

# Het gaat niet om het model maar om de populatie

Rinny E. Kooi

**In september 2009 wordt in Drenthe in Westerbork, in de buurt van Wijster, een congres over loopkevers gehouden (zie voor meer informatie het artikel van Vermeulen et al. in dit nummer). Het is dan vijftig jaar geleden dat Piet den Boer begon met onderzoek aan loopkevers. Aanleiding voor EB om hem in Wijster op te zoeken en uitgebreid met hem te spreken over zijn werk.**

Piet den Boer (figuur 1) is in 1926 in Den Haag geboren. Tussen 1945 en 1952 studeerde hij biologie aan de universiteit van Leiden. Daarna werd hij in 1952 door Don Kuenen aangesteld als hoofdassistent bij de onderzoeksgroep Oecologie. Piet kan nog met genoegen vertellen over zijn werk in Leiden.

Tussen 1953 en 1960 werden in de duinen van Meijndel bij Den Haag bodemorganismen gevangen met behulp van ingegraven blikken (zie 'Blikvangsonderzoek in de duinen van Meijndel'). Piet behoorde tot de initiatiefnemers van dit blikvangonderzoek en ging zich met loopkevers bezighouden. Na ongeveer een jaar kwam Kuenen naar hem toe en zei: "Ik heb een stalen kast gekocht die op slot kan en daarin zetten we alle potten met loopkevers. Jij gaat nu een proefschrift schrijven over pissebedden". Een proefschrift over pissebedden kon volgens Kuenen veel sneller worden afgerond dan een onderzoek over loopkevers die eerst gevangen moesten worden in blikken.

Daar kwam bij dat Kuenen al onderzoek had verricht aan de kieuwen van pissebedden, er was dus al ervaring met deze kreeftachtigen. Voor Piet betekende dit dat hij zich nauwelijks meer met het blikvangonderzoek kon bezighouden. Wel ging hij op de woensdagen nog per bromfiets naar Meijndel om de blikken te legen; de andere dagen richtte hij zich op proeven met pissebedden in het veld en in het laboratorium. Samen met vrijwilligers werden 's nachts in het veld vele waarnemingen verricht. Toen Piet in 1958 naar Wijster verhuisde was het experimentele gedeelte van het onderzoek achter de rug en in 1961 werd het proefschrift afgerond.

Zijn vertrek naar Wijster had ook te maken met de strategie van Kuenen dat zijn promovendi in vijf jaar een proefschrift af moesten hebben en daarna naar een functie elders moesten vertrekken. Hij zette Piet den Boer met succes op het spoor van een baan bij het Biologisch Station Wijster.



1. Vangblik 66 in Meijendel. Foto: onbekend.  
1. Pitfall number 66 in the Meijendel dunes, north of The Hague.

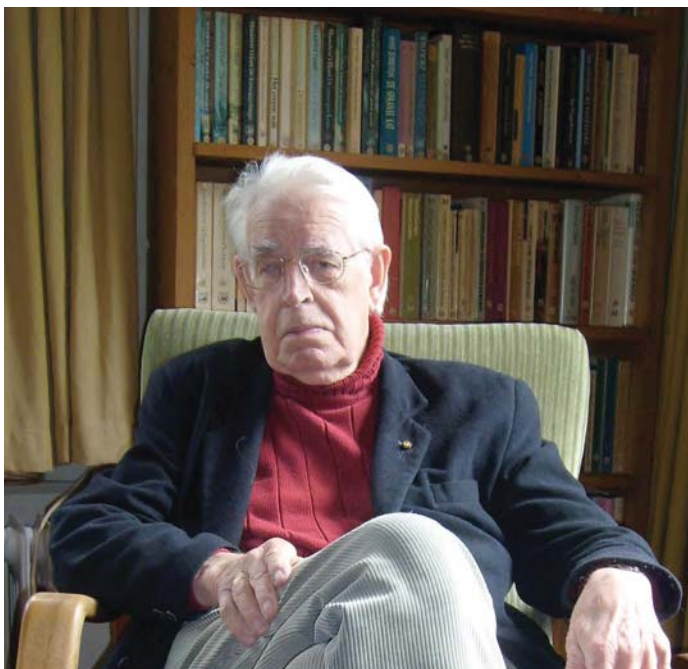
ander onderzoek betrokken en vernam ik slechts zijdelings over de voortgang van het loopkeverproject. Sinds 1970 heb ik Piet den Boer nog een enkele keer ontmoet maar of hij zich mij nog herinnert vraag ik mij af.

Bij de voorbereiding op mijn gesprek met Piet den Boer – naar aanleiding van het aanstaande loopkevercongres in

Westerbork, in september 2009 – dacht ik terug aan de kevers in Leiden. Ik wist dat Piet in Leiden het loopkeveronderzoek had opgezet maar toen ik in Leiden aankwam was Piet al lang vertrokken naar Wijster. Het Leidse loopkeveronderzoek is daarna voortgezet door Gerrit Jan de Bruyn. Genoeg reden om bij hem nog eens navraag te doen naar Piet den Boer.

Gerrit Jan vertelt dat hij Piet al zeer lang kent. Als 13-14 jarige jonge en lid van de NJN liep hij na de Tweede Wereldoorlog als 'klunsje' met Piet langs een oude weg tussen Den Haag en Utrecht (voor niet-NJN'ers, klunsjes zijn de jongste leden). Zij zagen daar kuilen langs de kant van de weg: manskaten die in de oorlog door de Duitsers waren gegraven. Piet en Gerrit Jan zagen dat allerlei bodemorganismen in die gaten gevallen waren.

Omstreeks 1950 ontstond in Nederland het idee de duinen te gebruiken als filter om vervuild rivierwater te zuiveren. Dat zou onder andere in de duinen van Meijendel gebeuren. Er was, met name in biologische kringen, belangstelling voor de vraag wat er met de flora en fauna in de duinen zou gebeuren als die op grote schaal met vervuild rivierwater zouden worden geïnfilteerd. Don Kuenen, Victor Westhoff en Piet den Boer zetten daarvoor een onderzoeksprogramma op. Victor ging in Meijendel vegetatieopnames maken in permanente kwadraten (die nu nog steeds gevolgd worden!). Piet moet zich de schuttersputten herinnerd hebben en kwam op het idee om met behulp van ingegraven blikken de bodembelovende ongewervelde dieren te vangen. Dat vangen gebeurde van 1953 (dat was drie jaar voor men 'het water de duinen in liet') tot en met 1960. Het was het allereerste monitoringsonderzoek in Nederland.



1. Piet den Boer, september 2008. Foto: Alje Woldering.

In Piets Leidse periode (en ook later) werd er binnen de oecologie wereldwijd heftig gediscussieerd over de wijze waarop populaties worden gereguleerd. Belangrijke ecologen uit die periode waren A.J. Nicholson, H.G. Andrewartha en L.C. Birch, alledrie uit Australië. Nicholson geloofde dat dichtheidsafhankelijke effecten populaties reguleerden. Andrewartha en Birch waren van mening dat een combinatie van allerlei factoren

zoals predatie, concurrentie en klimaat ervoor zorgden dat populaties stabiel werden. Andrewartha en Birch publiceerden hun theorie in 1954 in een boek. Kort na het verschijnen van dat boek kwam Kuenen in de werkkamer van Piet, legde het boek op zijn tafel en zei: "Vertel maar wat erin staat". Piet las het boek en werd bevestigd in zijn opvatting dat heterogeniteit in populaties en milieus een belangrijke overlevingsfactor is. In Meijendel constateerde hij dat de bedekkingsgraad van de vegetatie en de vochtigheid van de bodem het voorkomen van loopkevers bepaalden. Hij concludeerde toen dat nog andere milieufactoren de stabiliteit van de populaties bevorderden. Piet kwam uiteindelijk op het idee van 'Spreading of risk': populaties 'investeren' zelf in verschillende factoren, ze doen aan risicospreiding en worden daardoor stabiel.

Uiteraard werd er ook in Nederland binnen oecologische kring uitvoerig gediscussieerd over de wijze waarop populaties worden gereguleerd. In ons land was Herman Klomp een aanhanger van de theorie van Nicholson; Piet geloofde meer in de leer van Birch en Andrewartha. Klomp hield in 1958 een voordracht over zijn zienswijze en Piet gaf commentaar. In die jaren heeft Birch Piet tijdens enkele ontmoetingen actief aangespoord om zijn theorie te gaan onderbouwen. Hoewel Herman en Piet op wetenschappelijk gebied grote tegenstanders waren konden ze zeer goed met elkaar overweg. Piet vertelde mij dat ze regelmatig bij hem thuis hadden zitten praten aan de tafel waar dit interview werd afgenomen.

De vraag naar de wijze waarop populaties werden 'gereguleerd' was aanleiding om in 1970 in Oosterbeek een symposium te houden met als thema "Dynamics of Populations". Dat symposium werd gesubsidieerd door de NAVO. Oecologen discussieerden toen ook over de vraag of ze wel aan dit symposium konden deelnemen met de NAVO als subsidiegever. Belangrijke



2. Het legen van een blikval was niet altijd een beproeving. Foto: onbekend.  
2. Collecting beetles from a trap in the 1950s, in the Meijndel dune area.

Het vangen met blikken was een verhaal apart. Er werden 100 blikken ingegraven. Die blikken van circa  $30 \times 30 \times 40$  cm (hoogte  $\times$  breedte  $\times$  diepte) waren gemaakt door de bewoners van de Scheveningse gevangenis. Toen bleek dat er bladeren, takken, zand en ander materiaal in de blikken waaide werd er na een jaar een laag dakje boven de blikken geplaatst. Ze wer-

den wekelijks in weer en wind gelegd, zelf als het vroom en sneeuwde (figuur 2). Dat was niet altijd even plezierig en ook niet gemakkelijk. Je ging op de buik op de grond liggen, om zo de gevangen beesten eruit te halen. Gerrit Jan zegt: "Ik was een pietje precies en draaide de blaadjes om en keek of er iets onder zat. Zo ontdekte ik bijvoorbeeld een kleine pseudoscorpioen. Niet iedereen leegde zo gedetailleerd". Er waren nog meer problemen. Sommige dieren die in de blikken vielen, bijvoorbeeld spitsmuizen, aten andere op en stierven daarna van de honger of stress. Dode spitsmuizen trokken aaskevers aan die dan ook weer werden gevangen. Rode bosmieren liepen de vallen in en uit, eventueel met als voedsel de gevangen bodemorganismen. Eerlijk gezegd ook in 1973, toen er nogmaals een jaar gevangen werd, waren er zeer veel vergelijkbare problemen.

Volgens Gerrit Jan liep het onderzoek ook niet zoals was verwacht. Er waren allerlei tegenslagen. Een aantal blikken kwam onder water te staan en er brak onder de konijnen myxomatose uit. Dat had een geweldig effect op de vegetatie, en daardoor ook op de uitkomsten van het onderzoek. Daarnaast was de verscheidenheid aan gevangen diersoorten boven verwachting groot. Het in 1953 gevangen materiaal ging naar het Nationaal Natuurhistorisch Museum (thans Naturalis) en werd daar uitgezocht. Dat uitzoeken en determineren was een enorme klus. Na een jaar had het museum het wel gezien en moest de universiteit daarvoor zelf zorgen. Het was dus geen wonder dat er in 1970, toen ik in Leiden kwam werken, nog potten met onder andere ongedetermineerde loopkevers stonden.

Gerrit Jan kwam met zeer veel lange lijsten van gevangen



2. Piet den Boer plaatst een vangblik op het Dwingelderveld, 2002. Foto: Rikjan Vermeulen.  
2. Piet den Boer places a pitfall trap in 2002, on the Dwingelderveld heath, west of Wijster.

internationale hoofdrolspelers in de discussie over de regulatietheorie kwamen naar Oosterbeek.

Toen Piet in 1959 in Wijster met het loopkeveronderzoek begon had hij de discussies over de regulatietheorie in zijn achterhoofd. Hij wilde zijn ideeën over risicospreiding nader onderzoeken. Het Biologisch Station hoorde in die tijd bij de Landbouw Hogeschool Wageningen. Piet begon weer met vangblikonderzoek om op die manier weer loopkevers te vangen. Honderd blikken werden gemaakt door de Technische Dienst van de Landbouw Hogeschool en ingegraven (figuur 2). Om te voorkomen dat de kevers eruit zouden lopen waren ze van binnen zeer glad. Boven elk blik werd op enkele centimeters hoogte een dakje geplaatst en elk blik was afgedekt met een gaasje.

Piet herinnerde zich de muizen en spitsmuizen die in de 'Leidse blikken' waren gevallen en dat wilde hij nu voorkomen. Nog steeds worden enkele blikken die destijds zijn ingegraven gelegd. Volgend jaar worden 'de vijftig jaren vangen' volgemaakt. Het zou mooi zijn als het vangen ook daarna kan worden voortgezet.

Voor het uitwerken van de vangresultaten was ingewikkelde statistiek en modelwerk nodig. Om dat mogelijk te maken ontstond er een intensieve samenwerking tussen de biomathemaat Hans Reddingius uit Groningen en Piet den Boer. Op allerlei manieren werd getest welke factoren fluctuaties van populaties beïnvloeden. Uiteindelijk bleek dat iedere factor die men in het model zette een beperkte invloed had – met andere woorden: er was niet één factor aan te wijzen die alle fluctuaties kon verklaren. De 'Spreading of risk'-theorie van Piet kreeg steeds meer vorm en culmineerde in 1985 in de sleutelpublicatie 'Exclusion, competition or coexistence? A question of testing the right hypothesis' in het tijdschrift *Systematik und Evolutionsforschung*.

kevers te zitten, waaronder loopkevers. Er was nog geen geschikte statistiek om dergelijke resultaten te bewerken. Hij heeft zich daarom grondig in de statistiek moeten verdiepen. Uiteindelijk is dit werk in 1997 gepubliceerd (De Bruyn 1997).

Als ik nu in 2008 terugkijk op dit onderzoek vraag ik me af hoe dit ooit zo heeft kunnen gebeuren. Waarom heeft men het zo aangepakt? Tegelijk realiseer ik me dat men in 1953 absoluut nog niet de kennis en ervaring had om dergelijk onderzoek aan te pakken. Dit type onderzoek was nog 'pionieren'. Misschien moet ik er zelfs bewondering voor hebben dat men dat wel deed, en ook al die jaren heeft volgehouden.

Zes personen zijn gepromoveerd op een onderwerp dat gerelateerd was aan dit blikvangstonderzoek. Noke Croijn Michielsens promoveerde op spitsmuizen, Allen Barlow op miljoenpoten, Peter van der Aart op wolfspinnen, Bram Mabelis en Martje Kruk-de Bruin op rode bosmieren en Piet den Boer op pissebedden. Gerrit Jan had van Kuenen moeten promoveren op rode bosmieren maar hij kreeg andere bezigheden en had er geen tijd meer voor. Bovendien verliet Kuenen in 1969 de universiteit.

Volgens Gerrit Jan was het proefschrift van Piet een 'afgeleide' van het blikvangstonderzoek. Pissebedden horen als landkreeften thuis in een vochtig milieu. In de droge zeeduinenvan werden echter uitzonderlijk veel pissebedden gevangen. Dat moest een bijzondere oorzaak hebben. Pissebedden's zijn nachts actief en dan is het in de zeeduinenvan erg vochtig. Don Kuenen kwam toen op de gedachte dat Piet maar moest promoveren op een fysiologisch onderzoek over pissebedden. Dat is gebeurd. In 1958, na zijn vertrek naar Wijster, kon hij zijn hart gaan ophalen aan loopkevers.

Gerrit Jan vertelt dat er rond 1960 in de oecologie twee scholen waren. De ene, daartoe behoorde in Nederland onder andere Herman Klomp uit Wageningen, stelde dat regulatie (door bijvoorbeeld predatie en concurrentie) noodzakelijk was om een populatie stabiel te houden: De andere, waartoe in Nederland Piet den Boer behoorde, stelde dat er ook andere mogelijkheden waren en dat de rol van concurrentie schromelijk was overdreven. Piet was van mening dat risicospreiding binnen een populatie ervoor kon zorgen dat deze stabiel werd.

Al met al ruim voldoende materiaal voor een gesprek met Piet.

## Literatuur

De Bruyn GJ 1997. Animal communities in Dutch dunes. In: Dry coastal ecosystems; general aspects. Ecosystems of the world 2c Van der Maarel E (Ed). Elsevier.

Rinny E. Kooi  
Evolutiebiologie  
Instituut Biologie  
Universiteit Leiden  
Postbus 9516  
2300RA Leiden  
r.e.kooi@biology.leidenuniv.nl

Daarna bleef Piet tot zijn pensionering met Hans Reddingius op mathematisch gebied contact houden. Er waren voor hem nog enkele wetenschappelijke vraagstukken op te lossen, bijvoorbeeld over de 'turnover' van populaties en de kans op uitsterven. Deze vragen waren een aanvulling op de theorie over risicospreiding en ze werden opgelost. Het resultaat van het werk van Piet en Hans verscheen in 1996 in het boek 'Regulation and stabilization; Paradigms in population ecology'.

Piet den Boer werd in 1945 lid van de NEV en behoort daarmee tot de mensen die het langste lid zijn. In 1995 werd hij tot erelid benoemd als erkenning voor zijn grote verdienste in het onderzoek aan loopkevers. Ook buiten ons land had men waardering voor zijn werk. Een enkel voorbeeld: de Poolse bioloog Jan Szyszko, onlangs minister voor Milieu, kwam eind jaren 1970 naar Wijster om gedurende enige maanden de kneepjes van het vak van Piet te leren. Hij heeft in die tijd groot respect voor Piet gekregen. Toen hij later hoogleraar werd aan de Landbouwuniversiteit in Warschau heeft hij in Tuczno in het noordwesten van Polen een biologisch station opgericht, waarvan zijn leermeesters Jan Dominik en Piet den Boer de patronen werden. Dat station werd ook naar hen genoemd (Veldstation D&B.).

In de loop der jaren heeft Piet 125 wetenschappelijke publicaties geschreven. Enkele daarvan gaan ook over andere onderwerpen dan hiervoor genoemd. Piet den Boer schreef bijvoorbeeld over natuurbehoud in Drenthe en over de selectietheorie van Darwin. Met Darwin had hij nog een appeltje te schillen. Hij vindt de theorie van de natuurlijke selectie wel een prachtige

gedachte, maar het gaat volgens hem niet om "the survival of the fittest" maar om de "non-survival of the non-fit". Piet heeft daarover gepubliceerd in 1999 in het tijdschrift Acta Biotheoretica.

Piet heeft in de loop der jaren zeer veel nagedacht over het fluctueren van populaties. Theoretisch modelwerk is noodzakelijk, je kunt niet zonder, maar je moet goed bedenken wat je in het model stopt. "Een populatie is geen machientje, je moet niet machinaal denken. Als je het zonder modellen kunt doen moet je het niet laten". Met deze woorden sloot Piet den Boer het gesprek op 29 september 2008 af. Het was voor mij een groot genoegen hem enthousiast over zijn onderzoekswerk en wetenschappelijke ideeën te horen vertellen.

Als ik terug kijk op dit interview bedenk ik hoe bijzonder het voor iemand als Piet moet zijn geweest om relatief vroeg in zijn onderzoeksperiode op een wetenschappelijk idee te zijn gekomen. Het moet hem veel voldoening hebben gegeven dat hij na zeer veel onderzoek uiteindelijk ook het bewijs heeft kunnen leveren voor zijn theorieën.

Rinny E. Kooi  
Evolutiebiologie  
Instituut Biologie  
Universiteit Leiden  
Postbus 9516  
2300 RA Leiden  
r.e.kooi@biology.leidenuniv.nl

## Summary

### Pitfall trapping in the Meijndel dune area

In 1970, during an excursion to 'Biologisch Station Wijster', I met Piet den Boer for the first time. He presented a lecture about carabid beetles with and without wings that I appreciated much. The same year I moved to Leiden and started working at the Ecology Department of Leiden University. That department still had many pots filled with carabid beetles collected between 1953 and 1960 in the dunes of Meijndel, near The Hague. I helped with the identification of the species. In The Netherlands around 1950 the idea originated to purify river water by means of dunes. This should happen in the Meijndel dunes. Biologists were interested in the effect of this on the flora and fauna. Therefore, a project was started to collect ground-dwelling organisms by means of pitfall traps. Although Piet den Boer was one of the initiators of this project, he relatively soon left it, when he was 'forced' to study isopods. In 1958 he moved to Wijster (province of Drenthe). Between 1953 and 1960 there were many problems with the project, one of them that many more organisms were caught than expected. Another problem was that in that time nobody had experience with this type of work. Six persons wrote a thesis related to this pitfall project. Gerrit Jan de Bruyn became responsible for the identification and analyses of the beetles. This has taken De Bruyn many years and finally he published the results in 1997. De Bruyn spoke vividly of the early years of Piet den Boer, when his first thoughts on the 'spreading of risk' started to grow.



## Summary

### Not the model is important, but rather the population

In 2009 it will be 50 years ago that Piet den Boer started a research program on these insects in Wijster. An excellent occasion for an interview. Piet (born in 1926) studied biology at the University of Leiden. In 1952, when he obtained his MSc, he accepted a job at the Department of Ecology in Leiden. In 1953 he co-initiated a project to collect ground-dwelling organisms by means of pitfall traps in the dunes of Meijndel (near The Hague). In the beginning of this project Piet focused on carabid beetles. However, in 1954 he was more or less forced to write a PhD-thesis about isopods. In 1958 he moved to Wijster and in 1961 his dissertation was ready. During the years that Piet worked in Leiden, ecologists worldwide (e.g. A.J. Nicholson, H.G. Andrewartha and L.C. Birch, and in The Netherlands Herman Klomp and Piet den Boer) discussed intensively about the way populations are regulated. Piet, based on the observations on carabid beetles in Meijndel, postulated his idea of 'Spreading of risk': populations invest in different factors, they spread risks and this makes them stable. When he moved to Wijster he wanted to test this hypothesis. Therefore, in 1959, he started a pitfall trap research program on carabid beetles. Hans Reddingius from the University of Groningen helped Piet with statistics and model work. In 1985 Piet published 'Exclusion, competition or coexistence? A question of testing the right hypothesis', in which he demonstrated the value of his idea about of 'Spreading of risk'. He continued, in cooperation with Hans, to work on problems like the turnover of populations and the chance of extinction. This later work was published in the book 'Regulation and stabilization; Paradigms in population ecology'. Piet became a member of the Netherlands Entomological Society in 1945, and in 1995 he became an honorary member for his research on carabids. In Poland a field station is named after Piet. Over the years Piet has published 125 scientific articles. After a life-long working experience Piet states that mathematical model work is very important, but if you can do without a model you should – after all, a population is not a machine.

