

Biologisch-dynamische herintroducties

ROB HENGEVELD

HENGEVELD, R., 2000. BIOLOGICAL DYNAMICAL RE-INTRODUCTIONS. – *ENT. BER., AMST.* 60 (6): 91-95.

Abstract: In order to maximise the success of attempts at re-introduction - if they are done at all - we need a new, adapted research methodology in which several existing ones are combined. The usual ones of statistical analysis and of analytical modelling should therefore be brought together, rather than utilised in separation. Statistical analysis, as an inductive methodology, is designed to uncover which biological or environmental variables are the most likely ones to be operating in the re-introduction process. Analytical modelling, in contrast, puts them as parameters together in an equation reflecting the process structure. Thus, it weighs them relative to each other and determines their potential interactions.

Statistical analysis prevents unrealistic or unmeasurable parameters from being included in the equations. Analytical modelling, in turn, avoids overemphasis of certain parameters, such as fertility, etc., by putting them in the context of other ones, partially compensating for them or enhancing their impact, such as the rate of mortality, etc. In this way, easily made mistakes can be avoided and measures to be taken optimised.

Keywords: re-introductions, methodology, statistical analysis, analytical modelling.

R. Hengeveld, Alterra, P.O. Box 47, 6700 AA Wageningen.

Inleiding

Hoe kunnen we het succes van herintroducties van insecten niet alleen zo groot mogelijk maken, maar dit ook tegen een niet al te grote investering van tijd? Op deze vraag zijn in de loop der tijd al vele antwoorden gegeven. Hierbij zijn verschillende onderzoekers, elk met hun eigen antwoord, het bovendien nogal eens ernstig met elkaar oneens geweest. Vaak echter kunnen al deze antwoorden even zovele elementen betreffen in een en hetzelfde proces dat zich afspeelt vanaf het moment van uitzetten tot aan de uiteindelijk blijvende vestiging. In dit artikel zal ik een aantal van dergelijke antwoorden noemen. Hierbij zal het duidelijk worden dat er te veel antwoorden zijn om in een onderzoek te betrekken dat nodig is om een voorgenomen herintroductie voor te bereiden. Echter, het zijn niet alleen te veel antwoorden vanwege hun absolute aantal, maar ook doordat er veel onbelangrijke tussen zitten. We moeten ons in de praktijk beperken tot de werkelijk belangrijke variabelen en de onbelangrijke weglaten. Evenwel, hoe weten we welke variabelen belangrijk zijn en welke niet? Om dit na te gaan, moeten we tussen twee typen vragen onderscheid maken:

1) Welke zijn de potentieel belangrijke variabelen? Dit eerste type van vragen betreft de statistische analyse van waarnemingsgegevens.

2) Wat is het relatieve gewicht van de overblijvende, belangrijke variabelen in een specifiek geval? Dit tweede type betreft de analytische modelbouw voor de constructie van het proces dat na de herintroductie zal kunnen plaatsvinden.

Wanneer we de kans op succes van een herintroductie in de vorm van een wiskundige vergelijking schrijven, zoals heel globaal $y = f(x_1, x_2, x_3, \dots, x_n)$, dan betreft het eerste type van vragen het vaststellen van de identiteit van de variabelen $x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$. Het tweede type van vragen betreft hun onderlinge werking in het vestigingsproces in de vorm van worteltekens, exponenten, en dergelijke, zo gezegd de plusjes en minnetjes tussen de variabelen. Beide typen van vragen, de statistische en de analytische, moeten gesteld worden om de kans op succes van een herintroductie te kunnen schatten.

Veelal beperkt men zich echter om praktische redenen tot het eerste type vragen, de statistische analyse van gegevens. Tenslotte vergt de opstelling van een wiskundig – en

daarmee biologisch – verantwoorde vergelijking erg veel wiskundig inzicht, wat van de meeste biologen niet verwacht mag worden. Zij hebben een ander specialisme. Door statistische analyse verkrijgt men suggesties omtrent variabelen die vaak overeenkomen met variabelen welke onkruiden, ziekten, plagen en invasies veroorzaken. Dit betekent dat we voor het herintroduceren van soorten veel kunnen leren van onderzoeksresultaten van vergelijkbare processen uit deze velden van toegepaste ecologie.

In het volgende zal ik achtereenvolgens op beide typen van vragen ingaan om antwoorden te vinden die van belang kunnen zijn bij het schatten van de kans op succes van een herintroductie. Hierbij zal ik me baseren op kennis uit de andere, net genoemde kennisgebieden van de toegepaste ecologie.

Welke variabelen zijn van potentieel belang?

Bij het eerste type van – statistische – vragen kunnen we ruwweg twee categorieën van ecologische variabelen onderscheiden die van belang kunnen zijn bij het herintroduceren van soorten. De eerste categorie omvat die variabelen welke biologische eigenschappen van de te introduceren soorten betreffen. De tweede categorie omvat variabelen die het demografische gedrag van de populatie na de introductie vormen. Bij de eerste categorie bekijken we de variabelen statisch – welke *zijn* het? – en bij de tweede dynamisch – hoe *werken* ze? In de volgende twee paragrafen zal ik van elk van beide categorieën voorbeelden noemen.

Biologische variabelen

De morfologie van de soort vormt vaak het criterium voor de eerste, biologische groep van variabelen die de vestigingskansen zouden kunnen beïnvloeden: zijn de individuen gevleugeld, hoe groot en hoe zwaar zijn ze in verband met windverspreiding? Naast morfologische eigenschappen zijn echter ook anatomische eigenschappen belangrijk, zoals de

mogelijkheid om vetreserves aan te leggen om langdurig vliegen mogelijk te maken, of de capaciteit om grote of kleine aantallen eieren aan te maken, nodig voor de vestiging van de eerste generatie van individuen. Bovendien zijn fysiologische eigenschappen van belang, zoals de fotoperiode die, bijvoorbeeld, de timing van vliegen, het gedrag, of de eiproductie bepaalt. De fotoperiode verschilt echter geografisch en kan, hetzij onder invloed van ecologische factoren flexibel zijn, hetzij rigide wanneer verschillen in fotoperiode genetisch bepaald worden. Bij het voorkomen van genetische rigiditeit is het van belang om bij herintroducties individuen te gebruiken, afkomstig van nabij gelegen populaties. Vanuit biogeografisch oogpunt bezien is het ook belangrijk te weten of het gebied van herintroductie in het centrum van het areaal ligt – wat een grotere kans op succes geeft – of juist aan de rand ervan – wat de kans klein maakt. Dit komt doordat de leefomstandigheden in het centrum van het areaal meer – of vaker – optimaal zijn dan aan de randen, waardoor de uitsterfkans er geringer is dan in de buurt van de areaalgrens.

Naast dergelijke, aan de individuen gebonden ecologische eigenschappen zijn er variabelen welke hun milieu betreffen. Bij het herintroduceren van soorten hebben we, bijvoorbeeld, naast de genoemde biologische eigenschappen ook rekening te houden met hun geprefereerde habitatfactoren, zoals de geschiktheid van de bodem om eieren in te leggen, de geschiktheid van de vegetatie om door te kunnen kruipen, of die van het microklimaat. Bovendien moeten we ook dit in geografisch verband bekijken: verschillen in type van weer en klimaat van de gebieden van oorsprong en uitzetting van de te verplaatsen dieren, alsmede verschillen in geschiedenis en de dynamiek van het milieu kunnen van belang zijn.

Demografische variabelen

Reproductiesnelheid, levensduur, sterftefactoren, verspreidingsvermogen, de demografische invloed van ruimtelijke afstanden, en de dynamische heterogeniteit van het gebied be-

horen tot de demografische variabelen, of bepalen deze. Het zijn geen eigenschappen van de individuen van een soort, maar karakteristieken van groepen van individuen, populaties. De reproductiesnelheid kan sterk van soort tot soort verschillen. Slechts enkele eieren of juist veel, of naast generatieve ook het voorkomen van vegetatieve voortplanting kan de snelheid van de populatieopbouw bepalen en hiermee de kans op succes van de herintroductie. Wanneer individuen zich meermalen kunnen voortplanten, heeft de levensduur naast het reproductievermogen ook invloed op het succes van de herintroductie. De levensduur van individuele organismen kan absoluut gemeten worden in dagen, weken, maanden of in jaren, of al dan niet opgedeeld worden naar levens- (larven-) stadia, naar het aantal generaties per jaar, etc.

Het verspreidingsvermogen van een soort kan men op verschillende manieren meten, zoals naar de maximale afstand overbrugd door slechts enkele individuen. De maximaal overbrugbare afstand is van belang voor haardvorming ver buiten het verspreidingsgebied als uitbreidingsproces. Een andere maat, zoals de gemiddelde afstand vanaf de geboorteplaats, echter, is belangrijk wanneer de uitbreiding over een breed front zal verlopen. Het verspreidingsvermogen moet men op zich weer beoordelen in het licht van, bijvoorbeeld, de ruimtelijke fragmentatie van het biotoop van de soort, ofwel van de heterogeniteit van het gebied en van de onderlinge afstanden van de delen van het biotoop. Relatief veel ongunstig biotoop binnen een herintroductiegebied zal grote sterfte tengevolge hebben door verhoogde predatie tussen de gunstige biotopen, door ziekten, of parasitaire druk en dergelijke. De ruimtelijke heterogeniteit van een gebied bepaalt het aantal en de grootte van fragmenten waarin een populatie kan worden opgedeeld. Dit beïnvloedt het effect van de reproductiesnelheid, de sterftefactoren en het verspreidingsvermogen van een soort. Hierdoor behoort de demografische heterogeniteit van een gebied bij de demografische factoren betrokken te worden.

Weging en integratie van variabelen

Het is in de praktijk ondoenlijk om het onderlinge belang van elke variabele ten opzichte van alle andere en ten opzichte van hun interacties vast te stellen binnen het kader van een voorgenomen herintroductie. In principe is dit waarschijnlijk wel mogelijk, maar de wiskundige technieken zijn of nog niet ontwikkeld, of te omvangrijk om ze alle te wegen en te integreren binnen het betreffende proces. In de praktijk zal er daarom met een klein aantal, vermoedelijk relevante variabelen worden gewerkt, waarbij de overige noodzakelijkerwijs worden weggelaten. De keuze van de mogelijk relevante variabelen wordt met behulp van statistische technieken gedaan. Vaak ook zal het voor een goede specialist echter voldoende zijn even een lijstje van mogelijke variabelen systematisch na te lopen en aan te geven welke er met name in het geding zijn voor de betreffende soort. Hiervan kunnen er vervolgens een of meer uitgekozen worden voor nader onderzoek in de literatuur, in het veld, in het laboratorium en uiteindelijk in de berekeningen. Dit betekent dat verschillende factoren ten opzichte van elkaar intuïtief gewogen worden, waarbij de weging in tweede instantie in het vervolgonderzoek getoetst wordt.

Het op deze wijze gebruikmaken van specialistische kennis heeft voor- en nadelen. Naast een verhoging van de beoordelingssnelheid kan men er bij een goede specialist vanuit gaan dat de waarnemingsbasis breder is dan die welke men zich in een pilot study voor een herintroductie kan veroorloven. Een probleem is echter dat vrij complexe veroorzaking vaak onduidelijk blijft, waardoor een dergelijke analyse beperkt wordt tot de minder complexe gevallen. Voor de meer complexe gevallen zijn speciale statistische technieken ontwikkeld. Deze leveren echter op hun beurt weer problemen op vanwege onbewuste wegingen bij het bemonsteren voor de pilot study, bij de keuze van statistische (deel-)technieken, tijdens de berekeningen, en bij de interpretatie van de berekeningsresultaten. Op al deze punten spelen intuïtie en onbekendheid een onduidelijke rol in de uiteindelijke bepaling van de

voor het proces relevante variabelen. Toepassing van deze technieken, hoewel ogenschijnlijk voor de hand liggend vanwege hun kwantitatieve karakter, is niet zonder risico; de resultaten ervan dienen alsnog aan een specialist ter beoordeling worden voorgelegd, alsook getoetst te worden aan onafhankelijke informatie.

Zonder modelvorming, echter, blijft de afweging welke van de factoren elkaar versterken, dan wel verzwakken, een moeilijke zaak. Zo let men in de regel veel op de grootte van het reproductievermogen – dat gemakkelijk bepaald kan worden door het tellen van het aantal eieren en dergelijke – zonder daar, bijvoorbeeld, de grootte van de sterfte door predatie of door afstandsoverbrugging tegenover te zetten – wat doorgaans niet bekend is of gemeten kan worden en dan dus maar weggelaten wordt. Maar ecologische processen werken niet los van elkaar: hun effecten moeten geïntegreerd worden. Als dat niet gebeurt, ontstaat er verwarring bij het generaliseren van, bijvoorbeeld, radicaal verschillende reproductie-capaciteiten bij soorten die alle even invasief of plaagvormend zijn. Na de statistische herkenning van de aard en het mogelijke belang van afzonderlijke ecologische variabelen voor herintroductie-experimenten moet er dus middels wiskundige modelbouw inzicht verkregen worden in hun onderlinge belang. Bij modelbouw bepaalt men dit belang door een nauwkeurige reconstructie van de structuur van het vestigingsproces. Vanwege de grote moeilijkheid van wiskundige analyse om deze reconstructie stap voor stap af te leiden en te ontwikkelen vanuit getoetste aannamen kunnen simulatie-experimenten van nut zijn. Dit soort van experimenten zijn echter zwak op het punt waar het nu precies om te doen was: het nauwkeurig in kaart brengen van de structuur van het proces.

Van den Bosch et al. (1990, 1992) en Hengeveld & Van den Bosch (1997) ontwikkelden een op vele soorten toepasbaar, wiskundig analytisch invasiemodel, dat ook dienst kan doen bij het via simulaties bepalen van de kans op succes van herintroducties. In dit model is dus de structuur van het proces zo nauw-

keurig mogelijk gereconstrueerd, waarna de resultaten van de berekeningen getoetst zijn aan onafhankelijke waarnemingen. Hierdoor berusten de simulaties uitgevoerd met dit model niet, zoals doorgaans, op ongetoetste aannamen omtrent de processtructuur, maar op getoetste aannamen.

Het model gaat uit van een zo klein mogelijk aantal biologische eigenschappen, waaruit vervolgens het demografische gedrag van de nieuwe populaties wordt afgeleid. Er zijn twee versies van dit model ontwikkeld. In het eerste, niet-ruimtelijke, basismodel zijn de leeftijdsverdeling en de reproductiecapaciteit per leeftijdsgroep van primair belang verondersteld. Tevens speelt de mobiliteit van de individuen er een rol in. In het tweede, hieruit voor ruimtelijk heterogene gebieden afgeleide model zijn het percentage ongeschikt biotoop en de sterfte opgenomen. Het blijkt dat soorten met langlevende individuen, die weinig eieren leggen, zich inderdaad sneller kunnen uitbreiden na introductie dan kortlevende soorten met meer eieren (Van den Bosch et al., 1992). Ook blijkt het belang van ecologische barrières die gevormd worden door gebieden met te veel ongeschikt biotoop (Hengeveld & Van den Bosch, 1997). Doorgaans denkt men bij barrières namelijk alleen aan geografische, zoals gebergten, zeeën, rivieren en dergelijke, waarbij de barrière niet bestaat uit relatief veel ongeschikt biotoop zoals in het model, maar uit alleen maar ongeschikt biotoop.

Het belang van de ecologie

Aangezien al de genoemde variabelen binnen deze modellen effecten hebben die van belang zouden kunnen zijn voor het ecologische gedrag van de soort in het veld, geven ze ons een handvat voor een optimale ecologische manipulatie van de kans op succes van een herintroductie. Met de twee hierboven vermelde modellen kunnen namelijk ook effecten van verschillende omstandigheden of ingrepen voor de daadwerkelijke herintroductie doorerekend worden (Hengeveld, 1992) en op die manier veel tijdrovend werk van uitproberen in het veld tot een minimum terugbrengen.

Het basismodel is erg eenvoudig: het bevat maar weinig variabelen, wat de snelheid van werken bevordert. Mocht het echter nodig blijken het effect van verschillen in de fotoperiode, of van concurrentie te schatten, dan kunnen deze processen middels de gebruikte variabelen ingevoerd worden. Voor dergelijke extra variabelen worden dan deelmodellen doorgerekend, waarvan de uitkomsten vervolgens in het basismodel worden ingevoerd. Echter, uit de voorlopige uitkomsten van het basismodel moet wel in eerste instantie de noodzaak hiertoe gebleken zijn: de uitkomst – de kans op succes – is al dan niet gevoelig voor juist die variabelen, waarvan we meer willen weten.

Natuurlijk geven dergelijke berekeningen geen zekerheid en kunnen ze ook niet in de plaats van waarnemingen gesteld worden. Het is zaak deze berekeningen samen met een her-

introdactie te laten oplopen en deze aldus te begeleiden. Zijn er te grote discrepanties tussen de veldsituatie en de verwachting op basis van de berekeningen, dan moet een van de twee bijgesteld worden.

Literatuur

- HENGVELD, R., 1992. Potential and limitations of predicting invasion rates. – *Florida Entomologist* 75: 60-72.
- HENGVELD, R. & F. VAN DEN BOSCH, 1997. Invading into an ecologically non-uniform area. In: *Past and future rapid environmental changes* (B. Huntley et al., eds): 217-225. Springer, Berlin.
- VAN DEN BOSCH, F., R. HENGVELD & J. A. J. METZ, 1992. Analyzing the velocity of animal range expansion. – *Journal of Biogeography* 19: 135-150.
- VAN DEN BOSCH, F., J. A. J. METZ & O. DIEKMAN, 1990. The velocity of population expansion. – *Journal of Mathematical Biology* 28: 529-565.

Geaccepteerd 29.i.2000.