

Hoofdstuk 8

Opkomst en ondergang: rupsen in de klem tussen bomen en vogels

André de Roos & Hans Heesterbeek

8.1 Inleiding

In Nederland kan men in de zomer regelmatig grote dichtheden aantreffen van de Eikenprocessierups: trekkend over bospaadjes of in trossen hangend aan takken van eikbomen. In de Verenigde Staten en Canada leeft een vergelijkbare rupsensoort, die net als de Eikenprocessierups in sommige jaren in grote getale voorkomt. Deze soort heet de ‘Spruce Budworm’ (*Choristoneura fumiferana*; omdat er geen echte Nederlandse vertaling van de naam is, gebruiken we in het vervolg de engelse naam). In tegenstelling tot de Eikenprocessierups in de Nederlandse bossen, veroorzaakt de Spruce Budworm in de Verenigde Staten en Canada grote problemen. Op min of meer regelmatige tijden, meestal met tussenpozen van 30-40 jaar, heeft deze rupsensoort grote delen van de Noord-Amerikaanse bossen ontbladerd en dus verwoest. Bijvoorbeeld, in de Canadese provincie Québec hebben in de afgelopen eeuw een viertal uitbraken plaats gehad in 1909, 1938, 1967 en 1992, waarbij grote delen van de bossen verloren zijn gegaan. In de eerste drie uitbraken zijn respectievelijk 30, 26 en 35 miljoen hectare bos vernietigd. De Spruce Budworm vormt daarmee een groot economisch probleem, omdat de bossen in Canada en het noorden van de Verenigde Staten voor papierproductie erg belangrijk zijn. De boomsoorten die vooral door de rups worden getroffen zijn verschillende sparrensoorten: *Abies balsamea* (‘Balsem fir’), *Picea rubens* (‘red spruce’), *Picea glauca* (‘white spruce’) en *Picea mariana* (‘black spruce’). Aan de voorkeur voor deze laatste drie soorten dankt de Spruce Budworm zijn naam.

Normaal gesproken komt de Spruce Budworm in zeer lage dichtheden voor van

ongeveer vijf rupsen per individuele boom. Gedurende een uitbraak stijgt deze dichtheid echter tot rond de 20.000 per boom. Een uitbraak begint meestal in een volledig ontwikkelde aanplant van Balsem sparren, waar de rupsen in drie tot vier jaar toenemen van een enkele tot rond de 2000 rupsen per boom. In jaar vijf en zes van een uitbraak stijgt dit aantal verder tot de genoemde 20.000. Vanaf het zesde jaar ontbladeren deze hoge dichtheden van rupsen de bomen volledig. Vanaf het negende jaar beginnen takken af te sterven door het veelvuldig ontbladeren. Vanaf het tiende jaar beginnen hele bomen dood te gaan totdat in het 14de jaar bijna 80% van alle bomen zijn vernietigd. Na de volledige vernietiging van hun voedselbron 7 tot 14 jaar na het begin van de uitbraak, stort de populatie van de Spruce Budworm in tot de oorspronkelijk lage dichtheden. Totdat, zo'n 30-40 jaar na het begin, het bos weer is geregenererd en de historie zich herhaalt.

Lange tijd heeft men gedacht dat de Spruce Budworm populaties in normale toestand min of meer stabiel waren en dat uitbraken toevallig tot stand kwamen door een combinatie van verschillende factoren. Klimatologische omstandigheden, zoals temperatuur, vochtigheid, en lengte van het groeiseizoen, werden verantwoordelijk gehouden voor het ontstaan van een grote uitbraak van de rups. Om de rupsen onder de duim te houden is er in het verleden op grote schaal gebruikgemaakt van insecticiden. Zo is er, tussen 1952 en 1976, voor een totaal van 95 miljoen Amerikaanse dollars aan insecticide over de bossen gespoten, waaronder het zeer schadelijke DDT. Het resultaat was echter dat begin jaren '70 de bossen in het noorden van Amerika in een toestand waren die het meest deed denken aan de situatie vlak voor een grote uitbraak. Ondanks de kostbare maatregelen waren de bossen in een bijna explosieve staat gekomen!

Dit was de aanleiding om in 1974 een onderzoeksprogramma te starten om te achterhalen wat de oorzaken zijn van de uitbraken van de Spruce Budworm en waarom de bossen ondanks de insecticiden in een dergelijke explosieve toestand verkeerden. In dit programma werd heel veel gebruikgemaakt van wiskundige modellen. Uiteindelijk heeft dat het beeld dat men had over de oorzaken van de uitbraken grondig veranderd. Tegenwoordig is men van mening dat de cyclische uitbraken van de Spruce Budworm intrinsiek gegeneerd worden en dat klimatologische omstandigheden slechts de frequentie en duur van de uitbraken beïnvloeden. De periodieke uitbraken zijn een bijna onoverkomelijke eigenschap van het systeem, die niet onderdrukt maar slechts in goede banen geleid kan worden.

In dit hoofdstuk zullen we de drie stappen van het gebruik van wiskundige modellen als hulpmiddel bij een onderzoek, te weten formuleren, analyseren en interpreteren, doorlopen om te illustreren hoe met behulp van zeer eenvoudige wiskundige hulpmiddelen een cultuuromslag in het denken over de Spruce Budworm is teweeggebracht.

8.2 Modelformulering

De levenscyclus van een Spruce Budworm beslaat een enkel jaar en bestaat uit een eistadium, zes larvale stadia, een popstadium en een adulte stadium. De rups overwintert in het tweede larvale stadium in een zijdecocon. In april/mei komen de jonge rupsen (ongeveer 1.5 mm lang) uit dit overwinteringsstadium en beginnen te foerageren op de stuifmeelkorrels van de sparrenknoppen. De rupsen doen zich tot eind juni/begin juli tegoed aan de knoppen en uitlopers van sparren, waarna ze een lengte bereikt hebben van 20-30mm. Aan het einde van deze ontwikkeling is de schade toegebracht aan de boom het duidelijkst. Uit de pop ontwikkelt zich in de loop van juli de adulte mot, die eitjes legt en vervolgens sterft. De eitjes ontwikkelen zich voor het einde van de zomer tot larven in hun tweede ontwikkelingsstadium, welke overwinteren.

In eerste instantie is in de zeventiger jaren door C.S. Holling, D.D. Jones en collega's van de Universiteit van British Columbia een groot simulatiemodel gemaakt, waarvan de uitkomsten redelijke gelijkenis vertoonden met de dynamiek van de uitbraken zoals waargenomen in Noord-Amerika. Dit model was geformuleerd in termen van meer dan 30.000 (!) dynamische variabelen. Hoewel dit model goed gebruikt kan worden om het effect van allerlei maatregelen door te rekenen, heeft het niet bijgedragen tot de verandering van inzicht zoals bovenomschreven. Daarvoor is met name de inspanning van Donald Ludwig verantwoordelijk geweest. Hij heeft in een artikel met de makers van het simulatiemodel laten zien dat het essentiële mechanisme achter de uitbraken met behulp van een zeer eenvoudig model blootgelegd kan worden.

Het model van Ludwig, Jones, Holling (Ludwig et al. 1978) beschrijft, in zijn meest eenvoudige vorm, met een enkele differentiaalvergelijking de veranderingen in de tijd van het aantal rupsen. Vanzelfsprekend worden veranderingen in dit aantal geheel bepaald door het aantal nieuw geboren rupsen (de 'groei' van de populatie) en door sterfte van individuen. Deze sterfte komt met name door predatie door vogels. In plastische vorm kan het simpele wiskundige model dus worden weergegeven met de volgende vergelijking:

$$\frac{dN}{dt} = \text{groei} - \text{sterfte}$$

Hierin stelt de variabele N het aantal rupsen van de Spruce Budworm voor. De linkerkant van de bovenstaande vergelijking (dN/dt) representeert de verandering in de tijd van het aantal rupsen. De rechterkant is het 'recept' hoe dit aantal rupsen verandert. Het formuleren van wiskundige uitdrukkingen voor de termen 'groei' en 'sterfte' als functie van het aantal rupsen (N) en als functie van eigenschappen van het bos wordt aangeduid met 'modelleren'. Dit proces van systeembeschrijving is vaak een belangrijke stap op weg naar een beter begrip van het systeem waarin we geïnteresseerd zijn, omdat we geconfronteerd worden met de vraag wat belangrijke aspecten van het systeem zijn en wat niet. Na het formuleren van het model, volgt de analyse van het model. Dit kan numeriek (door

getallen in te vullen en gebruik te maken van computers) en analytisch (door alleen symbolische grootheden te gebruiken en te rekenen met potlood en papier of met een symbolisch wiskunde programma zoals Mathematica). De laatste stap in het modelonderzoek betreft een vertaling van de wiskundige eigenschappen die volgen uit de analyse in termen van biologische conclusies.

In deze sectie en in Sectie 8.3 bekijken we eerst uitdrukkingen voor groei en sterfte waarbij we veronderstellen dat het bos (de hoeveelheid beschikbaar voedsel in de vorm van naakden) constant is. In Sectie 8.4 bekijken we dan de situatie dat het bos groeit en in Sectie 8.5 de volledige dynamica met daarbij de interpretatie van de resultaten.

8.2.1 Groei

Bij het formuleren van een model is het van belang om te identificeren, wat belangrijke karakteristieken zijn van de populatie en meer in het bijzonder van de groei- en sterftefunctie van die populatie. Grofweg zal de groei van het aantal rupsen voldoen aan twee hele globale regels:

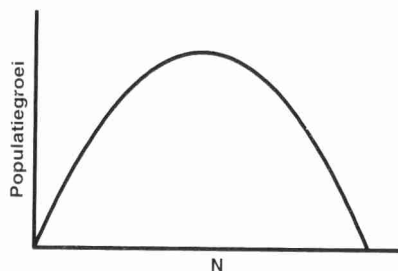
- Bij lage dichtheden van rupsen zal het aantal nieuwgeboren rupsen toenemen met de populatieomvang.
- Bij hogere dichtheden zal de populatiegroei niet blijven toenemen en uiteindelijk zelfs afnemen tot nul (bijv. als gevolg van voedselgebrek).

De bovenstaande karakteristieken kunnen grafisch worden weergegeven zoals getoond in Figuur 8.1. Het resultaat van deze regels is dat de populatieomvang zal groeien tot een maximale waarde. Een veelgebruikte wiskundige formule voor deze groeifunctie is de ‘logistische groei vergelijking’ of ‘Verhulst vergelijking’. Deze groeivergelijking wordt gerepresenteerd door de volgende formule:

$$\text{groei} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right).$$

Hierin stellen de symbolen r en K “parameters” voor van de populatie. Parameters zijn populatiekarakteristieken die niet veranderen in de tijd, in tegenstelling tot de populatiegrootte N . De parameter r wordt wel de ‘populatiegroeisnelheid’ genoemd en de parameter K heet de ‘draagkracht’ of ‘carrying capacity’ van de omgeving.

De parameter r stelt het gemiddeld aantal nakomelingen voor dat een enkele rups produceert in het volgende jaar. Dit is gelijk aan de snelheid waarmee een populatie groeit, als deze groei niet geremd wordt door bijvoorbeeld voedseltekort. De menselijke populatie is een goed voorbeeld van zo’n ongelimiteerd groeiende populatie. Bij hogere dichtheden van rupsen zal voedseltekort de groei beperken, wat beschreven wordt door de term $(1 - N/K)$. Dit noemen we de dichtheidsafhankelijkheid van de populatiegroei, omdat de dichtheid van rupsen nu een rem zet op de populatiegroeisnelheid.



Figuur 8.1: De relatie tussen de groeisnelheid van de rupsenpopulatie en de huidige dichtheid van rupsen, waarbij de groei uiteindelijk geremd wordt bij hoge rupsdichtheden.

Als de populatiegrootte gelijk aan K is, wordt de waarde van de logistische groeivergelijking 0. De 'carrying capacity' is dus gelijk aan het maximaal aantal rupsen dat in een bepaald bos kan leven. Let op dat hier is aangenomen dat er geen sterfte van rupsen optreedt door predatie door vogels. Dit aspect van de dynamiek van de rupsenpopulatie komt nu aan de orde.

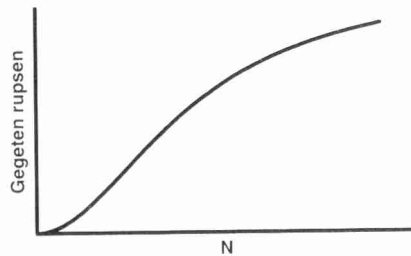
8.2.2 Sterfte

De sterfte van rupsen wordt met name veroorzaakt door predatie, waarbij vogels het grootste deel van deze predatie voor hun rekening nemen. Grofweg heeft deze predatie de volgende eigenschappen:

- Het aantal vogels in een bos wordt niet sterk beïnvloedt door het aantal rupsen dat aanwezig is, omdat er naast rupsen nog vele andere, alternatieve voedselbronnen voor de vogels aanwezig zijn. We kunnen dus stellen dat het aantal vogels constant is.
- Bij lage dichtheden van rupsen zullen vogels niet actief jacht op hen maken, omdat ze door hun gering aantal niet aantrekkelijk zijn voor vogels. Ze komen de rupsen te weinig tegen om een zoekbeeld te vormen (wellicht worden ze in het begin nog voorzichtig gegeten om uit te proberen of ze giftig zijn; na gebleken geschiktheid). Bij lage rupsdichtheden zijn rupsen dus ondervertegenwoordigd in het dieet van vogels. Bij toenemende dichtheden van rupsen zal het makkelijker worden voor de vogels om rupsen te eten, treedt leergedrag op en worden de rupsen zichtbaarder. De kans dat een enkele rups ten prooi valt aan een vogel zal gemiddeld genomen dus in eerste instantie toenemen.
- Vogels eten niet ongelimiteerd, ze hebben een maximum hoeveelheid voedsel die ze kunnen consumeren. Gegeven het constante aantal aanwezige vogels,

zal bij extreem hoge dichtheden van rupsen het totaal aantal gegeten rupsen dus een maximum bereiken. De kans dat een enkele rups ten prooi valt aan een vogel zal gemiddeld genomen dus na verloop van tijd afnemen.

De bovenstaande eigenschappen worden geïllustreerd door de grafiek in Figuur 8.2, waarin het verband wordt weergegeven tussen het aantal gegeten rupsen bij verschillende waarden van de rupsdichtheid N . De grafiek laat zien dat bij lage dichtheden het aantal gegeten rupsen sterker dan lineair toeneemt met het aantal aanwezige rupsen N . Dit representeert de toenemende kans om ten prooi te vallen aan vogels (eigenschap 2 zoals boven omschreven). Voor hogere waarden van N begint de grafiek vlakker en vlakker te worden en bereikt uiteindelijk een plateau of asymptoot. Dit laatste representeert het maximum aantal rupsen dat de aanwezige vogels kunnen eten (eigenschap 3 zoals boven omschreven). De relatie tussen het aantal gegeten rupsen en de rupsdichtheid heeft dus de vorm van een S-curve.



Figuur 8.2: De S-vormige relatie tussen het aantal rupsen dat gegeten wordt in een bepaald tijdsbestek en de dichtheid van de rupsen in het bos. Het eerste, holle gedeelte is het gevolg van de onderrepresentatie van rupsen in het dieet van vogels bij lage dichtheden, het afvlakken komt door beperkingen aan de voedselopname van de vogels.

Een eenvoudig voorbeeld van een curve zoals die hierboven is geschetst wordt gegeven door de volgende formule:

$$\text{sterfte} = \alpha \frac{N^2}{1 + \beta N^2}.$$

Hierbij geeft de parameter α de maximum waarde aan van het aantal gegeten rupsen bij hele hoge dichtheden N . Dit maximum aantal correspondeert dus met het plateau dat de curve asymptotisch benadert (zie Figuur 8.2). De parameter β bepaalt waar precies het buigpunt van de boven geschetste curve ligt (dus waar de curve van hol naar bol overgaat).

8.3 Modelanalyse: sterfte en groei

Het model met sterfte en groei wordt nu gegeven door de volgende differentiaalvergelijking:

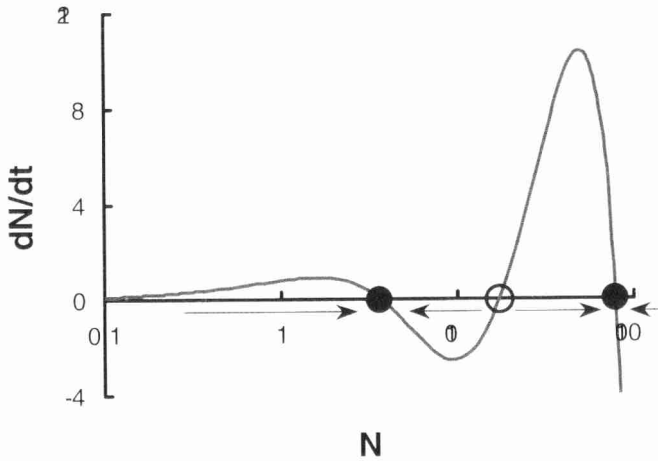
$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \alpha \frac{N^2}{1 + \beta N^2}$$

We kunnen een dergelijke vergelijking op verschillende manieren analyseren. Wat we willen weten is wat er gebeurd als we op tijdstip $t = 0$ met een bepaalde waarde van N starten. Wanneer gaat N groeien, wanneer neemt N af, wanneer blijft N gelijk, en hoe hangen de antwoorden op deze vragen af van de parameterwaarden? We kunnen bijvoorbeeld ook kijken naar waarden van N waarvoor de groei en sterfte elkaar precies in balans houden. Zo'n waarde van N representeert een evenwicht, dat we kunnen vinden door de rechterkant van de differentiaalvergelijking gelijk aan nul te stellen en te proberen de resulterende vergelijking op te lossen voor N . Ook zouden we het verloop van N in de tijd met de computer kunnen simuleren. Doen we dit, dan zouden we zien dat de rupsen op de lange duur ofwel een hoge ofwel een lage dichtheid bereiken, die verder niet meer verandert. Dit suggereert dat er een lage en een hoge evenwichtswaarde voor N bestaat. Bij lage startwaarden van N bereikt de populatie rupsen op de lange duur het lage evenwicht, als de startwaarde groter is dan enkele tientallen rupsen, bereikt de populatie uiteindelijk het hoge evenwicht.

We kunnen het dynamische gedrag van N echter ook grafisch bestuderen. In Figuur 8.3 is de waarde van dN/dt uitgezet tegen N voor een bepaalde keuze van de parameterwaarden ($r = 1.2$, $K = 100$, $\alpha = 0.4$ en $\beta = 0.02$). Deze keuze is gemaakt om de typische vorm van de grafiek goed te kunnen laten zien.

De curve snijdt de N -as op drie verschillende punten, bij $N \approx 3$, $N \approx 20$ en $N \approx 80$. Direct valt op dat voor N kleiner dan ongeveer 3, de waarde van dN/dt positief is. Dit betekent dat N zal groeien. Voor waarden van N groter dan 3 maar kleiner dan ongeveer 20 is dN/dt negatief en zal N dus afnemen. Komt echter N om één of andere reden boven de 20 dan wordt dN/dt weer positief en kan N dus weer toenemen. Boven wordt dN/dt weer negatief en zal N weer afnemen. De snijpunten van de curve van dN/dt met de N -as zijn dus bijzondere punten, omdat hier de verandering van N omdraait van afnemend naar toenemend of omgekeerd. Deze snijpunten representeren de evenwichten van het systeem. Het moge duidelijk zijn dat de snijpunten rond $N \approx 3$ en $N \approx 80$ stabiele evenwichten zijn: hier kan de populatiedichtheid op de lange duur naar toe groeien. Het snijpunt bij $N \approx 20$ is een soort waterscheiding: bij een waarde van N lager dan deze grens gaat de dichtheid van rupsen naar het lage evenwicht, bij een hogere dichtheid naar het hoge evenwicht. Dit snijpunt representeert een instabiel evenwicht, ook wel zadelpunt genoemd.

De curve verklaart waarom we bij verschillende beginwaarden van N op een andere eindwaarde kunnen uitkomen: er zijn slechts twee mogelijke uiteindelijke waarden, ieder met hun eigen interval van N -waarden, waar vanuit ze benaderd



Figuur 8.3: Grafiek van de waarde van dN/dt (de rechterkant van de differentiaalvergelijking) als functie van N . Parameterwaarden: $r = 1.2$, $K = 100$, $\alpha = 0.4$ en $\beta = 0.02$.

worden. Als de dichtheid van rupsen in de buurt van de lage evenwichtswaarde zit en een toevallige omstandigheid of verstoring de waarde van N boven de waarde van het instabiele evenwicht brengt (hier $N \approx 20$), kan het systeem plotseling doorschieten naar het hoge evenwicht en daar verder in de buurt blijven. Dit plotselinge doorschieten naar de hoge evenwichtswaarde zou geïnterpreteerd kunnen worden als een uitbraak. Het moge duidelijk zijn dat een dergelijke uitbraak van de rupsenpopulatie in ons huidige model slechts door toevalsfluctuaties tot stand kan komen. Hierbij passeert de dichtheid van de rupsenpopulatie door een aanéenschakeling van toevalsgebeurtenissen de grens van het instabiele evenwicht en schiet door naar het evenwicht met een hoge dichtheid. Dergelijke uitbraken worden dus niet intrinsiek gegenereerd, maar komen juist door een combinatie van externe, toevallige factoren tot stand.

8.4 Het model met groeiend bos

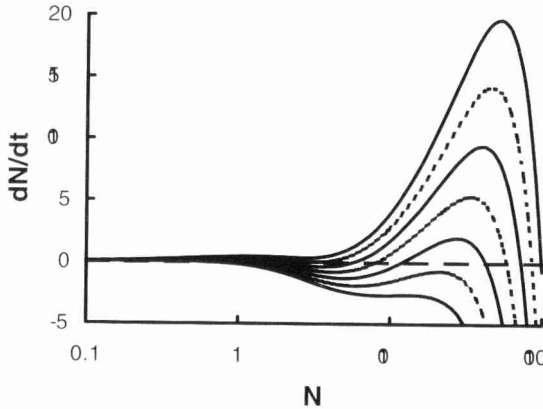
In het voorafgaande hebben we alle parameters constant verondersteld. Echter, naarmate het bos ouder wordt herbergt het een veel grotere hoeveelheid voedsel voor de rupsen. Hoe ouder het bos, hoe meer ontwikkeld de bomen zijn en hoe meer naalden en sparrenknoppen er zijn voor de rupsen om van te eten. We kunnen dus veronderstellen dat de groeiparameters van de rupsen zullen toenemen met de hoeveelheid naalden en sparrenknoppen in het bos en dus met de ouderdom van het bos.

Laten we de hoeveelheid voedsel (naalden en sparrenknoppen) voor de rupsen aanduiden met de parameter A . De bovenstaande argumentatie impliceert dat de groeisnelheid r en de draagkracht van het bos voor de rupsen, K , beide zullen toenemen met A . Laten we voor de eenvoud veronderstellen dat geldt:

$$\begin{aligned} r &= \gamma A \\ K &= \gamma \frac{A}{\phi} \end{aligned}$$

De vergelijking voor de dynamiek van de rupsenpopulatie wordt dan beschreven door:

$$\frac{dN}{dt} = \gamma AN - \phi N^2 - \alpha \frac{N^2}{1 + \beta N^2}.$$



Figuur 8.4: Grafiek van de waarde van dN/dt als functie van N voor $A = 25, 35, 45, 55, 65, 75$ en 85 (van beneden naar boven). Overige parameterwaarden: $\gamma = 0.0111$, $\phi = 0.009$, $\alpha = 0.5$ en $\beta = 0.1$.

Voor de analyse van deze differentiaalvergelijking gebruiken we weer een grafische weergave. Wederom zijn we geïnteresseerd in het lange termijn gedrag. Net als hierboven kiezen we een set parameterwaarden die representatief is voor een groot deel van de mogelijke waarden. In dit geval hebben we gekozen voor

$$\gamma = 0.0111, \quad \phi = 0.009, \quad \alpha = 0.5, \quad \beta = 0.1$$

We kunnen, bij gekozen parameterwaarden, eenvoudig door een computer laten berekenen wat er met de rupsendichtheid gebeurt voor verschillende combinaties van begindichtheid en de waarde van A . We vinden dan dat voor waarden van A kleiner dan ongeveer 40 alleen een lage evenwichtsdichtheid van minder dan

10 rupsen bereikt wordt, ongeacht het aantal rupsen op het tijdstip $t = 0$. Voor waarden van A groter dan ongeveer 80 en met de waarden van de overige parameters zoals boven vermeld wordt altijd een hoge evenwichts dichtheid van tussen de 20 en 100 rupsen bereikt. Voor waarden van A tussen 40 en 80 bepaalt het aantal rupsen op $t = 0$ welke evenwicht bereikt wordt: bij een lage startwaarde van N wordt het lage evenwicht benaderd, bij een hoge startwaarde het hoge evenwicht. Als we de waarde van dN/dt als functie van N grafisch weergeven voor verschillende waarden van A , wordt dit beeld nog eens verduidelijkt (zie Figuur 8.4): voor lage waarden van A beneden de 40 heeft de curve slechts één snijpunt met de N -as. Er bestaat dus slechts een enkel evenwicht bij een lage dichtheid van rupsen. Evenzo heeft de curve bij hoge waarden van A één enkel snijpunt met de N -as, maar nu bij een hoge dichtheid van rupsen. Alleen bij waarden van A tussen de 40 en de 80 heeft de curve drie snijpunten met de N -as. Onder die condities bestaan er dus twee stabiele evenwichten en één instabiel evenwicht, een situatie zoals we die tegen zijn gekomen in de vorige sectie. Figuur 8.4 schetst dit verband tussen dN/dt en N voor verschillende waarden van A .

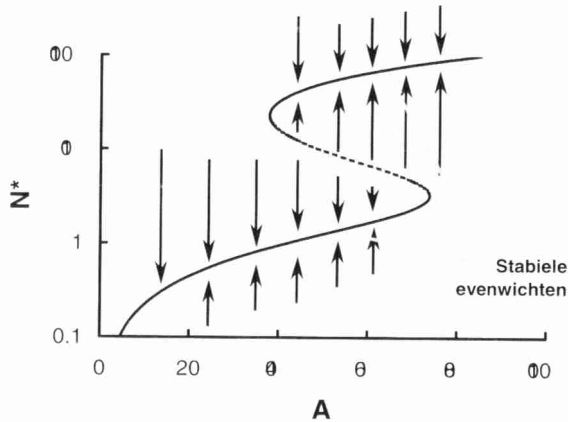
Als we rechterkant van de differentiaalvergelijking voor N gelijk aan 0 stellen, kunnen we de parameter A schrijven als functie van de evenwichtsdichtheid aan rupsen N^* :

$$A = \frac{\phi N^*}{\gamma} - \frac{\alpha}{\gamma} \frac{N^*}{1 + \beta N^{*2}}.$$

Dit betekent dat we dus een grafiek kunnen tekenen van A als functie van N^* . Door zo'n grafiek te spiegelen rond de diagonale lijn $y = x$ krijgen we een grafiek van N^* als functie van de parameter A . Dit alles zouden we in principe analytisch kunnen uitwerken, maar we maken het ons gemakkelijk door de relatie slechts numeriek te onderzoeken (dit kan bijvoorbeeld eenvoudig met Excel). Het resultaat zien we in Figuur 8.5.

In Figuur 8.5 wordt samengevat wat we eerder al hebben geconcludeerd. Er bestaat een stabiel evenwicht met een hoge dichtheid aan rupsen voor waarden van A groter dan ongeveer 40. Er bestaat tevens een stabiel evenwicht met een lage dichtheid aan rupsen voor waarden van A kleiner dan ongeveer 75. De intervallen van de parameter A waarvoor deze evenwichten bestaan overlappen dus. We noemen dit verschijnsel '*bistabiliteit*' en we noemen het verschijnsel van twee mogelijke evenwichten: '*alternatief stabiele toestanden*'. Dit soort gedrag is ook in andere populatiestudies opgemerkt. Zie bijvoorbeeld Scheffer *et al.* 2001, die het verschijnsel van troebele meren bestuderen.

Merk op dat bij $A = 75$ een kleine verhoging van de parameter tot een grote sprong in de dichtheid van rupsen leidt. Evenzo is een kleine verlaging van A bij de waarde $A = 40$ voldoende om de rupsenpopulatie te doen instorten. Er zijn dus twee zogenaamde kritische punten of catastrofale overgangen te onderscheiden.

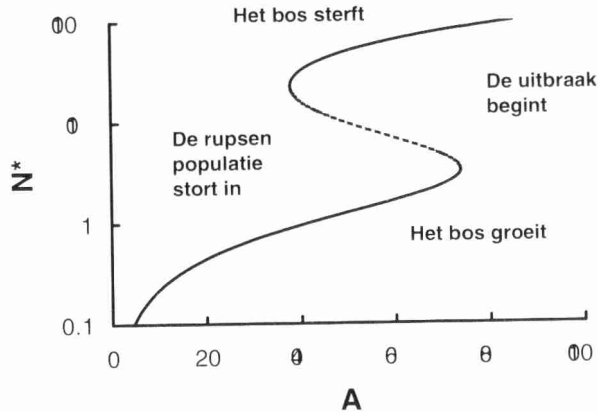


Figuur 8.5: De relatie tussen de evenwichtdichtheid N^* en de hoeveelheid voedsel voor de rupsen, zoals gerepresenteerd door de parameter A . Stabiele evenwichtspunten zijn gelokaliseerd op het bovenste en onderste gedeelte van deze gevouwen curve. De verticale pijlen geven de richting van de dynamiek in N aan beginnend vanuit verschillende startwaarden van N .

8.5 Interpretatie: terug naar de waargenomen uitbraken

Figuur 8.5 leidt direct tot een hypothese over hoe de regelmatige uitbraken in de rupsenpopulatie tot stand zouden kunnen komen. In een jonge aanplant van sparren zal de voedseldichtheid A laag zijn. Met het ouder worden van het bos wordt de parameter A groter. Na 30-40 jaar wordt het kritische punt bij $A = 75$ bereikt en explodeert de rupsenpopulatie: een uitbraak is begonnen. Door de hoge dichtheid aan rupsen wordt het bos echter ontbladerd en daalt de waarde van de parameter A in een tijdsbestek van 7-14 jaar tot het kritische punt bij de waarde $A = 40$. Hier stort de rupsenpopulatie in elkaar en zal de cyclus zich door regeneratie van het bos gaan herhalen. Het begin van een uitbraak is dus het resultaat van de groeiende hoeveelheid voedsel in het bos voor de rupsen om van te leven, gecombineerd met het feit dat bij lage dichtheden van rupsen zij ondervertegenwoordigd zijn in het dieet van de aanwezige vogels. Het loont de vogels eenvoudig niet voldoende om de aanwezige rupsen op te sporen. Pas na de onvermijdelijke explosie van de rupsenpopulatie foerageren de vogels bij voorkeur op de rupsen wat in combinatie met de verregaande ontbladering van het bos tot de inéénstorting van de rupsenpopulatie leidt. Deze intrinsieke cyclus en niet een toevallige combinatie van klimatologische omstandigheden is de meest waarschijnlijke verklaring voor de regelmatige uitbraken van de Spruce Budworm.

De hypothese is samengevat in Figuur 8.6.



Figuur 8.6: Grafische weergave van het mechanisme achter de uitbraken van de Spruce Budworm.

Uiteraard zijn vele processen die een rol spelen bij dit systeem niet meegenomen in de analyse of in een heel simplistische vorm in het model terecht gekomen. Een model als dit is dan ook niet bedoeld om bijvoorbeeld te voorspellen hoeveel bomen er bij de volgende uitbraak het loodje zullen leggen (als je dat al met een model met enige nauwkeurigheid zou kunnen voorspellen). Analyse van dit model heeft echter wel tot biologisch inzicht geleid omtrent het biologische mechanisme achter de uitbraken. Het model heeft als zodanig een belangrijke bijdrage geleverd aan begrip over het ontstaan van uitbraken die met regelmaat hele bossen ontbladeren, voorafgegaan door hele lange perioden waarin de Spruce Budworm maar mondjesmaat wordt gevonden en nauwelijks schade veroorzaakt. Door deze analyse werd, zoals eerder al opgemerkt, een cultuuromslag in het denken over de Spruce Budworm teweeg gebracht, zodat tegenwoordig de uitbraken van de rups als een intrinsieke eigenschap van het systeem worden beschouwd en niet meer als het gevolg van een toevallige combinatie van (klimatologische) omstandigheden. Deze omslag in denken is met name van belang omdat het betekent dat geheel andere bestrijdingsstrategieën van de plaag ingezet moeten worden.

8.6 Literatuur

D. Ludwig, D.D. Jones & C.S. Holling, 1978. Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest. *Journal of Animal Ecology* 47: 315-332.

M. Scheffer, S. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke & B. Walker, 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596.

P.M. Turchinsky, 1981. *Man in competition with the Spruce Budworm: an application of differential equations*. Birkhäuser, Boston.