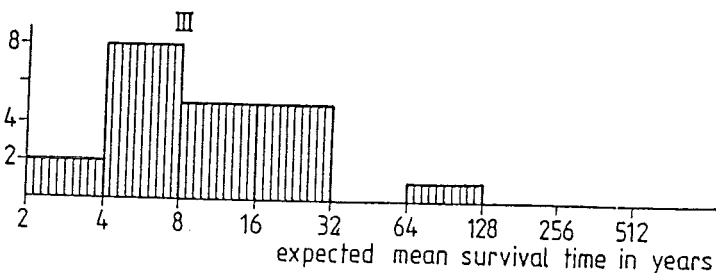
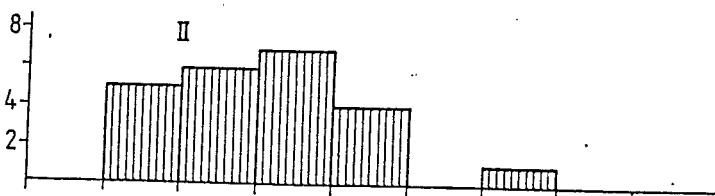
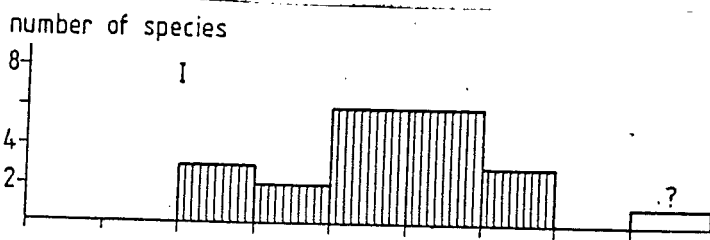


Fig. 7

Verwijzingen naar literatuur in Mededelingen 391 en 399 van het Biologisch Station, Wijster (P.J. den Boer over stabiliteit van populaties)

- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch (1954). The distribution and abundance of animals— Chicago Univ. Press, Chicago.
- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch (1984). The ecological web. More on the distribution and abundance of animals— Chicago Univ. Press, Chicago.
- Baars, M.A. & Th.S. van Dijk (1984). Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. II. Egg production and survival in relation to density— J. Anim. Ecol. 53: 389-400.
- Bakker, K. (1964). Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies— Z. angew. Ent. LIII: 187-208.
- Bakker, K. (1971). Some general remarks on the concepts "population" and "regulation". In: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (eds), Dynamics of populations— PUDOC, Wageningen, pp. 565-567.
- Birch, L.C. (1971). The role of environmental heterogeneity and genetical heterogeneity in determining distribution and abundance. In: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (eds), Dynamics of populations— PUDOC, Wageningen, pp. 109-128.
- Bulmer, M.G. (1975). The statistical analysis of density dependence— Biometrics 31: 901-911.
- Connell, J.H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. In: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (eds), Dynamics of populations— PUDOC, Wageningen, pp.298-312.
- D'Ancona, V. (1954). The struggle for existence— Bibl. Biotheor. VI, E.J. Brill, Leiden.
- Den Boer, P.J. (1966). Risk-distribution and stabilization of animal numbers— Intern rapport (Med. 127 van het Biologisch Station te Wijster), 18pp.
- Den Boer, P.J. (1968). Spreading of risk and the stabilization of animal numbers— Acta Biotheor., Leiden XVIII: 165-194.
- Den Boer, P.J. (1977). Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside— Miscell. Papers L.H. Wageningen 14: 1-190.
- Den Boer, P.J. (1979). Populations of carabid beetles and individual behaviour. General aspects— Miscell. Papers L.H. Wageningen 18: 145-149.
- Den Boer, P.J. (1981). On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment— Oecologia (Berl.) 50: 39-53.
- Den Boer, P.J. (1985). Fluctuations of density and survival of carabid populations— Oecologia (Berl.) 67: 322-330.
- Den Boer, P.J. (1986a). Environmental heterogeneity and the survival of natural populations— Proc. 3rd Eur. Congress Ent. A'dam, pp. 345-356.
- Den Boer, P.J. (1986b). Density dependence and the stabilization of animal numbers. 1.The winter moth— Oecologia (Berl.) 69: 507-512.
- Den Boer, P.J. (1986c). Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. The significance of density-related egg production. In: P.J. den Boer, M.L. Luff, D. Mossakowski & F. Weber (eds), Carabid beetles, their adaptations and dynamics, pp. 361-370. Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- Den Boer, P.J. (1987a). Density dependence and the stabilization of animal numbers. 2.The pine looper— Neth. J. Zool. 37: 220-237.
- Den Boer, P.J. (1987b). Detecting density dependence (reactie op Hassell, 1986)— Trends in Ecology and Evolution (TREE) 2: 77.
- Den Boer, P.J. (1988). Density dependence and the stabilization of animal numbers. 3.The winter moth reconsidered— Oecologia (Berl.) 75: 161-168.

- Den Boer, P.J. & G.R. Gradwell (1971) eds, Dynamics of populations— Proc. adv. study Inst. on "Dynamics of numbers in populations" (Oosterbeek, The Netherlands, 7-18 Sept. 1970). PUDOC, Wageningen.
- Den Boer, P.J. & J. Reddingius (1989). On the stabilization of animal numbers. Problems of testing. 2.Confrontation with data from the field— *Oecologia* (Berl.) 79: 143-149.
- Feller, W. (1968). An introduction to probability theory and its applications. Vol.I, 3rd ed.— John Wiley & Sons, New York, London.
- Hassell, M.P. (1986). Detecting density dependence— *Trends in Ecology and Evolution* (TREE) 1: 90-93.
- Kane, T.C. & T. Ryan (1983). Population ecology of carabid cave beetles— *Oecologia* (Berl.) 60: 46-55.
- Klomp, H. (1962). The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations, and the regulation of animal numbers. *Arch. nêrl. Zool.* 15: 68-109.
- Klomp, H. (1966). The dynamics of a field population of the pine looper, *Bupalus piniarius* L. (Lep., Geom.)— *Adv. Ecol. Res.* 3: 207-305.
- Lidicker, W.Z. (1966). Ecological observations on a feral house mouse population declining to extinction. *Ecol. Monogr.* 36: 27-50.
- Milne, A. (1957). Theories of natural control of insect populations— *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.* XXII: 253-271.
- Milne, A. (1958). Perfect and imperfect density dependence in population dynamics— *Nature*, London 182: 1251-1252.
- Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2 (Suppl.): 132-178.
- Pollard, E., K.H. Lakhani & P. Rothery (1987). The detection of density dependence from a series of annual censuses— *Ecology* 68: 2046-2055.
- Proc. 1st International Congress Ecology (1974)— The Hague, 8-14 Sept. 1974, pp. 4-7.
- Reddingius, J. (1971). Gambling for existence. A discussion of some theoretical problems in animal population ecology— *Acta Biotheor.* XX (Suppl.) Leiden, pp. 1-208.
- Reddingius, J. & P.J. den Boer (1970). Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk— *Oecologia* (Berl.) 5: 240-284.
- Reddingius, J. & P.J. den Boer (1989). On the stabilization of animal numbers . Problems of testing. 1.Power estimates and estimation errors— *Oecologia* (Berl.) 78: 1-8.
- Scudo, F;M; & J.R. Ziegler (1978). The golden age of theoretical ecology. 1923-1940. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 490 pp.
- Schwerdtfeger, F. (1935). Studien über den Massenwechsel einiger Forstschädlinge— *Z. Forst- und Jagdw.* 67: 15-38, 85-104, 449-482, 513-540.
- Schwerdtfeger, F. (1941). Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten— *Z. angew. Ent.* 28: 254-303.
- Thompson, W.R. (1929). On natural control— *Parasitology* 21: 269-281.
- Thompson, W.R. (1939). Biological control and the theories of the interactions of populations— *Parasitology* 31: 299-388.
- Turanichik, E.J. & T.C. Kane (1979). Ecological genetics of the cave beetle *Neaphaenops tellkampfi* (Coleoptera, Carabidae)— *Oecologia* (Berl.) 44: 63-67.
- Utida, S. (1957). Population fluctuation, an experimental and theoretical approach— *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.* 22: 139-151.
- Uvarov, B.P. (1931). Insects and climate— *Trans. Ent. Soc. London* 79: 1-247.
- Van den Bos & R. Rabbinge (1976). Simulation of fluctuations of the grey

- larch bud moth. Simulation Monographs. PUDOC, Wageningen.
- Van der Eijk, R. (1987). Population dynamics of the Gyrinid beetle Gyrinus marinus Gyll. (Coleoptera) with special reference to its dispersal activities—Dissertatie Wageningen.
- Varley, G.C. (1949). Population changes in German forest pests— J. Anim. Ecol. 18: 117-122.
- Verhulst, P.F. (1839). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement— Corr. math. et phys., publ. par A. Quetelet 10, 13 pp.
- Wolda, H. (1978). Fluctuations in abundance of tropical insects— Amer. Naturalist 112: 1017-1045.

Wijster, februari 1989