

# Patronen geven niet persé uitsluitel over onderliggend mechanisme

### Reactie op het artikel in Landschap 24/3: 127-134

Modellen met schaalafhankelijke terugkoppeling kunnen patronen genereren die ook in het landschap worden waargenomen. Dat is echter geen garantie dat deze modellen het juiste onderliggende mechanisme te pakken hebben. De deductie daarvan is zeer moeilijk omdat landschapspatronen in wezen generieke uitkomsten zijn van ruimtelijke populatiedynamische modellen. In dit artikel plaatsen we kanttekeningen bij het artikel van Dekker *et al.* (2007) over zelfregulerende patronen en houden we een pleidooi voor meer empirie bij de theorievorming.

De auteurs publiceerden in LANDSCHAP een synopsis van de zich ontwikkelende literatuur over schaalafhankelijke terugkoppelingen en de betekenis daarvan voor landschapspatronen. Volgens hen spelen naast schaalafhankelijke terugkoppelingen ook alternatieve evenwichtsituaties een rol bij het ontstaan van deze patronen. We juichen de energieke pogingen tot vernieuwing en theorievorming toe, maar hebben wel wat kanttekeningen. Onze kritiek spitst zich op de volgende punten toe:

1. Aan de hand van een waargenomen patroon het onderliggende proces identificeren is niet bepaald eenduidig noch eenvoudig;
2. Ruimtelijke patronen zijn net als oscillaties in de tijd of alternatieve stabiele evenwichten zeer generieke uitkomsten van populatiedynamische modellen: voorspellingen dat ze optreden hoeven ons dus niet te verbazen en zeggen daarnaast niet veel over de geldigheid van het model.
3. De empirische ondersteuning voor het bestaan van alternatieve stabiele toestanden is in werkelijkheid nogal mager, overigens net zoals de empirische evidentie voor de klassieke predator-prooi cycli.

### Proces en patroon

Ruimtelijke patronen zijn behalve mooi ook zeker de moeite waard om te bestuderen. Hierin verschillen we niet principieel van mening met Dekker *et al.* (2007). Pa-

tronen als een vorm van ruimtelijke heterogeniteit hebben immers tal van consequenties. Dat deze vergaand kunnen zijn weten de meeste ecologen al sinds hun basiscursussen. Wie herinnert zich niet de dispersieproeven van Huffaker (1958) met spint- en roofmijten in een landschap van sinaasappels, lijmbarières en satéstokjes? Maar het identificeren van de achterliggende oorzaak van een waargenomen patroon is geen sinecure. Levin (1992) schreef daarover: “*The key to prediction and understanding lies in the elucidation of mechanisms underlying observed patterns. Typically, these mechanisms operate at different scales than those on which the patterns are observed; ...*” Zo laten Dekker *et al.* (2007) zien dat een model dat de interactie beschrijft tussen vegetatie, bodem- en niet-infiltrerend afstromend water, patronen voorspelt die sterk lijken op waargenomen vegetatiepatronen. Dezelfde vegetatiepatronen (vlekken, labyrint en gaten) worden echter ook voorspeld door een model dat geen onderscheid maakt tussen oppervlakte- en bodemwater (Klausmeier, 2001), alsmede door een model met logistische plantengroei (Von Hardenberg *et al.* 2001).

Deze situatie is geenszins uniek voor vegetatiepatronen; ook het precieze mechanisme achter de aanwezigheid van alternatief stabiele evenwichten valt moeilijk af te leiden uit het voorkomen van dergelijke toestanden. Een bekend voorbeeld is de bistabiliteit in zoetwatermeren en het voorkomen van evenwichtsituaties met helder en met

JAN VERMAAT &  
ANDRÉ ROOS

**Dr. Ir. J.E. Vermaat** Instituut voor Milieuvraagstukken, Faculteit Aard- en Levenswetenschappen, Vrije Universiteit Amsterdam, De Boelelaan 1087, 1081 HV Amsterdam  
jan.vermaat@ivm.vu.nl  
**Dr. A.M. de Roos** Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica, Universiteit van Amsterdam  
A.M.deRoos@uva.nl

Foto **Aat Barendregt** [www.geo.uu.nl/pictures/barendregt](http://www.geo.uu.nl/pictures/barendregt)

troebel water. Deze bistabiliteit is zowel aan de invloed van planktivore vis op zoöplankton, met name waterlooien, toegeschreven, als aan de concurrentie tussen fytoplankton en onderwatervegetatie (Scheffer, 1998). Bovenstaande voorbeelden illustreren een gangbare en verdedigbare onderzoekspraktijk: wiskundige modellen worden gebruikt om te laten zien dat een bepaald mechanisme in principe zou kunnen leiden tot het waargenomen patroon of een waargenomen bistabiliteit. Maar dat is nog helemaal geen bewijs voor de geldigheid van het veronderstelde verklarende mechanisme.

### Generieke uitkomsten

De deductie van het werkingsmechanisme uit een waargenomen patroon is ingewikkeld, omdat ruimtelijke patronen in wezen een zeer generieke uitkomst zijn van ruimtelijke populatiedynamische modellen. Zo worden de vlekken- en gatenpatronen, die voorspeld worden door het plant-oppervlaktewater-bodemwater model van Dekker *et al.* (2007), ook voorspeld door een ruimtelijke versie (De Roos *et al.*, 1998) van het klassieke predator-prooi model van Rosenzweig (1971). Ook gaat hetzelfde op voor andere dynamische fenomenen of patronen, zoals alternatieve stabiele evenwichten of oscillaties in populatiedichtheid. Anders gezegd, klassieke theorie leert ons dat predator-prooi systemen fluctuaties vertonen, maar niet iedere fluctuatie in populatiedichtheid betekent dat we van doen hebben met een predator-prooi systeem. Integendeel, de meerderheid van de waargenomen populatiefluctuaties komt niet voor uit zo'n klassieke interactie (Murdoch *et al.*, 2002).

Ruimtelijke patronen, alternatieve stabiele evenwichten en oscillaties zijn het resultaat van de wisselwerking tussen, positieve dan wel negatieve, terugkoppelmechanismen. Gezien hun aard en complexiteit kunnen we veilig veronderstellen dat natuurlijke systemen veel van der-

gelijke terugkoppelmechanismen herbergen. Dit rechtvaardigt de stelling dat ruimtelijke patronen, alternatieve evenwichten en cycli per definitie te verwachten zijn in natuurlijke systemen. Juist hun afwezigheid zou ons moeten verbazen! De veelheid aan potentieel opererende terugkoppelmechanismen in natuurlijke systemen maakt de identificatie van de mechanismen, die uiteindelijk verantwoordelijk zijn voor een waargenomen dynamisch patroon, een complexe zaak.

### Hysteresis in meren?

Ons laatste punt van zorg betreft een ontwikkeling die al een aantal jaar gaande is, waarbij de nadruk op het theoretisch modelmatig onderzoek niet gepaard gaat met een vergelijkbare aandacht voor het noodzakelijke experimentele en empirische tegenwicht van deze theorievorming. Een goed voorbeeld is het onderzoek naar alternatieve stabiele toestanden of hysteresis. Theoretisch onderzoek kan slechts een catalogus van plausible mechanismen opleveren, die mogelijk het voorkomen van alternatieve stabiele toestanden verklaren. Het is vervolgens noodzakelijk om met empirisch of experimenteel onderzoek deze hypothetische verklaringen te toetsen op hun relevantie. Het genereren van mogelijke verklaringen voor alternatieve stabiele toestanden met behulp van populatiedynamische modellen is de laatste jaren een populair onderzoeksthema gebleken, maar het empirisch onderzoek naar hysteresis blijft hier duidelijk bij achter. Zo concludeerden Schröder *et al.* (2005) in een recente meta-analyse dat van de 35 onderzochte studies er 14 überhaupt niet voldoende rigoreus waren uitgevoerd om op alternatieve stabiele toestanden te toetsen. Van de resterende 21 demonstreerden er 13 hysteresis, maar 8 juist niet. Dit is niet bijzonder overtuigend, als we mogen aannemen dat een belangrijk deel van de studies juist op zoek was naar hysteresis – een tekentest zou een  $\chi^2$  opleve-



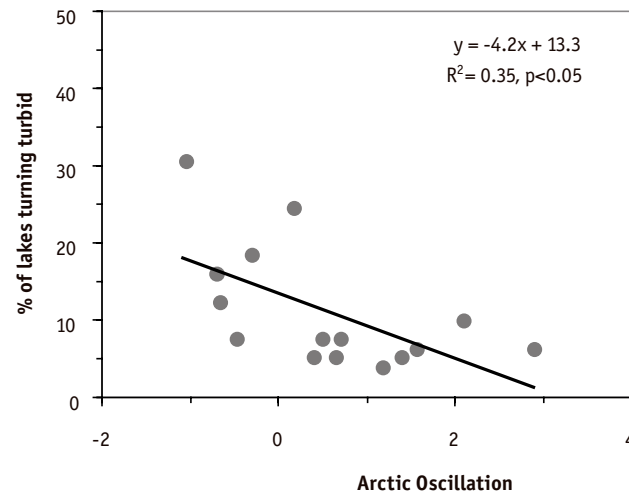
ren van 1,19 met een overschrijdingskans ruim 25% – en omdat een belangrijk deel van de positieve uitkomsten in het lab verkregen zijn.

Een probleem zou kunnen zijn dat theoretisch onderzoek weliswaar een verwachting genereert over het optreden van alternatieve stabiele toestanden, maar doorgaans geen goede handvaten voor de wijze waarop deze toestanden empirisch geïdentificeerd kunnen worden. Als eenduidige criteria (voor het voor komen van hysteresis) zijn voorgesteld: (a) alternatieve toestanden verschillen in soortensamenstelling maar komen in dezelfde habitat, onder dezelfde omstandigheden voor, (b) de verstoring die de verandering veroorzaakt moet een korte puls zijn en geen geleidelijke of langdurige verandering in de omgeving en (c) de alternatieve toestand moet zelfversterkend zijn (Connell & Sousa, 1983; Mason *et al.*, 2007). Scheffer en Carpenter (2003) suggereren de volgende indicatoren voor het bestaan van alternatieve toestanden: (a) een duidelijke sprong in een tijdserie, (b) multimodaliteit in de frequentieverdeling van de toestandsvariabele, zoals chlorofylconcentratie, of (c) een duale relatie met de controlerende factor: twee parallelle chlorofyl-totaal fosfor relaties. De eerste set lijkt strenger, maar is minder specifiek, de tweede is minder streng, maar is gemakkelijker te hanteren als veldwaarnemingen worden gebruikt. We presenteren drie voorbeelden van het laatste.

Jeppesen *et al.* (2005) geven een overzicht van lange termijn ontwikkelingen in 35 ondiepe meren na een gereduceerde nutriëntenbelasting. Tot voor kort golden deze meren als een schoolvoorbeeld van hysteresis ‘in het veld’, ook al was het aantal goed gedocumenteerde studies beperkt. De twee alternatieve toestanden zijn hier helder water, met waterplantendominantie versus troebel met fytoplanktondominantie. Op de vraag of hervestiging van waterplanten abrupt of geleidelijk plaatsvond was het antwoord niet duidelijk pro hysteresis: voor vijf meren “gelei-

delijk”, voor drie “abrupt”, en voor één meer (het Veluwemeer) “exponentieel”. Ook de tijdsplots van chlorofyl tegen totaal P laten geen duidelijke sprongen of parallelle relaties zien. McGowan *et al.* (2005) analyseren de paleolimnologie van twee hypertrofe ondiepe Deense meertjes. Zij vinden slechts geleidelijke veranderingen, geen sprongen over een periode van ruim 100 en 250 jaar.

Ten slotte laten Bailey *et al.* (2007) voor een groot aantal Canadese meertjes dat jaarlijks dichtvriest zien, dat geen van de drie indicatoren van Scheffer en Carpenter (2003) hier opgeld doet. Ze demonstreren dat hun meren van jaar tot jaar troebel of helder kunnen worden en gebruiken de term alternatieve “instabiele” toestanden. Over de oorzaak speculeren zij slechts. Zij suggereren dat variatie in voorjaarscondities een belangrijke oorzaak zou kunnen zijn, wij denken dat de strengheid van de winter dat is, gezien de sterke negatieve correlatie tussen het percentage meren dat troebel wordt en de waarde van Arctische Oscillatie in de daaraan voorafgaande winter (figuur 1). Een negatieve waarde van deze Arctische Oscillatie bete-



**Figuur 1** Percentage van 82 prairie-meertjes in Alberta dat elk jaar troebel wordt als functie van de Arctische Oscillatie. Gegevens meren van Bailey *et al.*, 2007; Arctic Oscillation data van Laurens Bouwer, IVM

**Figure 1** Percentage of 83 prairie lakes that switches to the turbid regime as a function of the Arctic Oscillation Index. Lake data from Bailey *et al.*, 2007; Arctic Oscillation data from Laurens Bouwer, IVM

Foto Harry van Oosterhout,  
www.bvbeeld.nl.  
Het Pallanddal in Beek  
Ubbergen. Heggenland-  
schap aangelegd door de  
Vereniging Nederlands  
Cultuurlandschap.



kent een lange strenge winter in grote delen van Noord Amerika ten oosten van de Rocky Mountains. Een dergelijke grootschalige sturing door weerpatronen is natuurlijk niet verenigbaar met het eerste criterium van Connell en Sousa (1983).

Het blijkt dus moeilijk om een brug te slaan tussen de weerbarstige, experimentele en empirische realiteit en de theoretische modellenwereld waarin oorzaak en gevolg zoveel eenvoudiger verbonden zijn. Dit is niet alleen het geval bij hysteresis, dat zoals gezegd daarvan wel een goede illustratie is. De groeiende discrepantie tussen theorievorming en experimenteel/empirisch onderzoek treedt veel breder op. Zo hebben de voorspellingen van

klassieke Lotka-Volterra modellen – interacties tussen prooien en predatoren resulteren over het algemeen in regelmatige populatie oscillaties – er toe geleid dat stabiliteit van evenwichten een centraal onderwerp van veel theoretisch ecologisch onderzoek is geworden. McCauley et al. (1999) laten echter zien dat in één van de klassieke experimentele voorbeeldsystemen voor predator-prooi interacties (watervlooien-algen) cycli die lijken op de door Volterra geïdentificeerde oscillaties zich slechts voordoen onder zeer specifieke experimentele condities. De meeste empirische waarnemingen van populatieoscillaties hebben dan ook weinig te maken met deze voor alle ecologen overbekende predator-prooi cycli (Murdoch et al., 2002).

---

## Conclusie

Wij pleiten niet voor het afzweren van patroonanalyse en elegante simpele modellen, noch willen we op enige wijze goed theoretisch onderzoek ontmoedigen. Wel willen we suggereren dat de welhaast verblindende elegantie van modellen ons moet uitdagen tot het zoeken naar alternatieve mechanistische verklaringen, het vinden van de bijbehorende overtuigende empirische gegevens en het doen van gedegen experimenteel onderzoek om uit de veelheid aan mogelijke verklaringen de (minst on-)juiste te destilleren. We pleiten dus voor een sterkere binding tussen theorie en experiment en tegen een trend van door theorievorming gemonopo-

liseerde wetenschap. Wij zullen criteria zoals van Connell en Sousa (1983) moeten hanteren of minimaal de indicatoren van Scheffer en Carpenter (2003) voor we ons laten verleiden tot het claimen van weer een geval van alternatieve stabiele toestanden. Dat zijn we aan de inductieve achtergrond van onze wetenschap verplicht! Het is overigens niet onze intentie om een elegante theorie “voor alles” in te ruilen voor de moeder aller oorzaken die klimaat heet. Dat zou te gemakkelijk zijn. Wel stellen we dat we onze ogen niet lichtvaardig moeten sluiten voor klimaatgerelateerde geleidelijke veranderingen waaraan alle studieobjecten die het landschap stofferen of vormen, blootstaan.

---

## Literatuur

- Bailey S.E., I.F. Creed, G.Z. Sass & A.S. Wong, 2007. Frequent regime shifts in trophic states in shallow lakes on the Boreal Plain: alternative “unstable” states? *Limnology and Oceanography* 52: 2002-2012
- Connell, J.H. & W.P. Sousa, 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist* 121: 789-824.
- Dekker, S., J. van de Koppel & M. Rietkerk, 2007. Landschapspatronen door zelforganisatie. *Landschap* 24/3: 127-134.
- De Roos, A.M., E. McCauley & W.G. Wilson, 1998. Pattern formation and the spatial scale of interaction between predators and their prey. *Theor. Pop. Biol.* 53: 108-130.
- Huffaker, C. B., 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383.
- Jeppesen, E., M. Søndergaard, J.P. Jensen, K.E. Havens, O. Anneville, L. Carvalho, M.F. Coveney, R. Deneke, M.T. Dokulil, B. Foy, D. Gerdeaux, S.E. Hampton, S. Hilt, K.L. Kangur, J. Köhler, E.H.H.R. Lammens, T.L. Lauridsen, M. Manca, M.R. Miracle, B. Moss, P. Nöges, G. Persson, G. Phillips, R. Portielje, S. Romo, C.L. Schelske, D. Straile, I. Tatrai, E. Willen & M. Winder, 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology* 50: 1747-1771.
- Klausmeier, C. A., 2001. Regular and irregular patterns in semiarid vegetation. *Science* 284: 1826-1828.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967.
- Mason, N.W.H., J.B. Wilson & J.B. Steel, 2007. Are alternative stable states more likely in high stress environments? Logic and available evidence do not support Didham *et al.*, 2005. *Oikos* 116: 353-357.
- McCauley, E., R.M. Nisbet, W.W. Murdoch, A.M. de Roos & W.S.C. Gurney, 1999. Large-amplitude cycles of *Daphnia* and its algal prey in enriched environments. *Nature* 402: 653-656.
- McGowan, S., P.R. Leavitt, R.I. Hall, N.J. Anderson, E. Jeppesen & B.V. Odgaard, 2005. Controls of algal abundance and community composition during ecosystem state change. *Ecology* 86: 2200-2211.
- Murdoch, W.W., B. E. Kendall, R. M. Nisbet, C. J. Briggs, E. McCauley & R. Bolser, 2002. Single-species models for many-species food webs. *Nature* 417: 541-543.
- Rosenzweig, M. L., 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171: 385-387.
- Scheffer, M., 1998. *Ecology of shallow lakes*. London. Chapman & Hall.
- Scheffer, M. & S.R. Carpenter, 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory and observation. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275-279.
- Schröder, A., L. Persson & A.M. de Roos, 2005. Direct experimental evidence for alternative stable states: a review. *Oikos* 110: 3-19
- Von Hardenberg, J., E. Meron, & Y. Zarmi, 2001. Diversity of vegetation patterns and desertification. *Phys. Rev. Lett.* 87: 198101-1-198101-4.