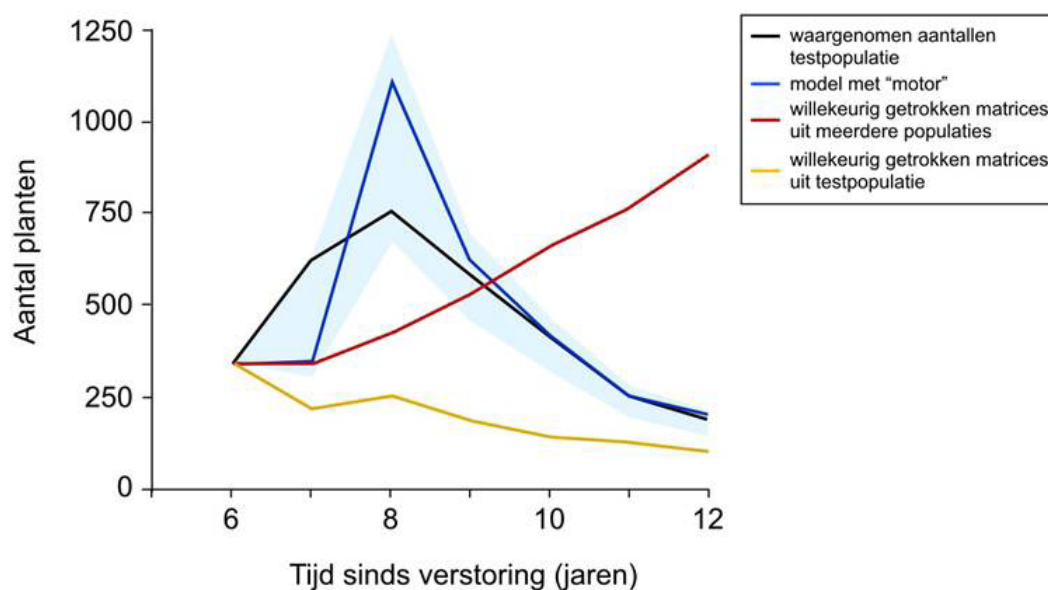


# Modellen met een motor

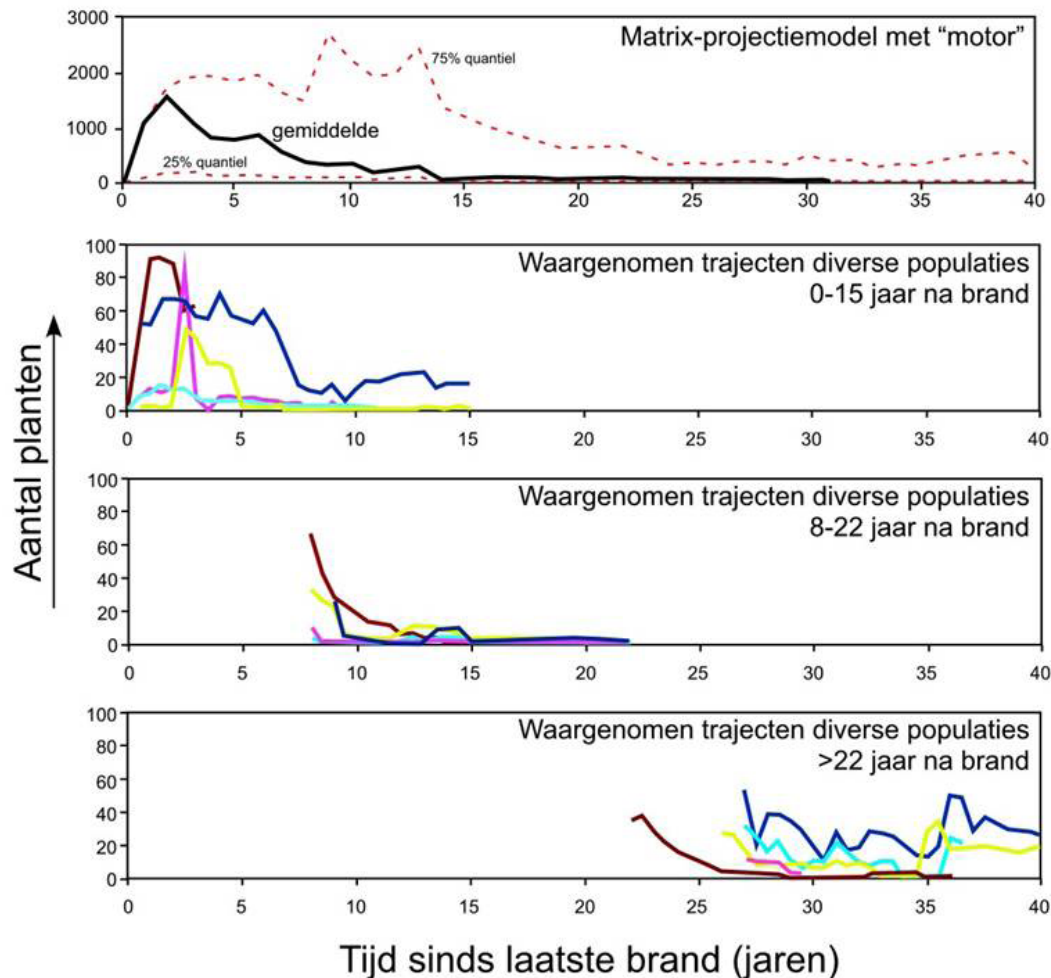
Gerard Oostermeijer

Na enkele, of soms vele, jaren demografisch onderzoek ben je -als je dat wilt - in het rijke bezit van een verzameling projectie-matrices, een voor elke overgang van het ene op het andere jaar. Deze matrices geven een beeld van de variatie in populatiegroeisnelheid van de soort in het onderzoeksgebied. Waar wordt deze variatie nou door veroorzaakt? Dat kan door het weer zijn, door afwisselend droge en natte jaren, of warme en koude, of combinaties ervan. Ook het terreinbeheer kan een grote invloed hebben, of de populatiegrootte van bestuivers, die de zaadproductie beïnvloeden. Voordat je onderzoek gaat doen aan een bepaalde plant is het daarom interessant om even stil te staan bij de factoren die mogelijk de populatiedynamiek kunnen sturen. Voor een soort in een zeer droog milieu, zoals Ruw vergeet-mij-nietje in de Duinsterretjesgemeenschap, zal de hoeveelheid regen naar alle waarschijnlijkheid een belangrijke motor achter het reilen en zeilen van een populatie zijn. Voor Oeverkruid aan de rand van een duinplas wellicht ook, al is daar het resultaat van de regen, de variatie in waterstand, wat makkelijker te meten en van directere invloed. Het maaibeheer heeft weer een sterke invloed op soorten als Blauwe knoop, Spaanse ruiter en Gevlekte orchis in een schraalgrasland.

Voor het goed begrijpen van de populatiedynamiek van planten is het dus zaak de motor, of motoren, ervan te achterhalen. Dit geldt ook voor simulatiemodellen. De meeste simulaties met matrix-projectie-modellen worden gedaan door de computer elke tijdstap willekeurig een matrix uit de beschikbare collectie te laten trekken om daarmee de populatiegrootte van het jaar erop te berekenen. Als er een duidelijke motor achter de populatiedynamiek zit is het echter niet zo logisch om het trekken van een matrix willekeurig te laten plaatsvinden, tenzij ook de motor willekeurige variatie vertoont. Maar zelfs achter zoiets ogenschijnlijk willekeurigs als het weer zitten soms (op zeer grote ruimtelijke schaal gestuurde) variatiepatronen. Daarom is het vaak beter om simulaties te baseren op uit het verleden bekende, of door specifiek voor dat doel gemaakte modellen gestuurde, variatie in een “demografische motor”.



**FIGUUR 1.** Grafiek die de overeenkomst laat zien tussen het waargenomen (zwarte lijn) en gemodelleerde traject (blauwe lijn) van een Klokjesgentiaan-populatie na één verstoring. De gele lijn is het resultaat van het model gebaseerd op willekeurig getrokken matrices van dezelfde populatie. De rode lijn betreft ook willekeurig getrokken matrices, maar dan van een verzameling matrices van meerdere populaties.



**FIGUUR 2.** De met brand als motor gemodelleerde (boven) en waargenomen trajecten van populaties van *Hypericum cumulicola* in Florida op verschillende tijdstippen na een brand. Gegevens van Pedro Quintana-Ascencio en Eric Menges. Grafiek overgenomen uit een lezing van Pedro Quintana-Ascencio (University of Central Florida, USA), Gerard Oostermeijer, Eric Menges (Archbold Biological Station, USA), Tom Kaye (Institute for Applied Ecology, USA) en Timothy Bell (Chicago State University, USA).

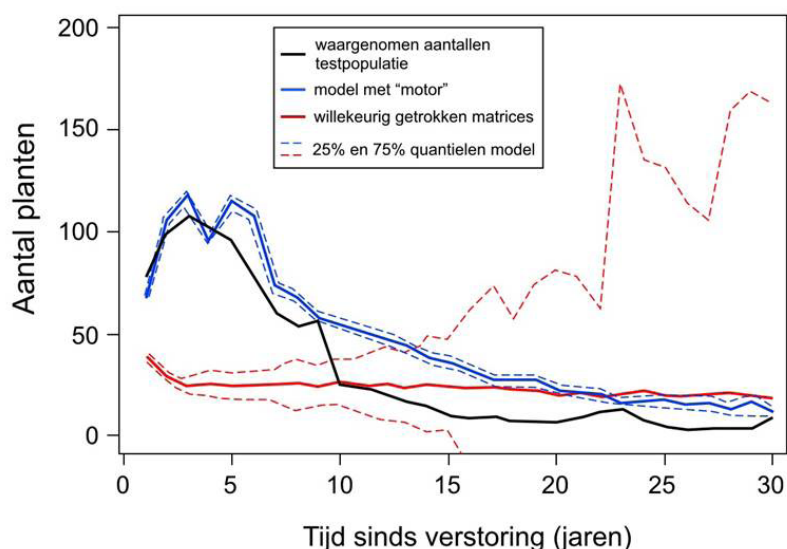
Samen met een aantal Amerikaanse collega's hebben we onderzocht in hoeverre matrix-projectiemodellen het "gedrag" van populaties in de tijd beter kunnen weergeven als er een ecologische motor ('ecological driver') achter wordt gezet. Voor de Klokjesgentiaan gebruikten we verstoring van de habitat, die de vegetatieontwikkeling (successie) terugzet naar een pioniersituatie, als motor. Afplaggen is bijvoorbeeld zo'n verstoring in heidevegetaties, maar een langdurige inundatie kan hetzelfde effect hebben. Voor een tweetal soorten uit een door dennen gedomineerde open struweelvegetatie ('Sandhill pine scrub') van de 'Lake Wales ridge' in centraal Florida gebruikten we brand als ecologische motor, en voor een soort van de Amerikaanse prairie was het brand, droogte of begrazing die de successie terugzette in de tijd. Welke factor precies de verstoring veroorzaakt doet er in feite niet zoveel toe; het gaat erom dat de vegetatie na de verstoring als het ware weer terug is bij 'af'. De vier soorten zijn overigens allemaal overblijvende kruiden; naast Klokjesgentiaan betrof het *Eryngium cuneifolium* (een soort kruisdistel) en *Hypericum cumulicola* (een hertshooi) in Florida, en *Liatris scariola* var. *nieuwlandii* (een composiet) in Illinois.

Wat de verstoring doet is vooral de omstandigheden voor kieming en vestiging sterk verbeteren door de vegetatie zeer open van structuur te maken. Competitie met andere planten om licht neemt daardoor sterk af. Niet alleen de kieming neemt toe, ook de groei van planten gaat veel sneller. Omdat de open vegetatie al snel weer dichtgroeit nemen de geboortecijfers al snel weer af, terwijl de sterfte juist toe-

neemt. Door de in eerste instantie gunstige omstandigheden nemen de populaties eerst snel toe, om na een aantal jaren een piek te bereiken en daarna weer in te storten. Dat instorten komt omdat er na de piek eigenlijk nauwelijks nog verjonging optreedt. Afhankelijk van de soort houden de volwassen individuen het echter nog een hele tijd uit in de steeds dichter wordende vegetatie. Deze planten wachten als het ware op een nieuwe verstoring. Wanneer die optreedt staan ze al klaar om met hun zaden de nieuwe open plekken te koloniseren en de populatie tot een volgende piek te laten groeien.

We gebruikten voor de modelsimulaties van elke soort een serie van beschikbare matrices voor elke fase na een verstoring: de kolonisatiefase, met groeisnelheden ( $\lambda$ 's) van  $>1$ , een korte stabiele fase met  $\lambda$ 's van  $\sim 1$ , en de instortingsfase met  $\lambda$ 's van  $<1$ . De lengte van deze fasen hing af van op welk moment voor de soort de populatiegroeisnelheid na een verstoring van groeiend in stabiel en afnemend veranderde. Door de selectie van matrices niet willekeurig te laten plaatsvinden, maar afhankelijk te maken van de tijd sinds verstoring, namen de gesimuleerde populaties net als in de werkelijkheid eerst toe en daarna weer af. Wanneer het gesimuleerde traject met het waargenomen traject werd vergeleken bleek dat bij alle soorten zeer goed overeen te komen. Dat gold bepaald niet voor simulaties met willekeurig getrokken matrices. De eindsituatie daarvan kwam wel overeen, maar de route ernaartoe niet.

Kennis van de motor achter de populatiedynamiek van soorten geeft naast ecologisch inzicht een belangrijke sleutel tot een succesvol beheer. Dat kan beheer zijn om een soort te behouden, maar ook om een invasieve soort te laten afnemen. Wanneer het weer of klimaat de motor blijkt te zijn hebben we ook een handvat om de effecten van klimaatverandering beter te voorspellen. Voordat we een goede link kunnen leggen tussen klimaatgegevens en populatiedynamiek hebben we echter gegevens over populatiegroeisnelheden van vele jaren nodig. De inzet van amateur-plantendemografen is een stap op de goede weg!



**FIGUUR 3.** De met verstoring als motor gemodelleerde (blauw) en waargenomen (zwart) trajecten van de respons van *Liatris scariola* var. *nieuwlandii* (foto) op een verstoring van een prairievegetatie in Illinois. De rode lijn betreft een model met willekeurig getrokken matrices, maar dan van een verzameling matrices van meerdere populaties. Gegevens van Timothy Bell (Chicago State University, USA). Grafiek overgenomen uit een lezing van Pedro Quintana-Ascencio (University of Central Florida, USA), Gerard Oostermeijer, Eric Menges (Archbold Biological Station, USA), Tom Kaye (Institute for Applied Ecology, USA) en Timothy Bell (Chicago State University, USA).