

HOE KWETSBAAR IS DEZE POPULATIE?

Piet den Boer & Rikjan Vermeulen

Een vraag, die menig natuurbeheerder zich vrijwel dagelijks zal stellen en waarop hij (zij) slechts zelden een bevredigend antwoord zal kunnen geven. Meestal wordt er van uitgegaan, dat in een 'geschikt' milieu die kwetsbaarheid wel mee zal vallen, wanneer die populatie ten minste uit 'voldoende' individuen bestaat. Maar daarmee hebben we al twee onzekerheden ingevoerd. Wanneer is het milieu 'geschikt' en wanneer bestaat de populatie uit 'voldoende' individuen?

Wat de eerste vraag betreft, zal er nog heel wat onderzoek moeten worden gedaan voor we voldoende nauwkeurig zullen kunnen omschrijven waaruit het meest 'geschikte' milieu voor een aantal bedreigde soorten bestaat. Meestal komen we niet verder dan het opnoemen van een aantal belangrijke voorwaarden, waaraan het milieu ten minste moet voldoen om 'geschikt' te kunnen zijn. Koolmezen hebben boomholten of nestkastjes nodig om te kunnen broeden, kikkers hebben water nodig om hun larven (kikkervisjes) te laten opgroeien, vleermuizen hebben schuilplaatsen nodig om te kunnen overwinteren, en zo kunnen we nog wel een poosje doorgaan. Maar koolmezen hebben natuurlijk meer nodig dan alleen een 'geschikte' nestplaats, 'geschikt' voedsel bijvoorbeeld, en dat geldt natuurlijk ook voor kikkers en vleermuizen. Met voldoende subsidies om werkloze biologen aan het werk te zetten, mogen we hopen onze kennis over het meest 'geschikte' milieu voor de meest bedreigde soorten vrij snel te vergroten.

De tweede vraag is zo mogelijk nog moeilijker te beantwoorden. Wanneer bestaat een populatie uit 'voldoende' individuen? Wanneer we hebben vastgesteld dat er nog heel wat heikikkers in de Boerenveensche plassen bij Hoogeveen zitten en er voldoende argumenten zijn om dat milieu als 'geschikt' te beschouwen, mogen we er dan van uit gaan, dat die populatie zich daar zal handhaven zolang dat milieu 'geschikt' blijft, bijvoorbeeld niet wordt verstoord of vervuild? Daarop kunnen we geen bevredigend antwoord geven, omdat het aantal individuen in een populatie een **variabele** is, wat wel zeggen, dat dat aantal voortdurend verandert door sterfte en geboorte. Ook in een bij uitstek 'geschikt' milieu zijn sterfte en geboorte zelfs bij benadering niet constant, maar veranderen voortdurend onder de invloed van **variabele** milieufactoren, zoals weersinvloeden, roofvijanden, kwaliteit en kwantiteit van het voedsel, enz. Daardoor gaat het aantal individuen van een populatie voortdurend op en neer, het **fluctueert**. En nu hangt het helemaal van de grootte van die aantalsveranderingen (de amplitude) af, of en hoelang die populatie zich zal kunnen handhaven. De populatie-dynamica houdt zich bezig met de fluctuatiepatronen van populatie-aantallen en probeert antwoord te geven op vragen als: waardoor worden die fluctuaties

bepaald; kunnen wij de grootte van die fluctuaties beïnvloeden, en zo ja hoe; hoe lang kan een populatie zich handhaven met een bepaald fluctuatiepatroon van aantallen? In het volgende zullen wij ons vooral met het beantwoorden van de laatste vraag bezig houden.

De eerste auteur heeft zich aan de Leidse Universiteit verdiept in populatie-dynamica en toen hij in 1958 aan het Biologisch Station te Rijster ging werken, wilde hij vergelijkend onderzoek doen aan fluctuatiepatronen van populatie-aantallen. Hij wist dat loopkevers betrouwbaar konden worden bemonsterd met vangblikken en daar er 10-40 soorten op een monsterplaats konden worden verwacht, zou hij met series vangblikken de fluctuatiepatronen van 10-tallen loopkeversoorten kunnen bestuderen en vergelijken. Zo gedacht, zo gedaan! Vanaf 1959 tot zijn pensioen in 1991 bemonsterde hij vele min of meer natuurlijke terreinen in Drenthe met standaardseries vangblikken, en verkreeg zo fluctuatiepatronen van vangaantallen van meer dan 60 loopkeversoorten. In de loop van de tijd werd aangetoond, dat op iedere monsterplaats de gesummeerde weekvangsten van een bepaalde soort over een heel jaar (jaarvangst) een vaste fractie is van de populatiedichtheid rondom die serie vangblikken (Baars, 1979a; den Boer, 1979), waardoor de veranderingen in de jaarvangsten van jaar op jaar dus een betrouwbare afspiegeling vormen van het fluctuatiepatroon van populatie-aantallen.

Vanaf het eerste jaar (1959) werd bijzondere aandacht besteed aan de Kralose heide, omdat den Boer zich afvroeg of de aantallen van dezelfde soort op verschillende plaatsen in dit 800 ha grote heideveld op dezelfde wijze zouden fluctueren of misschien een van andere plaatsen afwijkend patroon zouden vertonen, met andere woorden: 'zou elke subpopulatie zijn eigen fluctuatiepatroon vertonen of zouden ze allemaal gelijk fluctueren'? Allereerst moest daarvoor worden uitgezocht welke kevers tot dezelfde subpopulatie behoren, dus op welk oppervlak de kevers rondlopen en elkaar beïnvloeden. Ook dit probleem werd door Martien Baars (1979b) aangepakt. Elke dag zocht hij met een gevoelige zoeker de plaats op waar radioactief gemerkte kevers zich bevonden en markeerde die plaatsen. Door dit voor een aantal kevers weken achter elkaar en in alle seizoenen vol te houden, kon hij voor de twee talrijkste soorten de looppatronen vaststellen en in een computermodel simuleren. In de computer liet hij 1000 'kevers' van elke soort volgens dit patroon lopen en kon zo uitvinden over welk oppervlak zij zich in een heel jaar bewogen. Voor de ene soort, Pterostichus versicolor, bleek dit voor 90% van de kevers een oppervlak van 12 ha rondom een vast punt (bijv. een vangblikserie) te zijn, en voor de andere soort, Calathus melanocephalus een oppervlak van 2 ha. Zo'n groep van bijeen levende kevers noemden we een **interactiegroep**, omdat speciaal die kevers interacties met elkaar zullen vertonen (paren, concurreren, e.d.). Door 1000 gebrandmerkte kevers in groepjes op een vast punt los te laten en op een aantal verschil-

jende afstanden terug te vangen, kon Martien zijn computermodel in het veld toetsen; zijn model bleek met de werkelijkheid overeen te komen. Later werd ook voor andere soorten het oppervlak vastgesteld waarop een interactiegroep rondom een serie vangblikken leeft. In Fig. 1 zijn een aantal fluctuatiepatronen over 20 jaar binnen interactiegroepen van de 7 laaijkste soorten op de Kralose heide weergegeven. Het moet hier worden opgemerkt, dat de fluctuatiepatronen van aantallen in kleine populaties in geïsoleerde habitatresten niet essentieel verschillen van de patronen van interactiegroepen van die soort binnen grote samengestelde (multipartite) populaties op de Kralose heide.

Wat leren we nu van dit soort fluctuatiepatronen? Allereerst zal het zijn opgevallen dat de jaarvangsten zijn uitgezet op een logaritmische schaal (verticaal), d.w.z. op een schaal waarop gelijke afstanden via een vermenigvuldigingsfactor (volgens de logaritme) worden verkregen (bijv. de afstand tussen 10 en 100 $\cdot 10^2$ is gelijk aan die tussen 100 en 1000 $\cdot 10^3$). Dit is nodig omdat de aantallen in een bepaald jaar door vermenigvuldiging (letterlijk) uit die van het voorgaande jaar worden verkregen; volwassen kevers vermenigvuldigen zich en een fractie (vermenigvuldiging met een waarde kleiner dan 1) van de larven en kevers sterft. Daarom noemen we het getal waarmee we de aantallen (jaarvangst) in jaar $t-1$ (N_{t-1}) moeten vermenigvuldigen om die in jaar t (N_t) te krijgen dan ook de **netto reproductie** ($R = N_t/N_{t-1}$). Fig. 1 laat duidelijk zien, dat die R -waarden in verschillende jaren nogal sterk kunnen verschillen, soms blijven de aantallen vrijwel gelijk (zie Fig. 1 en reproductie verschillen dan maar weinig van elkaar), dan wel nemen ze sterk af of juist toe. Als we de R -waarden voor twee interactiegroepen van dezelfde soort in Fig. 1 met elkaar vergelijken (bijv. A met B, of C met D, E met G, J met H, K met L; zie tekst bij Fig. 1) met de juiste statistische toets (Mann-Whitney in dit geval), dan blijken zulke reeksen van 19 R -waarden niet significant van elkaar te verschillen. Dit betekent, dat de R -waarden van die twee interactiegroepen behoren tot dezelfde statistische verdeling. Sterker nog, als we ook andere reeksen R -waarden van bemonsteringen in andere terreinen (waaronder ook een aantal kleine geïsoleerde habitatresten) voor dezelfde soort onderling of met die in Fig. 1 vergelijken, dan vinden we nergens significante verschillen tussen twee van die reeksen. Met andere woorden: elke soort (en dat geldt niet alleen voor loopkeversoorten) heeft zijn eigen karakteristieke verdeling van R -waarden.

Hoe ziet zo'n verdeling van R -waarden voor een bepaalde soort er nu uit? Daarvoor moeten we een frequentieverdeling samenstellen van alle R -waarden, die we van die soort uit onze bemonsteringen hebben verkregen. Daar we hier te doen hebben met vermenigvuldigingsfactoren zullen we de R -waarden in logaritmische klassen moeten onderbrengen: in het midden alle R -waarden van 1 (geen verandering in aantallen van jaar $t-1$ naar jaar t), rechts daarvan alle waarden tussen 1 en 2 en links die tussen 1 en 1/2, rechts daarnaast

alle waarden tussen 2 en 4 (2×2) en links die tussen $1/2$ en $1/4$, enz. Het blijkt al spoedig dat zo'n frequentieverdeling in principe symmetrisch lijkt te zijn, waardoor het voor de hand ligt om voor elke verzameling van R-waarden gemiddelde en standaarddeviatie (s.d.) te berekenen, zodat de verdelingen voor verschillende soorten onderling vergelijkbaar worden. Fig. 2 geeft voor de 10 algemeenste loopkeversoorten in onze bemonsteringen de zo verkregen frequentieverdelingen van R-waarden. Deze verdelingen lijken veel op normale verdelingen over logaritmische klassen, op log-normale verdelingen dus. Met behulp van een eenvoudig recept kan gemiddelde en s.d. van de daarbij passende log-normale verdeling worden berekend (zie Appendix door J. Reddingius bij den Boer, 1985) en met een χ^2 -toets worden nagegaan of de werkelijke verdeling van de R-waarden significant verschilt van de berekende log-normale verdeling. Voor alle 62 loopkeversoorten, waarvoor we tot 1984 voldoende R-waarden hadden verkregen uit 89 monsterplaatsen, kon worden aangetoond, dat die R-waarden in principe log-normaal zijn verdeeld en dat in iedere bemonsteringsreeks de jaarvangsten evenals de R-waarden elkaar in vrijwel alle gevallen at random (willekeurig) in de tijd opvolgen. Dit betekent dat de populatie-aantallen (waarvan de jaarvangsten immers een betrouwbare afspiegeling zijn; zie boven) in de tijd in principe een **random walk** (reeks van willekeurig uit de verdeling gekozen waarden) vormen (den Boer, 1991).

Het feit dat zowel de R-waarden als de jaarvangsten per monsterplaats een 'random walk' in de tijd vormen, betekent dat we realistische fluctuatiepatronen kunnen simuleren door willekeurig R-waarden te trekken uit de log-normale verdeling voor de betreffende soort. We starten met een in het veld bepaald populatie-aantal, vermenigvuldigen dit met een willekeurig getrokken R-waarde uit de verdeling; dan vermenigvuldigen we dit nieuwe populatie-aantal met een andere willekeurig uit de verdeling getrokken R-waarde; enz. De zo verkregen reeksen populatie-aantallen konden we vergelijken met uit het veld verkregen bemonsteringsreeksen van die soort over hetzelfde aantal jaren door de Log-Range (LR) waarden te vergelijken. De Log-Range is het verschil tussen de logaritme van het hoogste populatie-aantal van die reeks en de logaritme van het laagste populatie-aantal van die reeks, dus $LR = \log(\text{hoogste dichtheid}) - \log(\text{laagste dichtheid})$. Maar de Log-Range waarden onafhankelijk zijn van het aantalsniveau zou de LR-waarde voor de veldreeks van jaarvangsten binnen de range van LR-waarden van een flink aantal gesimuleerde reeksen van dezelfde lengte moeten liggen. Dit blijkt vrijwel altijd het geval te zijn, zodat we inderdaad fluctuatiepatronen kunnen simuleren, die ook in het veld voor die soort zouden kunnen zijn gerealiseerd. Dan kunnen we dus ook reeksen populatiefluctuaties simuleren, die langer zijn dan we ooit hebben bemonsterd; anders gezegd, we kunnen onze gesimuleerde reeksen in de computer voortzetten totdat de 'populatie' is uitgestorven.

Door dit vele malen voor elke soort te herhalen, kunnen we een gemiddelde

waarde voor de overlevingsduur in jaren van een populatie (interactiegroep) van die soort berekenen. Fig. 3 geeft de resultaten van deze simulaties: bovenaan (I) voor soorten, die zich slecht verbreiden (geen vleugels en/of vliegspieren), onderaan (III) voor soorten, die zich goed verbreiden (vleugels en vliegspieren, en geregelde vliegactiviteiten aangetoond), en tussen in (II) de soorten, waarvoor het verbreidingsvermogen intermediair of onzeker is. In feite gebruikten we een elegantere methode om de levensduur van lokale populaties te bepalen (zie den Boer, 1985, 1990a), maar de resultaten daarvan komen goed overeen met die van de hier geschetste methode. Fig. 3 laat zien, dat lokale populaties van goede verbreiders (III) maar kort overleven, wat een direct gevolg is van dit verbreidingsvermogen: elk jaar vliegt een groot deel van de kevers weg uit de populatie, waardoor de achterblijvende groep een grotere kans loopt om het volgende seizoen niet meer te halen. Anderzijds hebben de wegvliegers weer een redelijke kans om ergens anders een nieuwe populatie te vestigen. Deze soorten hebben dus een hoge 'turnover' van populaties (T-soorten), het zijn opportunisten. Daartegenover staan de slechte verbreiders met weliswaar een meestal langere levensduur van lokale populaties, maar ook een veel kleinere kans om elders nieuwe populaties te vestigen. Het verbreidingsvermogen van deze soorten (L-soorten) is ontstaan in uitgestrekte 'geschikte' habitats, waarin vele interactiegroepen, en waar 'lopen' de veiligste manier was om een nieuwe plek voor voortplanting te vinden. Deze L-soorten zitten in ons sterk versnipperde cultuurlandschap dus lelijk in de knel: uit kleine, geïsoleerde habitatresten zullen ze na enkele 10-tallen jaren zijn verdwenen of zijn ze al verdwenen (zie de Vries & den Boer, 1990). Willen we dat voorkomen, dan moeten we die woongebieden sterk vergroten, of -als dat niet kan- door corridors met elkaar verbinden (zie Vermeulen, 1994).

Een aandachtig lezer zal, aangekomen op dit punt, misschien opmerken: "Dit is nu allemaal wel erg mooi, maar klopt dat verhaal over simuleren als een 'random walk' nu wel met de geleidelijke veranderingen (verdroging, verzuring, vermisting, e.d.), die in het milieu optreden, broeikas effecten maar even buiten beschouwing gelaten?" Dit is goede kritiek, daarover hebben wij ons ook zorgen gemaakt. Geleidelijke veranderingen in het milieu blijken inderdaad een duidelijk invloed te hebben op de overlevingskans van loopkeverpopulaties en enkele soorten zelfs al heeft doen verdwijnen uit onze bemonsteringsgebieden, zelfs uit de Kralose heide (den Boer & van Dijk, 1994). Is het voorgaande dan onzin? Nee, natuurlijk niet! Allereerst moet worden opgemerkt, dat alle berekeningen en simulaties betrekking hebben op jaarvangsten tussen 1959 en 1981, waarin de effecten van die geleidelijke veranderingen mogelijk nog niet zo belangrijk waren. Dat waren ze echter wél (zie den Boer & van Dijk, 1994), maar ze waren kennelijk nog verenigbaar met het beeld van een 'random walk' van aantallen. Inderdaad betekent een log-normale verdeling van R-waarden en een 'random walk' van aantallen nog niet, dat alle veranderingen in populatiegrootte volstrekt

willekeurig zijn. Het betekent slechts, dat die veranderingen wel onvoorspelbaar zijn, maar geen grote afwijkingen van het algemene beeld te zien geven. Met andere woorden, de effecten van die geleidelijke veranderingen in het milieu moeten nog een tijdje na 1981 doorgaan om een significante afwijking in onze log-normale verdelingen van R-waarden te geven; normale en log-normale verdelingen zijn 'robuust', zoals dat onder statistici heet. Dit betekent overigens ook, dat onze levensduurschattingen ten minste voor de L-soorten te optimistisch zullen zijn (mogelijk ook voor de soorten van groep II in Fig. 3). Verder betekent het, dat de bemonsteringen na 1981 hadden moeten worden voortgezet. Dat is wel gebeurd (tot 1995), maar de gegevens hiervan zijn nog niet verwerkt in een nieuwe kritische toetsing. Bovendien streven wij er nadrukkelijk naar een deel van onze bemonsteringen weer te kunnen oppakken, maar na de sluiting van het Biologisch Station is het erg moeilijk geworden, hiervoor de nodige gelden te krijgen.

Menig lezer zal zich nu afvragen: "Zijn loopkevers nu wel zo belangrijk om daaraan zo veel aandacht te besteden?" Allereerst, ze zijn inderdaad belangrijk, omdat het de algemene predatoren van de gehele bodemfauna zijn, de larven in de grond en de kevers op het bodemoppervlak. In Polen is dan ook gebleken, dat de samenstelling van de loopkeverfauna een zeer gevoelige indicator is voor de gezondheidstoestand van de bodem (o.a. Szyszko, 1996). Maar zelfs los van het belang van loopkevers zijn de boven gegeven uiteenzettingen belangrijk, omdat ze niet alleen gelden voor loopkevers. **Alle populaties vertonen fluctuaties in aantallen**, en die fluctuaties blijken - hoe verschillend ze er dikwijls uitzien, zie Fig. 4- aan dezelfde wetmatigheden te voldoen als die van onze loopkeverpopulaties (den Boer, 1991). Met andere woorden: als we voor andere soorten voldoende R-waarden verzamelen in hetzelfde klimatologische gebied, kunnen we de log-normale verdeling voor deze R-waarden berekenen en simulaties uitvoeren om een indruk te krijgen van de gemiddelde, te verwachten overlevingsduur van populaties van die soort onder de aanname dat het milieu niet al te sterk en langdurig verandert (een aanname, die we ook voor onze loopkevers moesten maken, zie boven).

Als we dus antwoord willen geven op de urgente vraag "hoe kwetsbaar is deze populatie?" kunnen we niet volstaan met in een of meer 'geschikte' milieu's éénmalig te schatten hoeveel individuen daar aanwezig zijn. We zullen ook een indruk moeten zien te krijgen van de mate waarin die aantallen van jaar op jaar veranderen. In feite is het aantalsniveau niet eens het belangrijkste gegeven om de kwetsbaarheid te beoordelen, maar is dat het patroon van de aantalsfluctuaties (den Boer, 1981). Dat patroon bepaalt namelijk hoe groot de kans is dat dit aantal het niveau van 'underpopulation' (Andrewartha & Birch, 1954) bereikt, d.w.z. een aantal waarvoor het moeilijk wordt om alle vrouwtjes te bevruchten (zoals nu voor de korenwolf in Zuid-Limburg is gebeurd). Als dat niveau wordt bereikt; zal de populatie vrijwel zeker uitsterven, tenzij onmiddellijk hulp wordt geboden (zoals men

thans ook voor de korenwolf probeert). We hebben gezien, dat het voor het verkrijgen van voldoende R-waarden, bijv. 20, niet strikt nodig is om 21 jaar dezelfde populatie te bemonsteren. Vijf populaties gedurende 5 jaar elk levert hetzelfde resultaat: een frequentieverdeling van R-waarden, waarvoor de passende log-normale verdeling kan worden berekend en waarmee dan simulaties kunnen worden gestart om te verwachten overlevingsduren te kunnen schatten. Wie zich laat afschrikken door de dikwijls nogal technische uiteenzettingen in de geciteerde literatuur (in het Engels), kan misschien baat hebben bij een stuk in Landschap (den Boer (1990b)).

Verwijzingen

- Andrewartha, H.C. & L.C. Birch (1954). The distribution and abundance of animals. Chicago University Press, Chicago.
- Baars, H.A. (1979a). Catches in pitfall traps in relation to mean density of carabid beetles. *Oecologia* 41: 25-46.
- Baars, H.A. (1979b). Patterns of movement in radioactive carabid beetles. *Oecologia* 44: 125-140.
- den Boer, P.J. (1979). The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forest. *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 13: 151-168.
- den Boer, P.J. (1981). On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia* 50: 39-53.
- den Boer, P.J. (1985). Fluctuations of density and survival of carabid populations. *Oecologia* 67: 322-330.
- den Boer, P.J. (1990a). Density limits and survival of local populations of 64 carabid species with different powers of dispersal. *J. evol. Biol.* 3: 19-40.
- den Boer, P.J. (1990b). Isolatie en uitsterfkans. *Landschap* 7: 101-119.
- den Boer, P.J. (1991). Seeing the trees for the wood: random walks or bounded fluctuations of population size? *Oecologia* 86: 484-491.
- den Boer, P.J. & Th.S. van Dijk (1994). Carabid beetles in a changing environment. *Wageningen Agric. Univ. Papers* 94: 1-30.
- de Vries, H.H. & P.J. den Boer (1990). Survival of populations of Agonum ericeti Panz. (Col., Carabidae) in relation to fragmentation of habitats. *Neth. J. Zool.* 40: 484-498.
- Szyszko, Jan (1990). Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocenoses based on an analysis of the fauna of epigeic Carabidae. *Warsaw Agric. Univ. Press, Warsaw*, 96 pp.
- Vermeulen, H.J.W. (1994). Corridor function of a road verge for dispersal of stenotopic heathland ground beetles. *Biol. Conserv.* 69: 339-349.

TEKST BIJ FIGUREN

Fig. 1: Fluctuatiepatronen van jaarvangsten in interactiegroepen van de talrijkste loopkeversoorten op de Kralose heide. A,B: Pterostichus versicolor; C,D,E: Pterostichus diligens; F,G: Pterostichus lepidus; J,H: Calathus melanocephalus; K,L: Amara lunicollis; N: Harpalus latus.

Fig. 2: Frequentieverdeling van R-waarden (netto reproductie) voor de 10 talrijkste loopkeversoorten rondom Wijster (Drenthe), vergeleken met de bijpassende log-normale verdeling (stippellijn tussen zwarte stippen). De klassebreedte bedraagt $1/2s.d.$ (standaarddeviatie). Bij geen van de soorten verschilt de frequentieverdeling significant van de log-normale verdeling. Cal. mel.= Calathus melanocephalus; Pter. vers.= Pterostichus versicolor; lunic= lunicollis; Not. aquat.= Notiophilus aquaticus; Ag. obs.= Agonum obscurum.

Fig. 3: Frequentieverdeling van schattingen van gemiddeld te verwachten levensduur voor lokale populaties van 63 loopkeversoorten van Drenthe. I: soorten met een slecht verbredingsvermogen (geen vliegactiviteiten); III: soorten met een goed verbredingsvermogen (geregelde vliegactiviteiten); II: intermediair tussen I en III.

Fig. 4: Fluctuatiepatronen van populatie-aantallen (monsterwaarden) van enkele populaties, die lang zijn bemonsterd. A: Rozenkever larven, Rydal Farm, Ableside 1947-'75. B: Koolmees in nestkasten, Oranjerassau-Oord 1912-'50. C: Dennespanner larven, Hoge Veluwe 1950-'64. D en E: Kokkels, Burley Inlet 1958-'69 ('70), D in november, E in mei. F en G: witte ooievaar, Baden Württemberg 1948-'63, F in 'geschikte' habitat, G in minder 'geschikte' habitat, H: muskusratten op 1000 acres, Wall Lake 1939-'56. J: kwartels op 4500 acres, Prairie du Sac 1939-'56. K: Wintervlinder larven, Wytham Wood Oxford 1950-'68. L: Pyrhosoma (libellen) nymphen, Engelse poel 1955-'71.