



Figuur 1. Landkaartje (zomergeneratie). Foto: Eddy van der Meijden

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

Antwoord aan Hooijmans (2016)

We waarderen het dat Hooijmans uitvoerig en kritisch inhoudelijk ingaat op ons artikel over de dagvlinders van Meijndel (Van der Meijden en Van Swaay 2015). Naar aanleiding van zijn opmerkingen zullen we enkele aspecten van dichtheidsafhankelijkheid wat nader toelichten. We geven onder meer aan waarom het vaak zo lastig aantoonbaar is. We volgen zijn suggestie om de aanwijzingen voor een plafondwaarde voor het dagvlinders in Meijndel nader uit te werken door te laten zien dat de binnenkomst van 'nieuwe' soorten samenvalt met een duidelijke reductie van het aantal waargenomen individuen van de 'oude' soorten. Door Eddy van der Meijden en Chris van Swaay

Planten en dieren kunnen een groot aantal nakomelingen produceren. Sommige zelf een onwaarschijnlijk groot aantal. Zo vond Salisbury (1942) dat de Koningskaars, *Verbascum thapsus*, gemiddeld 136.000 zaden per plant produceerde. Insecten bereiken die aantallen lang niet, maar een vrouwtje van de Sint Jacobsvlinder zit al gauw op 350 eitjes. Haeler et al. (2014) vonden dat het Bruin zandoogje in Centraal Europa gemiddeld 361 eitjes legt, maar ze vonden ook een exemplaar dat 1018 eitjes produceerde. Een populatie van het Bruin zandoogje zou van het ene op het andere jaar dus ruim 180-maal in omvang kunnen toenemen (361 gedeeld door twee, want naast een vrouwtje is ook een mannetje nodig), en in twee jaar al ruim 180 maal 180-maal, dat is meer dan 32.400-maal. Darwin (1859) was zich van dit vermogen tot exponentiële groei al bewust: *"A struggle for existence inevitably follows from the high rate at which all organic beings tend to increase. Every being, which during its natural life time produces several eggs or seeds, must suffer destruction during some period of its life, and during some season or occasional year, otherwise, on the principle of geometric increase, its number would quickly become so inordinately great that no country could support the product. Hence, as more individuals are produced than can possibly survive, there must in every case be a struggle for existence, either one individual with another of the same species, or with the individuals of distinct species, or with the physical conditions of life."*

Darwin impliceert dus dat er soort plafondwaarde voor populaties bestaat. Later heeft deze waarde de naam 'draagvermogen' of 'carrying capacity' gekregen. Het leefmilieu van elke soort zou een bepaald draagvermogen voor die soort hebben. Daarnaast viel het veel onderzoekers op dat populaties van veel soorten vaak over lange periodes een bijzonder stabiel aantalverloop lieten zien, net zoals we dat bij 11 vlindersoorten in Meijndel vonden, dus geen voortdurende toename en geen voortdurende afname. In vergelijking met wat theoretisch mogelijk zou zijn, gezien het hierboven geschetste vermogen tot exponentiële groei, blijken de aantalsfluctuaties van populaties vaak uitermate beperkt. Howard & Fiske (1911), die populaties van de Nonvlinder en Bastaardsatijnvlinder bestudeerden, suggereerden daarom: *"A natural balance can only be maintained though the operation of facultative agencies which affect the destruction of a greater proportionate number of individuals as the insect in question increases in abundance"*. Weersfactoren zouden dat beslist niet kunnen: *"The destruction wrought by storm, low or high temperature, or other weather conditions, is to be classed as catastrophic, since they are wholly independent in their activities upon whether the insect which incidentally suffers is rare or abundant."*

Naarmate de dichtheid (dat is het aantal individuen per oppervlakte-eenheid of andere ruimtelijke maat) van een soort toeneemt zou de kans op sterfte dus ook toenemen, naarmate de dichtheid lager is zou die kans juist afnemen. Ook het geboortecijfer kan dichtheidsafhankelijk zijn. In de vijftiger jaren van de vorige eeuw leidde het concept van dichtheidsafhankelijke regulatie tot een reeks van belangrijke publicaties van voor- en tegenstanders. David Lack (1954), een vooraanstaand vogelkundige, schreef het boek 'The Natural Regulation of Animal Numbers' en concludeerde op grond van een reeks van veldstudies, voornamelijk aan vogels, dat dichtheidsafhankelijke regulatie populaties inderdaad in toom –in evenwicht– houdt. "The controlling factors act more severely when numbers are high than when they are low". Bij hoge dichtheden blijken veel minder vogelparen tot broeden te komen en blijkt de legselgrootte duidelijk af te nemen. Het eerder genoemde draagvermogen wordt daarom ook wel evenwichts-dichtheid genoemd. Boven die waarde zijn hulpbronnen beperkend en treedt verhoogde sterfte op, onder die waarde kan de populatie nog toenemen. In hetzelfde jaar 1954 publiceerden Andrewartha & Birch hun boek over 'The Distribution and Abundance of Animals'. Zij lieten zien dat dichtheidsafhankelijkheid vaak niet kan worden aangetoond. Zij stelden dat het aantal dieren in een populatie kan worden gelimiteerd op drie verschillende manieren. 1. Door een tekort aan hulpbronnen (voedsel of plaatsen om te nestelen en dergelijke); 2. Door het onvermogen om die hulpbronnen te vinden; 3. Door een tekort aan tijd waarin de omstandigheden gunstig zijn voor reproductie. Die derde categorie zou heel belangrijk zijn en met name weersfactoren zouden daarbij een belangrijke rol spelen.

Mede door deze laatstgenoemde publicatie heeft het concept van dichtheidsafhankelijkheid tot de negentiger jaren van de vorige eeuw geleid tot felle polemieken tussen voor- en tegenstanders. Populatiestudies kregen daardoor veel aandacht en de ontwikkeling van dit vakgebied heeft er uiteindelijk veel baat bij gehad. Een van de moeilijkheden om dichtheidsafhankelijkheid goed aan te tonen, of juist te verwerpen, lag in het feit dat er geen geschikte methoden waren. Het is betrekkelijk eenvoudig om directe gevolgen van de populatie-dichtheid op populatieparameters aan te tonen. Zo leidt een toename van de dichtheid aan broedparen van de Koolmees tot een, ongeveer evenredige, reductie van het aantal uitgevlogen jongen per paar per jaar (Lack, 1968), en zo is de kans voor jonge (1 jaar oude) Edelherten om de winter te overleven zeer sterk afhankelijk van de populatiedichtheid (Clutton-Brock et al. 1987). Maar om dichtheidsafhankelijkheid vast te stellen aan jaarlijkse populatiefluctuaties is veel lastiger. Je moet dan de verandering in dichtheid V van een bepaalde soort van jaar t naar jaar $t+1$, dus $V_{(t+1)}/V_{(t)}$, uitzetten

tegen de dichtheid in jaar t , dus $V_{(t)}$. Dat betekent dat de waarnemingen over de dichtheid in jaar t , dus $V_{(t)}$ zowel op X-as als op de Y-as staat. Stel nou dat je een fout bij de tellingen maakt. En dat gebeurt bij populatieschattingen vrijwel altijd. Stel dat je alle vlinders dubbel telt. Dan komt die waarneming in de grafiek onterecht op een plek die correspondeert met een twee maal te hoge dichtheid op de X-as en een dichtheidsverandering op de Y-as die onterecht door twee gedeeld wordt. Dat soort fouten zorgt ervoor dat je onterecht kunt concluderen dat er sprake is van (negatieve) dichtheidsafhankelijkheid. Het heeft betrekkelijk lang geduurd voordat dat probleem werd opgelost. Eberhardt liet ruim 45 jaar geleden, in 1970, zien dat wanneer je 'aantallen' niet telt, maar random trekt uit een normale verdeling met een bepaalde standaarddeviatie, de hierboven genoemde methode vaak een negatieve relatie oplevert tussen aantalsverandering ($V_{(t+1)}/V_{(t)}$) en de dichtheid ($V_{(t)}$). Dat is in het extreme geval makkelijk in te zien. Stel de vlinderteller bakt er helemaal niets van en geeft toch maar getallen door. Dan worden $V_{(t)}$ en $V_{(t+1)}$ willekeurige getallen. Je deelt op de Y-as dan door het getal op X en dat geeft altijd een negatief verband (het is hetzelfde als x tegen $1/x$ uitzetten). De praktijk is natuurlijk dat alle (vlinder)tellers hun uiterste best doen maar fouten zijn niet te vermijden en dat leidt dan tot het bovenstaande effect. De door ons gebruikte methode is gebruikelijk in de ecologie, maar je kunt statistische vragen bij stellen (zoals Hooijmans ook deed).

Maar al in 1994 was er een oplossing voor dit statistische probleem. Dennis & Taper publiceerden een artikel in *Ecological Monographs*: 'Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing'. Ze genereerden duizenden (!) random datasets uit elke reeks van echte populatietellingen van een soort, met at random gekozen fouttermen en berekenden vervolgens de verdeling van hellingshoeken tussen $V_{(t)}$ en $V_{(t+1)}/V_{(t)}$. Wijkt de hellingshoek van de echte waarnemingsreeks, met zijn specifieke volgorde van data, af van de hoeken van de gerandomiseerde waarnemingen, dan moet je dichtheids~~on~~afhankelijkheid verwerpen en veronderstellen dat er sprake is van dichtheidsafhankelijkheid. Zo niet, dan is dat niet het geval. Immers bij dichtheidsafhankelijkheid zal na een zeer hoge dichtheid een terugval optreden en zal na een zeer lage dichtheid de kans op een toename groot zijn. Tot nu toe is dit de standaardmethode gebleven. Daarmee was het statistische probleem opgelost. Maar er was ook nog een niet te onderschatten biologisch probleem.

Terwijl veel van de voorbeelden van Lack betrekking hadden op populaties van vogels, sloegen veel van de voorbeelden van Andrewartha & Birch op insectenpopulaties. Vogels, denk bijvoorbeeld aan de Zilvermeeuw,

hebben vaak populaties die lange tijd op dezelfde plek overleven. Voor een populatie fruitvliegjes geldt dat niet. Die hebben vaak een zeer beperkte levensduur. Toch blijken ze, als je wat ruimer kijkt, wel in hetzelfde gebied te overleven. Vanaf de negentiger jaren heeft zich een vakgebied ontwikkeld dat zich juist met die systemen bezighoudt. Het gaat om de ecologie van metapopulaties. Metapopulatie zijn populaties van populaties die lokaal uitsterven en op een andere plek nieuw ontstaan, of opnieuw ontstaan. Veel vlindersoorten blijken op die manier te overleven. Een van de grote specialisten op het gebied van metapopulatiebiologie is Ilkka Hanski. In zijn standaardwerk over metapopulaties uit 1999 schreef hij: "the combination of more powerful statistical techniques .. has produced the consensus that density dependence is just as prevalent [in metapopulations as] in natural populations. What remains is a less exciting debate about semantics". Alle moderne standaardwerken en leerboeken in de ecologie gaan er nu van uit dat populaties gereguleerd worden door dichtheidsafhankelijke factoren. Het kan gaan om limiterende hulpbronnen, zoals voedsel- of nestelplaatsen, maar ook om regulatie van 'bovenaf' door natuurlijke vijanden, zoals rovers of parasieten of ziekten. Tegelijkertijd is het duidelijk dat de plafondwaarde geen constante is. Ze is afhankelijk van omgevingsfactoren, zoals klimaat waardoor de hoeveelheid voedselplanten van vlinders wordt beïnvloed, klimaatsverandering kan tot een verhoging, maar ook tot een verlaging van een plafondwaarde leiden. Ook concurrentie met andere soorten om hulpbronnen kan leiden tot een niveauverandering, nieuw binnengekomen soorten kunnen het niveau voor de al gevestigde soorten omlaag brengen. Ook beheersmaatregelen, denk aan begrazing, kunnen leiden tot een verhoging van het plafond voor sommige soorten en een verlaging voor andere soorten. Het draagvermogen of de evenwichtswaarde laat dan ook een heel dynamisch patroon in de tijd zien. Bovendien kunnen omgevingsfactoren zoals het weer direct leiden tot extra sterfte, waardoor populatiecijfers lager uitvallen dan wat op basis van hulpbronnen mogelijk zou zijn. Dat kan leiden tot sterk fluctuerende aantallen die zelfs niet in de buurt komen van een plafondwaarde. Om met deze 'ruis' toch dichtheidsafhankelijkheid te kunnen vaststellen met de correcte statistische methode vereist dat je over lange tijdseries beschikt: bij voorkeur meer dan twintig jaar. Dit is 'the state of the art' van het onderzoek. Maar vanzelfsprekend kan en zal nieuw onderzoek tot aanvullende of zelfs nieuwe inzichten leiden.

Hooijmans suggereert in zijn ingezonden mededeling dat wij (Van der Meijden & Van Swaay 2015) de aanwijzingen voor een plafondwaarde voor alle dagvlinders in Meijndel verkeerd hebben geïnterpreteerd en als er toch zo'n plafond zou bestaan het onwaarschijnlijke

implicaties heeft. Hooijmans stelt dat het beter zou zijn om de aantallen van de al langer aanwezige soorten bij elkaar op te tellen en het verloop te vergelijken met het aantal vlinders van de soort die nieuw zijn binnengekomen in Meijndel. Bij een plafondwaarde voor het totaal aantal vlinders verwacht hij een afname van de langer aanwezige soorten als er, zoals in Meijndel, nieuwe soorten bijkomen. Bij de analyse van de tijdreeksen van het Parnassiapad en 't Scheepje vindt hij echter geen statistisch significante stijging of daling van het totaal aantal vlinders en van de langer aanwezige soorten. Gezien de grote variatie tussen de jaren is dit niet verwonderlijk. Wij hebben als alternatief de gemiddelde jaartotalen (de som van de drie maximale telwaarden per soort per route op de vijf Meijndelroutes) over de eerste tien jaar en de laatste tien jaar van de waarnemingsreeks berekend voor de langer aanwezige soorten en de door Hooijmans genoemde 'nieuwe' soorten (Groot dikkopje, Eikenpage, Landkaartje (fig. 1), Keizersmantel, Bont zandoogje, Koevinkje en Oranje zandoogje (fig. 2)). Over de periode 1991-2000 werden per jaar gemiddeld 428 vlinders van de lang aanwezige soorten geteld en pas gemiddeld 4 individuen van de 'nieuwe' soorten; tussen 2005 en 2014 werden per jaar gemiddeld 77 individuen van de 'nieuwe' soorten waargenomen en nog slechts 316 vlinders van de lang aanwezige soorten. Dit duidt er dus op dat met de toename van nieuwe soorten er een reductie heeft plaatsgevonden van de langer aanwezige soorten. Dit is een sterke ondersteuning van de plafondgedachte.

We zijn het met Hooijmans eens dat dichtheidsafhankelijkheid niet goed kan worden aangetoond binnen soorten (intraspecifiek) door de aantalsverandering van jaar t



Figuur 2. Oranje zandoogje (mannetje). Foto: Chris van Swaay

naar jaar $t+1$ uit te zetten tegen de populatiedichtheid in jaar t (zie ook de argumentatie hierboven). Daarom hebben we de bovengenoemde methode van Dennis & Taper (Dennis -Taper Bootstrap Likelihood Ratio) uitgevoerd op de som van de gemiddelde aantallen per jaar van alle soorten uit figuur 5 van ons artikel (met dank aan de wiskundigen Prof. A.W. van der Vaart en drs. F.J.A. Jacobs). Bootstrap betekent dat je uit de dataset willekeurige getallen trekt voor de aantallen in jaar t en het jaar erna. De test laat zien dat bij een significantieniveau van 5% de hellingshoek b tussen $V_{(t)}$ en $V_{(t+1)}/V_{(t)}$ van de reeks van jaargemiddelden (de som van alle soorten bij elkaar van de drie maximale tellingen per soort) afwijkt van 0 (en negatief is) in vergelijking met de (2000) bootstrap-trekkingen. Ook met deze methode moet dichtheid **on**afhankelijkheid worden verworpen en nemen we dichtheidsafhankelijkheid aan.

Hooijmans presenteert tenslotte berekeningen van rangcorrelaties tussen de verandering van jaar op jaar van soorten, met de dichtheid in het jaar voorafgaand aan die verandering van alle soorten. Dat levert een behoorlijk spectaculair resultaat op wanneer we kijken naar de relatie tussen de soorten, de interspecifieke relaties. Van de 156 correlatiecoëfficiënten zijn 14 significant negatief en in totaal 123 negatief. Hooijmans zelf interpreteert deze uitkomst als volgt: "De meest voor de hand liggende verklaring lijkt mij dat er een of meer externe factoren zijn die op dezelfde manier werkzaam zijn op de aantallen van verschillende soorten. Een goede kandidaat hiervoor is het weer. ... Hoogstwaarschijnlijk heeft dit weer er in belangrijke mate aan bijgedragen dat 2013 voor bijna alle vlindersoorten zo'n goed jaar kon worden. ... Zoiets heeft niets met concurrentie tussen soorten te maken maar zorgt wel dat aantalsfluctuaties af en toe de zelfde kant op kunnen gaan zonder onderlinge causale samenhang".

Het is inderdaad bekend dat er goede en slechte vlinderjaren zijn. We hebben de rangcorrelaties tussen de jaartellingen over een periode van 24 jaar van de algemenere soorten uit onze dataset berekend. Van de 325 coëfficiënten waren er 253 positief en 72, bijna een kwart negatief. Er is dus veel samenhang in de jaarlijkse fluctuaties, maar er zijn ook duidelijke verschillen. Het is te kort door de bocht om zonder enige analyse te concluderen dat concurrentie tussen soorten geen rol speelt. Hierboven hebben we al aangegeven dat het draagvermogen van het milieu van jaar op jaar fluctueert, maar dat desondanks concurrentie hevig kan zijn. Wat de berekeningen van Hooijmans duidelijk maken, is dat bij dit type tellingen aan vlinders simpele analysemethoden niet volstaan. Door de duidelijke correlatie tussen soorten is voor een analyse van dichtheidsafhankelijkheid een geavanceerdere statistiek nodig. Ook hier zijn bootstraptechnieken vereist.

Hooijmans opmerkingen vormden voor ons aanleiding om sommige aspecten van dichtheidsafhankelijkheid wat nader toe te lichten. We konden bovendien het idee dat er een plafondwaarde voor het dagvlinders in Meijndel bestaat nader uitwerken door te laten zien dat de binnenkomst van 'nieuwe' soorten samenvalt met een duidelijke reductie van het aantal waargenomen individuen van de 'oude' soorten. Uit deze notitie blijkt ook de waarde van lange tijdreeksen van tellingen. De forse fluctuaties in aantallen maken dat het pas bij zeer lange reeksen (> 20 waarnemingen) mogelijk wordt om iets over de patronen te concluderen.

Eddy van der Meijden
 Instituut Biologie Leiden
 Postbus 9505
 2300 RA Leiden
 e.van.der.meijden@biology.leidenuniv.nl

Chris A.M. van Swaay
 De Vlinderstichting
 Postbus 506
 6700 AM Wageningen
 chris.vanswaay@vlinderstichting.nl

Literatuur

- Andrewartha HG & LC Birch (1954) The Distribution and Abundance of Animals. The University of Chicago Press, Chicago.
- Clutton-Brock TH, M Major, SD Albon, & FE Guinness (1987) Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects of juvenile survival. *Journal of Animal Ecology* 56:53-67.
- Darwin C (1859) The Origin of Species. Murray, London.
- Dennis B & ML Taper (1994) Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing. *Ecological Monographs* 64:205-224.
- Eberhardt LL (1970) Correlation, regression, and density dependence. *ecology* 51:306-310.
- Haeler E, K Fiedler & A Grill (2014) What prolongs a butterfly's life? Trade offs between dormancy, fecundity and body size. *Plos One* 9: e111955.
- Hanski I (1999) Metapopulation Ecology. Oxford University Press, Oxford.
- Howard LO & Fiske WF (1911) The importation into the Unites States of the parasites of the gipsy-moth and the brow-tail moth. *Bull. Bur. Ent U.S. Dep. Agri.* 91:1-312.
- Lack D (1954) The Natural Regulation of Animals. Clarendon Press, Oxford.
- Salisbury EJ (1942) The Reproductive Capacity of Plants. Bell and Sons, London.
- Meijden E van der & CAM van Swaay (2015) De dagvlinders van Meijndel, tijdens en na een kwart eeuw intensief natuurbeheer. *Holland's Duinen* 66: 8-26.