

Zou er in Meijendel werkelijk een plafondwaarde bestaan voor het totale aantal dagvlinders?

In het vorige nummer Van Holland's Duinen staat een intrigerend artikel over de dagvlinders in Meijendel (van der Meijden & van Swaay 2015). Naast een beschrijving van de vlinderfauna gedurende de afgelopen 25 jaar geven de auteurs ook een beschrijving van de veronderstelde mechanismen achter de geschetste ontwikkelingen. Centraal in hun veronderstellingen staat een plafondwaarde voor het totale aantal dagvlinders in Meijendel en, ter onderbouwing daarvan, het principe van dichtheidsafhankelijkheid dat werkzaam zou zijn op het niveau van de hele levensgemeenschap aan dagvlinders. In onderstaande kritiek zal ik proberen aan te tonen dat de veronderstelling van een plafondwaarde niet houdbaar is en dat de onderbouwing ervan op een aantal misverstanden berust. Door Frans Hooijmans

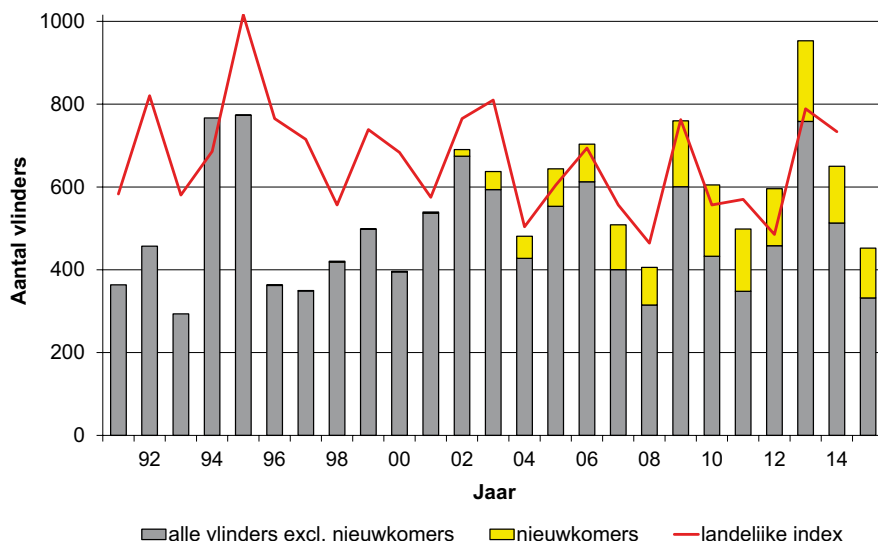
Met veel interesse heb ik het artikel over de dagvlinders in Meijendel gelezen. Omdat ik daar zelf al 25 jaar vlinders tel en –samen met Adri Remeeus– jaarlijks rapporteer over de getelde aantallen op onze routes, ging mijn aandacht niet zozeer uit naar de beschrijving van de ontwikkelingen maar vooral naar de beschouwingen over het ecologisch mechanisme achter de aantalsfluctuaties. In eerste instantie was ik onder de indruk van de aanname van een plafondwaarde voor het totale aantal dagvlinders in Meijendel en van de onderbouwing daarvan, maar wel met het gevoel dat er iets niet klopte. Uiteindelijk ben ik tot de conclusie gekomen dat het bestaan van een dergelijke plafondwaarde uiterst onaannemelijk is. In dit artikel zet ik mijn overwegingen daarvoor uiteen. Eerst zal ik de theorie van Van der Meijden en Van Swaay samenvatten. Vervolgens geef ik vanuit twee invalshoeken commentaar. Ten eerste zal ik aantonen dat de aanwijzingen voor het bestaan van een plafondwaarde voor alle dagvlinders in Meijendel ook anders kunnen worden geïnterpreteerd. Ten tweede zal ik laten zien dat, mocht zo'n plafondwaarde ondanks alles toch bestaan, dit allerlei onwaarschijnlijke implicaties heeft.

De theorie in een notendop

Van der Meijden en Van Swaay constateren dat het aantal dagvlindersoorten in Meijendel over de periode 1991-2014 significant is toegenomen, maar niet het aantal individuen van alle soorten tezamen. Zij zien hierin een aanwijzing voor het bestaan van een plafondwaarde voor het totale aantal individuen. Zo'n plafondwaarde kan optreden, betogen ze, als er een dichtheidsafhankelijke regulatie van de aantallen plaatsvindt. Ze veronderstellen daarbij een ecologisch mechanisme volgens welke de aantallen van iedere dagvlindersoort in een bepaald jaar niet alleen gestuurd worden door de aantallen van de eigen soort in het voorgaande jaar maar ook door die van alle andere dagvlindersoorten in het voorgaande jaar.

Toename aantal soorten versus toename aantal individuen

Landelijk gezien lagen de beste vlinderjaren in de jaren negentig van de vorige eeuw en lijkt de stand vanaf 2000 te stabiliseren (van Swaay e.a. 2015). Dat het totale aantal individuen in Meijendel niet is toegenomen, ondanks de komst van nieuwkomers, hoeft dus niet veroorzaakt te zijn door een plafondwaarde, maar kan ook komen doordat de in Meijendel al langer aanwezige soorten daar eenzelfde achteruitgang laten zien als in heel Nederland. Maar ook als de in Meijendel al langer aanwezige soorten niet zijn achteruitgegaan hoeft de



Figuur 1. Jaartotalen dagvlinders langs de telroutes Parnassiapad en 't Scheepje (+ landelijke index). Elk jaartotaal is de som van zes maandgemiddelden. De nieuw verschenen soorten zijn Groot dikkopje, Eikenpage, Landkaartje, Keizersmantel, Bont zandoogje, Koevinkje en Oranje zandoogje. De landelijke index geeft het gemiddeld aantal dagvlinders per jaar op een algemene standaardroute van 20 secties (van Swaay e.a. 2015).

komst van nieuwkomers zonder duidelijke toename van het totale aantal individuen niet op een plafondwaarde te wijzen. Immers, als er relatief veel soorten bijkomen die allemaal zeldzaam zijn, dan neemt het aantal soorten sterk toe maar het totale aantal vlinders nauwelijks. Alleen het min of meer gelijk blijven van het totale aantal vlinders kan dus niet opgevat worden als een aanwijzing voor het bestaan van een plafondwaarde. Daarvoor is op zijn minst nodig dat er niet alleen nieuwe soorten maar ook verhoudingsgewijs veel individuen van deze nieuwe soorten zijn bijgekomen zonder sterke toename van het totale aantal individuen. Dit impliceert dat alleen een opvallende afname van het aantal individuen van de al langer aanwezige soorten opgevat zou kunnen worden als een aanwijzing voor het bestaan van een plafondwaarde. Van der Meijden en Van Swaay hebben hier niet naar gekeken. Mij ontbreken daarvoor de benodigde gegevens, maar ik kan het wel onderzoeken aan de hand van de twee reeksen waarover we jaarlijks rapporteren in dit tijdschrift (Hooijmans & Remeëus 2016). Deze twee reeksen zijn overigens de twee belangrijkste (want meest volledige) van de vijf reeksen waarop de analyses van Van der Meijden en Van Swaay zijn gebaseerd. Over de periode 1992-2015 laat het totale aantal individuen op de routes Parnassiapad en 't Scheepje een niet-significante, maar wel licht stijgende tendens zien (Spearman rangcorrelatie $\rho=0,376$), terwijl het aantal individuen van de al langer aanwezige soorten geen dalende tendens vertoont (Spearman rangcorrelatie $\rho=0,077$). De nieuwkomers zijn er dus bijgekomen zonder dat dit ten koste is gegaan van de soorten die er al waren. Bovendien is in 2013 langs deze routes een nieuw aantalsrecord gevestigd dat dankzij de bijdrage van de nieuwkomers het eerdere record uit 1995 ruimschoots overtreft (fig.1). Er is daarom geen reden om de toename van het aantal soorten zonder een structurele toename van het totale

aantal individuen op te vatten als een aanwijzing voor het bestaan van een plafondwaarde voor de dagvlinders in Meijndel.

Dichtheidsafhankelijkheid

De auteurs voeren dichtheidsafhankelijke terugkoppeling aan ter verklaring van de plafondwaarde voor het totale aantal dagvlinders. Het is overigens maar de vraag of dichtheidsafhankelijke terugkoppeling een voldoende voorwaarde is voor het bestaan van een plafondwaarde. Het betekent hooguit dat er een mechanisme werkzaam is waardoor de aantallen niet onbeperkt hoog kunnen oplopen, maar het impliceert naar mijn idee niet dat er een maximum is dat nooit kan worden overschreden. Los van deze relativering zal ik laten zien dat het optreden van dichtheidsafhankelijke terugkoppeling bij een groep van soorten moeilijk hard te maken is. Laten we ons om te beginnen wat nader verdiepen in de toets die Van der Meijden en Van Swaay gebruiken. Meestal wordt met deze toets dichtheidsafhankelijke terugkoppeling bij één soort aannemelijk gemaakt. Met $N(t)$ en $N(t+1)$ gedefinieerd als het aantal vlinders in jaar t resp. jaar $t+1$, wordt het verband bepaald tussen enerzijds de natuurlijke logaritme (\ln) van $N(t+1)/N(t)$ en anderzijds de natuurlijke logaritme van $N(t)$. Er wordt dus gekeken naar het verband tussen de relatieve aantalsverandering naar het volgende jaar en het absolute aantal in het lopende jaar. De rangcorrelatiecoëfficiënt (Spearman 1904) tussen $\ln[N(t+1)/N(t)]$ en $\ln[N(t)]$ geeft een indicatie van de richting en sterkte van het verband. Een sterk negatieve correlatie betekent dat bij lage aantallen in een bepaald jaar uit de beschouwde periode de kans op een toename in het volgend jaar groot is en dat bij hoge aantallen juist de kans op een afname groot is. Dit wordt opgevat als een

aanwijzing voor dichtheidsafhankelijke terugkoppeling, dus als een aanwijzing voor een causaal verband waarbij lage aantallen in een bepaald jaar, via een vaak onbekend ecologisch mechanisme, een sterke toename in het volgende jaar veroorzaken (en omgekeerd). Zonder nadere onderbouwing wordt een correlatie dus geïnterpreteerd als een causaal verband.

De aanname van een causaal verband berust op het feit dat $N(t+1)$ afhankelijk is van $N(t)$. Hier doet zich overigens al gelijk een complicatie voor omdat Van der Meijden en Van Swaay impliciet veronderstellen dat alle vlinders in Meijendel in jaar $t+1$ nakomelingen zijn van vlinders in Meijendel in jaar t . Laten we hier vooralsnog in meegaan en veronderstellen dat $N(t+1)$ volledig is gebaseerd op $N(t)$. Het belang hiervan wordt duidelijk als gekeken wordt wat er gebeurt indien de toets wordt toegepast op een variabele $X(t)$ met de eigenschap dat $X(t+1)$ en $X(t)$ niets met elkaar te maken hebben. Veronderstel bijvoorbeeld dat $X(t)$ random fluctueert rond een evenwichtswaarde. Als je dan $\ln[X(t+1)/X(t)]$ uitzet tegen $\ln[X(t)]$ vind je altijd een negatief verband. Neem bijvoorbeeld, ter illustratie hiervan, voor $X(t)$ de gemiddelde jaartemperatuur in Nederland (zoals vastgesteld door het KNMI). Dan blijkt de rangcorrelatiecoëfficiënt tussen $\ln[X(t+1)/X(t)]$ en $\ln[X(t)]$ over de periode 1992-2015 gelijk te zijn aan $-0,594$ (significant, $p < 0,05$). Toch is het weinig aannemelijk dat een lage temperatuur in jaar t de oorzaak is van een sterke temperatuurstijging in jaar $t+1$ (en omgekeerd). Dus ook zonder een causaal verband heeft een toets op dichtheidsafhankelijkheid dikwijls een sterk negatieve correlatie als uitkomst. Het is daarom de vraag of je zo'n uitkomst als bewijs voor dichtheidsafhankelijkheid kunt interpreteren. Statistische toetsen op dichtheidsafhankelijkheid zijn dan ook niet onomstreden (den Boer & Reddingius 1996).

Ondanks mogelijke bedenkingen tegen de gebruikte toets wil ik niet het mechanisme van dichtheidsafhankelijkheid bij één soort ter discussie stellen. Ongetwijfeld spelen terugkoppelingsmechanismen een rol, anders zouden er ook geen stabiele populaties kunnen bestaan. Maar in plaats van op één soort, zoals gebruikelijk is, passen Van der Meijden en Van Swaay de dichtheidsafhankelijkheidstoets toe op een groep van soorten. De afhankelijkheid tussen $N(t+1)$ en $N(t)$ is in dit geval natuurlijk heel anders dan in het geval van één soort en verloopt strikt langs de lijnen van de verschillende soorten. Ook als de soorten elkaar op geen enkele wijze beïnvloeden manifesteert $N(t)$ zich als random fluctuerend rond een evenwichtswaarde en dit is voldoende, zoals we hierboven zagen, voor een sterk negatieve rangcorrelatie tussen $\ln[N(t+1)/N(t)]$ en $\ln[N(t)]$. De dichtheidsafhankelijkheid is dan slechts de optelsom van die van de afzonderlijke soorten. Zelfs als iedere soort zijn eigen plafondwaarde zou hebben

kan in dit geval geen plafondwaarde bestaan voor het totale aantal dagvlinders, want iedere nieuwkomer zou de totale plafondwaarde (zijnde de optelsom van die van de afzonderlijke soorten) verhogen. Van der Meijden en Van Swaay menen echter dat de dichtheidsafhankelijkheid meer is dan de optelsom van die van de afzonderlijke soorten. Ter nadere onderbouwing hiervan nemen ze als voorbeeld het Bruin zandoogje, de meest algemene soort in Meijendel. Ze zetten de verandering in de logaritme van het aantal Bruine zandoogjes van jaar t naar jaar $t+1$ uit tegen de logaritme van het totale aantal vlinders van de andere soorten in jaar t . En op basis van dit plaatje wordt de conclusie getrokken: "Het is overduidelijk dat wanneer de dichtheid aan vlinders (van de andere soorten) hoog is in jaar t , het aantal Bruine zandoogjes het volgend jaar lager is. Wanneer de dichtheid juist laag is van de andere soorten, zien we een sterke toename van het Bruin zandoogje. Ook voor deze ene soort dus een duidelijke reactie op de dichtheid van andere soorten". Opmerkelijk hieraan is dat deze correlatie zonder meer wordt opgevat als een causaal verband en dat de auteurs zich niet afvragen hoe deze dichtheidsafhankelijkheid tussen het Bruin zandoogje en de andere soorten zich verhoudt tot de meer voor de hand liggende dichtheidsafhankelijkheid van het Bruin zandoogje zelf.

Om wat meer inzicht te krijgen in de verschillende correlaties ben ik zelf, met behulp van de telresultaten langs de twee al eerdergenoemde vlinderroutes, wat aan het rekenen geslagen. Het toetsen op een significante samenhang tussen de verandering in de logaritme van het aantal van de ene soort van jaar t op jaar $t+1$ en de logaritme van het aantal van de andere soort in jaar t is alleen mogelijk indien beide soorten ieder jaar gezien zijn op minstens een van de twee routes (de logaritme van nul bestaat immers niet). Aan deze voorwaarde blijken 13 soorten dagvlinders te voldoen in de periode 1992-2015. Zoals verwacht zien we bij elk van deze soorten apart en (dus) bij alle soorten tezamen een significante samenhang tussen de aantallen in jaar t en de aantalsveranderingen van jaar t naar jaar $t+1$ (de waarden op de diagonaal van linksboven naar rechtsonder in tabel 1). Verder valt op dat veel coëfficiënten buiten de diagonaal ook negatief zijn, waarvan meerdere zelfs significant. Als we deze uitkomsten interpreteren zoals Van der Meijden en Van Swaay doen, dan worden de aantalsveranderingen van het Bruin zandoogje van jaar t naar jaar $t+1$ vooral gestuurd door de dichtheid aan Bruine zandoogjes in jaar t (significante correlatie van $-0,70$) en niet (correlatie licht positief) of minder (correlatie licht negatief) door de dichtheid aan andere vlindersoorten in jaar t (zie de andere, niet-significante correlaties in de rij van het Bruine zandoogje in tabel 1). Alleen al het feit dat de levenscycli van veel dagvlindersoorten erg uiteen lopen

maakt deze interpretatie uitermate onwaarschijnlijk. Immers, er zijn verschillen tussen het stadium waarin wordt overwinterd (ei, larve, pop of imago) en tussen het aantal generaties per jaar (sommige soorten hebben een, andere twee of soms zelfs drie generaties per jaar). Bovendien is bij diverse soorten weinig overlap in het voorkomen binnen Meijndel. Het Icarusblauwtje zie je bijvoorbeeld vooral in het open buitenduin, het Bont zandoogje vooral in het beboste middenduin. Naar mijn idee is er dan ook een andere, meer voor de hand liggende verklaring voor de overwegend negatieve rangcorrelatiecoëfficiënten buiten de diagonaal. Ik vermoed dat een externe factor zodanig van invloed is op de aantalsfluctuaties van een aantal verschillende soorten dat deze vaak min of meer synchroon verlopen. En als aantalsveranderingen van jaar t naar jaar $t+1$ bijvoorbeeld de soorten A en B vaak gelijk opgaan heeft de rangcorrelatie tussen $\ln[NB(t+1)/NB(t)]$ en $\ln[NA(t)]$ hetzelfde teken als die tussen $\ln[NA(t+1)/NA(t)]$ en $\ln[NA(t)]$ (waarbij $NA(t)$ en $NB(t)$ gelijk zijn aan het aantal individuen van soort A resp. soort B in jaar t).

Een externe factor met een onmiskenbare invloed op de talrijkheid van veel dagvlindersoorten is het weer. Neem bijvoorbeeld de weersomstandigheden in 2013. Na een lang en koud voorjaar volgde een prachtige zomer zonder vervelende uitschieters die vlinders par-

ten kunnen spelen, zoals een zomerstorm, hoosbuien of een hittegolf. Hoogstwaarschijnlijk heeft dit weer er in belangrijke mate aan bijgedragen dat 2013 voor bijna alle vlindersoorten zo'n goed jaar kon worden (Hooijmans & Remeus 2014). Dit laat onverlet dat bij iedere soort de jaarlijkse aantallen vooral bepaald worden door allerlei andere terugkoppeling- en reguleringsmechanismen, maar vermoedelijk worden de aantalsverschillen tussen de jaren in belangrijke mate mede bepaald door verschillen in weersomstandigheden. Een ondersteuning hiervoor is het gegeven dat de aantalsfluctuaties in Meijndel eenzelfde patroon laten zien als die in heel Nederland (fig.1). Zelfs jaren met uitzonderlijk veel of met juist uitzonderlijk weinig vlinders zijn vaak dezelfde in Meijndel als in heel Nederland. In het licht van een externe factor als het weer, die eenzelfde uitwerking lijkt te hebben op de aantalsfluctuaties van verschillende soorten (en daarmee een verklaring geeft voor de vele negatieve correlatiecoëfficiënten in tabel 1), is het naar mijn idee (te) vergezocht om deze negatieve correlaties te zien als een aanwijzing voor een ingewikkeld causaal verband in de vorm van dichtheidsafhankelijke terugkoppeling tussen verschillende soorten. En hiermee vervalt ook dichtheidsafhankelijkheid als onderbouwing van de plafondwaarde voor het totale aantal dagvlinders in Meijndel.

Tabel 1. Rangcorrelatiecoëfficiënten over de periode 1992-2015 van een test tussen dagvlindersoorten die in de beschouwde periode onafgebroken aanwezig waren langs twee telroutes.

	CiVI	KIKW	KIGW	KIVV	BrBI	IcBI	Atal	DagP	KIPa	ArVI	Hooi	BrZa	HeVI	Alle	Alle-1
CiVI	-0,57	-0,11	-0,03	0,11	-0,09	0,38	-0,18	0,13	-0,02	0,29	0,24	0,41	0,44		0,37
KIKW	-0,23	-0,55	-0,22	0,03	-0,33	-0,20	-0,42	-0,43	-0,23	-0,09	-0,15	-0,10	-0,18		-0,19
KIGW	-0,02	-0,18	-0,53	-0,10	-0,31	-0,26	-0,12	-0,10	-0,04	-0,20	0,03	-0,17	0,01		-0,25
KIVV	-0,10	-0,01	0,14	-0,58	-0,12	-0,22	-0,15	-0,24	-0,22	-0,32	-0,23	0,00	0,12		-0,26
BrBI	-0,13	-0,18	-0,03	0,25	-0,69	-0,13	-0,38	-0,11	-0,32	0,08	-0,09	-0,15	-0,20		-0,17
IcBI	-0,29	-0,48	-0,24	-0,06	-0,47	-0,71	-0,48	-0,67	-0,43	-0,18	-0,26	-0,42	-0,27		-0,55
Atal	-0,05	0,01	0,03	0,21	-0,12	0,18	-0,59	0,08	-0,07	-0,01	0,33	0,29	0,14		0,30
DagP	-0,39	-0,26	-0,01	0,05	-0,37	-0,29	-0,42	-0,64	-0,16	-0,10	-0,12	-0,18	-0,12		-0,17
KIPa	-0,12	-0,04	-0,06	-0,26	-0,37	-0,21	-0,30	-0,12	-0,68	-0,24	0,15	-0,15	0,00		-0,17
ArVI	-0,03	-0,17	-0,34	-0,31	-0,16	-0,46	-0,02	-0,21	-0,25	-0,74	-0,29	-0,39	-0,12		-0,42
Hooi	-0,50	-0,15	0,21	-0,12	-0,09	-0,27	-0,27	-0,40	0,00	0,07	-0,55	-0,22	-0,09		-0,29
BrZa	-0,13	-0,09	-0,13	0,10	-0,24	-0,25	0,02	-0,37	-0,11	0,07	-0,21	-0,70	-0,30		-0,24
HeVI	-0,21	-0,40	-0,20	0,12	-0,28	-0,69	-0,36	-0,52	-0,18	-0,14	-0,33	-0,55	-0,60		-0,53
Alle															-0,62

Iedere cel uit de tabel geeft de waarde van de Spearman rangcorrelatiecoëfficiënt van de verandering van de logaritme van het aantal individuen van jaar t naar jaar $t+1$ van de soort in de linker kolom afgezet tegen de logaritme van het aantal individuen van de soort uit de bovenste rij in jaar t .

In de kolom en rij van 'Alle' zijn de individuen van alle soorten bij elkaar opgeteld, dus ook van de soorten die niet ieder jaar gezien zijn. In de laatste kolom gaat het ook steeds om de som van de individuen van alle vlindersoorten langs beide routes (dus ook van de soorten die

niet ieder jaar gezien zijn), behalve van de desbetreffende soort in de eerste kolom. Significante ($p < 0,05$) waarden zijn in rood aangegeven.

Afkortingen: CiVI = Citroenvlinder, KIKW = Klein koolwitje, KIGW = Klein geaderd witje, KIVV = Kleine vuurvvlinder, BrBI = Bruin blauwtje, IcBI = Icarusblauwtje, Atal = Atalanta, DagP = Dagpauwoog, KIPa = Kleine parelmoervlinder, ArVI = Argusvlinder, Hooi = Hooibeestje, Brza = Bruin zandoogje, HeVI = Heivlinder.



Figuur 2. Sint Jansvlinders op Speerdistel langs de vlinderroute Parnassiapad, Meijendel, 24-7-2015. Foto: Frans Hooijmans

Onwaarschijnlijke consequenties van de theorie

Maar ook zonder aanwijzingen daarvoor zou er natuurlijk sprake kunnen zijn van een plafondwaarde voor de dagvlinders in Meijendel. Veronderstel dat een plafondwaarde er daadwerkelijk de oorzaak van is dat in Meijendel een toename van het aantal dagvlindersoorten niet gepaard is gegaan met een toename van het totale aantal vlinders. Dit moet impliceren, zoals we al eerder vaststelden, dat door de komst van de nieuwkomers het aantal individuen van de al langer aanwezige soorten is afgenomen. Volgens Van der Meijden en Van Swaay zijn in Meijendel alleen het Zwartspriedikkopje en de Heivlinder de afgelopen decennia significant achteruitgegaan. Kennelijk komt dit dan mede door de nieuwkomers, want zonder deze zou er voor de al langer aanwezige soorten meer ruimte zijn onder de plafondwaarde. Of is het misschien zo dat de achteruitgang van Zwartspriedikkopje en Heivlinder ruimte heeft gecreëerd voor de vestiging van nieuwe soorten? Het is hoe dan ook een opmerkelijke consequentie van de theorie van een plafondwaarde en het is jammer dat de auteurs hier niet bij stilstaan.

Een andere consequentie is dat dagvlinders klaarblijkelijk opgevat kunnen worden als een soort ecologische eenheid die alleen maar onderling concurreren en niet met andere soorten. Maar waarom niet met, bijvoorbeeld, de nachtvlinders, een ecologisch zeer verwante groep? Er zijn in Meijendel in de periode 2004-2010 maar liefst 696 soorten nachtvlinders aangetroffen (Moerland 2011). Meerdere soorten nachtvlinders zijn zelfs overdag actief en worden daarom ook meegeteld op de vlinderroutes, zoals de Sint Jacobsvlinder, de Sint Jansvlinder (fig. 2) en de Gamma-uil. Hebben de auteurs deze buiten de analyse gelaten omdat ze niet concurreren met de dagvlinders? Als dagvlinders met elkaar concurreren om waardplanten of nectarplanten, dan doen heel wat nachtvlinders mee in die concurrentiestrijd. En predatoren die van dagvlinders houden zullen ook de meeste nachtvlinders niet versmaden. Wellicht zijn de auteurs van mening dat er in Meijendel een plafondwaarde is voor de groep van dag- en nachtvlinders tezamen. Maar dan kan er alleen een plafondwaarde zijn voor de dagvlinders als er ook een plafondwaarde is voor de nachtvlinders. Met als merkwaardige consequentie dat dagvlinders alleen met dagvlinders concurreren en nachtvlinders alleen

met nachtvlinders. Als potentiële concurrenten van dagvlinders kunnen voorts tal van andere insectensoorten worden aangemerkt. Bijvoorbeeld bijen, hommels en zweefvliegen in de concurrentiestrijd om nectar. Meestal zie je op de bloemen van bijvoorbeeld een strook Koninginnekruid (*Eupatorium cannabinum*) langs een infiltratieplas slechts een paar dagvlinders naast vele vertegenwoordigers van andere insectensoorten. Dagvlinders moeten dus om nectar concurreren met vertegenwoordigers van al die verschillende soorten. Een paar dagvlinders meer of minder maakt dan weinig uit.

De lijst van onwaarschijnlijke consequenties is uit te breiden met meer voorbeelden. Ik zal er nog een naar voren brengen. Een plafondwaarde in Meijendel voor de groep van dagvlinders impliceert eigenlijk dat dit duingebied voor de dagvlinders een soort ecologisch eiland is. Ik ga er gemakshalve vanuit dat Van der Meijden en Van Swaay met Meijendel het hele aaneengesloten duingebied van Meijendel en Berkheide bedoelen. De hele levenscyclus van elke dagvlinder, van ei tot imago, zou dan hier moeten plaatsvinden. Bij sommige soorten, zoals de Heivlinder en de Kleine parelmoervlinder, zal dit voor bijna alle individuen wel het geval zijn. Maar bij andere soorten, die ook in de directe, stedelijke omgeving van Meijendel veel voorkomen en die zwerfgedrag vertonen, zoals de Citroenvlinder, de witjes en de schoenlappers, zal voor de meeste individuen de levenscyclus zich niet alleen binnen Meijendel afspelen. Om nog maar te zwijgen van de trekvlinders, waarvan in Nederland de eerste generatie van ieder jaar in Zuid-Europa (Atalanta) of zelfs in Afrika (Distelvlinder) uit het ei is gekropen.

Conclusie

Op basis van onmogelijke consequenties (nieuwkomers in Meijendel hebben gezorgd voor de achteruitgang van Zwartsprietdikopje en Heivlinder, dagvlinders vormen een ecologische eenheid zonder interactie met andere verwante groepen als nachtvlinders, Meijendel is een eiland) moet de aanname van een plafondwaarde voor het totale aantal dagvlinders in Meijendel worden verworpen. Pogingen om de aanname te onderbouwen zijn daarom al bij voorbaat gedoemd te mislukken, hoe stevig de onderbouwing ook lijkt (Popper 1959). In lijn met deze constatering laat een nadere analyse van de twee door Van der Meijden en Van Swaay aangevoerde aanwijzingen zien dat deze anders dan als een onderbouwing van de plafondwaarde geïnterpreteerd kunnen worden. Een toename van het aantal soorten in Meijendel zonder structurele toename van het totale aantal vlinders aldaar is goed mogelijk zonder het regime van een plafondwaarde, zoals eigenlijk al blijkt uit figuur 1.

Daarnaast heeft dichtheidsafhankelijke terugkoppeling binnen de groep van dagvlindersoorten hooguit als consequentie dat de aantallen niet onbeperkt kunnen oplopen. Een plafondwaarde is geen noodzakelijke consequentie, zelfs niet als de verschillende soorten ook elkaar beïnvloeden via het mechanisme van dichtheidsafhankelijkheid. Het is bovendien de vraag of de overwegend negatieve rangcorrelaties uit tabel 1 als aanwijzing voor een dergelijke onderlinge beïnvloeding moeten worden opgevat. Een alternatieve verklaring voor de negatieve rangcorrelaties zou kunnen zijn dat aantalsfluctuaties van diverse soorten soms synchroon verlopen als gevolg van jaarlijkse variaties in weersomstandigheden. Een ondersteuning voor het idee dat het weer dit effect kan hebben, meer dan een tot Meijendel beperkte factor, lijkt de frappante overeenkomst tussen aantalsfluctuaties in Meijendel en die in heel Nederland (fig. 1).

F.C. Hooijmans
Ametisthorst 235
2592 HJ Den Haag
fchoijmans@ziggo.nl

Literatuur

- Boer PJ den & J Reddingius (1996). Statistical tests for density dependence. Regulation and stabilization paradigms in population ecology: 198-271. Chapman & Hall, London.
- Hooijmans FC & A Remeëus (2014). Vlinders in Meijendel: aantallen in 2013 langs twee telroutes. Holland's Duinen 63: 13-17.
- Hooijmans FC & A Remeëus (2016). Vlinders in Meijendel: aantallen in 2015 langs twee telroutes. Holland's Duinen 67: 34-37.
- Meijden E van der & C van Swaay (2015). De dagvlinders van Meijendel, tijdens en na een kwart eeuw intensief natuurbeheer. Holland's Duinen 66: 8-27.
- Moerland W (2011). Nachtvlinderonderzoek in de Wassenaarse duinen. Holland's Duinen 57: 16-31.
- Popper KR (1959). The logic of scientific discovery. Hutchinson, London.
- Spearman C (1904). The proof and measurement of association between two things. American Journal of Psychology 15: 72-101.
- Swaay CAM van, K Veling, J Kok & A van Strien (2015). 25 Jaar vlinders tellen. Rapport VS2015.002, De Vlinderstichting, Wageningen.