

# Schoenlapper blijf bij je leest

INAUGURELE REDE DOOR PROF. DR. HENK SIEPEL

Radboud Universiteit Nijmegen



INAUGURELE REDE DOOR  
PROF. DR. HENK SIEPEL



In zijn oratie vergelijkt Henk Siepel het begrijpen van ecologische relaties tussen soorten onderling en hun omgeving met het (leren) interpreteren van taal. In beide gevallen is de context heel belangrijk voor het volle begrip van woorden dan wel van de rol en functie van soorten in

hun omgeving. Voor het bestuderen van deze context kiest Siepel een middenweg tussen de statistisch geïnspireerde reductionistische methodes en de op grootschalige conceptuele modellen gebaseerde holistische benaderingen. Deze middenweg, de functioneel ecologische analyse, is gebaseerd op de kennis van overlevingskenmerken en -strategieën bij dieren. Met tal van voorbeelden laat de hoogleraar zien hoe een ecologische context gelezen en begrepen kan worden.

Henk Siepel (1959) studeerde biologie aan de Rijksuniversiteit Utrecht en promoveerde in 1994 aan de Landbouwniversiteit Wageningen. Hij is sinds 1998 hoofd van het Centrum Ecosystemen van Alterra en Wageningen Universiteit.

Als hoogleraar zal hij het Nederlands Centrum voor Natuuronderzoek versterken. Dit centrum maakt zich sterk voor een goede wetenschappelijke onderbouwing van het onderzoek naar en onderwijs in natuurbeheer en natuurherstel en verricht veel toepassingsgericht onderzoek voor het Nederlandse en Europese Natuurherstel (zoals het succesvolle Overlevingsplan Bos en Natuur).

SCHOENLAPPER BLIJF BIJ JE LEEST

## **Schoenlapper blijf bij je leest**

*Rede uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt van hoogleraar Toegepaste dierecologie aan de Faculteit der Natuurwetenschappen, Wiskunde en Informatica van de Radboud Universiteit Nijmegen op woensdag 24 mei 2006*

**door prof. dr. Henk Siepel**

Vormgeving en opmaak: Nies en Partners bno, Nijmegen  
Drukwerk: Thieme MediaCenter Nijmegen

ISBN 90-9019493-2

© Prof. dr. Henk Siepel, Nijmegen, 2006

Niets uit deze uitgave mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar worden gemaakt middels druk, fotokopie, microfilm, geluidsband of op welke andere wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de copyrighthouder.

*Mijnheer de rector magnificus,  
geachte collegae, dames en heren,*

Schoenlapper blijf bij je leest. En in dit geval bedoel ik met 'schoenlapper' geen schoenmaker die op zijn leest schoenen repareert, maar een dagvlinder en wel een Nijmeegse kapel. Deze Nijmeegse kapel is symbolisch voor het belang van het veldbiologisch onderzoek.

Behalve voor mijzelf is deze dag ook een mijlpaal voor het Nederlands Centrum voor Natuuronderzoek. Dit is een samenwerkingsverband tussen de leerstoelgroepen Dierecologie en dierecofysiologie, Milieukunde en Aquatische ecologie van de Radboud Universiteit Nijmegen en een aantal Particuliere Gegevensbeherende Organisaties (PGO's), zoals de VOFF, SOVON, RAVON en de Stichting Bargerveen. De gegevens die de vele duizenden vrijwilligers verzamelen, hopen we met een gezamenlijke inspanning van het NCN op een gedegen wetenschappelijke manier te kunnen gebruiken voor het natuurbehoud en het natuurherstel.

Dames en heren, het liefst zou ik deze rede buiten houden, om zo de toegepaste dierecologie aanschouwelijk te maken. Praktische bezwaren verhinderen dat en dus rest mij slechts de taal om u een beeld te schetsen. De analyse van een complex systeem vergt veel informatie en adequate interpretatie van die informatie. Hiertoe zijn in de loop van de geschiedenis vele methoden ontwikkeld en de ecologie heeft dan ook met graagte leentjebuurt gespeeld. Soms zonder zich de randvoorwaarden bewust te zijn en soms verblind door een frappante gelijkenis van modelpredicties met de waargenomen werkelijkheid, echter zonder goed begrip van de achterliggende processen.

#### DE ECOLOGISCHE ANALYSE

De tweede alinea van deze oratie heb ik onderworpen aan een doorsnee ecologische analyse. Het monster uit deze tekst telt 101 individuen (woorden) verdeeld over 75 soorten (unieke woorden). Op het eerste gezicht een soortenrijk monster. Ter vergelijking bewerken we ook een alinea van ongeveer gelijke grootte uit een schoolkrant van de basisschool over een excursie naar een waterzuiveringsinstallatie. De andere tekst zal ik hier niet presenteren, maar slechts de analyse resultaten tonen in de tabel.

<b>Criteria</b>	<b>Tekst 1 (alinea twee)</b>	<b>Tekst 2 (excursieverslag)</b>
Totaal aantal individuen	101	107
Totaal aantal soorten	75	68
Diversiteitsindex	4,11	4,03
Equitabiliteit	0,89	0,96
Aantal soorten uniek voor het monster	59	52
Rode-lijstsoorten	2	0

Tabel 1. Vergelijking van twee tekstmonsters op basis van een aantal ecologische analysecriteria.

We kunnen uit de tabel concluderen dat tekst 1 meer soorten (woorden) heeft, een iets hogere diversiteit, maar een lagere equitabiliteit (enkele woorden komen relatief vaak voor, bijvoorbeeld 'de'). Beide teksten zijn zeer verschillend, hetgeen blijkt uit het verhoudingsgewijs grote aantal unieke soorten per monster. Bovendien komen in tekst 1 twee zogenaamde Rode-lijstsoorten voor (bedreigde, weinig voorkomende soorten, zoals 'aanschouwelijk' en 'frappante'). We zouden de beide monsters aan nog meer analyses kunnen onderwerpen. Wat echter opvalt, is dat we wel een idee krijgen over de verschillen tussen beide teksten, maar niet waar ze werkelijk over gaan.

Net als in taal kan in de ecologie een klein verschil grote gevolgen hebben, maar heel vaak ook niet. Als in een zin een letter ontbreekt, vullen we die vrijwel automatisch in zonder dat het begrip van de zin erdoor wordt beïnvloed. De kleine afwijking in de zin 'Het publiek zit aandachtig te luisteren' valt misschien wel op, maar de betekenis toekenning wordt door het wegvallen van een 'a' in 'aandachtig' niet anders. De fout wordt haast automatisch gecorrigeerd. Maar neem nu de zin 'De jongen spelen met hun moeder'. Deze lijkt een duidelijke betekenis te hebben: het gaat kennelijk om een moederdier dat speelt met haar kroost. Toch is in deze zin ook een letter wege gevallen: 'De jongens spelen met hun moeder'. Deze fout corrigeren we niet automatisch, want de zin heeft nu een geheel andere betekenis. Het gaat niet om dieren, maar om mensen!

In de ecologie wordt de bestendigheid tegen wegvallen van soorten ook wel de veerkracht van een ecologisch systeem genoemd of, als het gaat om toegevoegde soorten, ook wel de resistentie tegen invasieve soorten of robuustheid. Collega Van der Velde heeft onderzoek gedaan naar het opkomen van *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda) in de Rijn na de aanleg van het Rijn-Donau kanaal. Deze slijkgarnaal heeft hoge aantallen bereikt en daarmee de autochtone kokerjuffer *Hydropsyche contubernalis* (Insecta: Trichoptera) verdrongen, terwijl de al eeuwen aanwezige systematisch bijna gelijke *Corophium multisetosum* nooit zo'n uitbreiding heeft vertoond (Van den Brink et al. 1993). Bekend is ook de invasie van de Amerikaanse vogelkers *Prunus serotina*, die de armere bossen op de zandgronden innam en grote invloed had op de autochtone vegetatie, waardoor bestrijding met ook weer schadelijke effecten op de bodemfauna noodzakelijk werd geacht (Eijsackers 1978). De Europese verwant *Prunus avium* heeft deze effecten nooit gekend. Veel meer voorbeelden zijn te geven. De relatie tussen soorten onderling blijkt kortom van groot belang. Merkwaardigerwijs zijn de meeste ecologische analysemethoden voor meer soorten complexen vooral gericht op de abiotische parameters. Alsof kleine veranderingen in de abiotiek alleen verantwoordelijk zijn voor een andere samenstelling van de soorten in het gebied en de reacties van soorten onderling geen rol spelen.

Tijdens mijn doctoraalstudie heb ik vegetatiedynamica bestudeerd in droge heidevelden. Terwijl we daar bezig waren, voltrok zich een interessant proces dat resulteerde in het volgende (schematisch weergegeven) vegetatiepatroon (figuur 1). De witte kleur

staat voor gras (*Deschampsia flexuosa*), de grijze kleur voor heide (*Calluna vulgaris*). In latere jaren heb ik vele mensen, bij wijze van denkoefening, gevraagd het patroon te verklaren. Vrijwel alle beheerders en ecologen noemden aanvankelijk de bodem, het beheer of de geomorfologie als verklarende factor. Later werd hen dan langzaam duidelijk dat er voorheen een groot veld met struikheide was en dat er kennelijk iets was voorgevallen dat in deze verandering had geresulteerd. Met enkele tussenstappen ont-hulde ik de dynamiek zoals weergegeven in figuur 2. Deze beschrijft het vegetatiepatroon in respectievelijk 1978, 1980, 1981 en 1982. Wat we in deze reeks zien is de voortgang van een heidekeverplaag uit 1980, die in de winter van 1980/'81 een front vormde op de grens van de dode en nog levende heide. De heidekever (*Lochmaea suturalis*) overwintert als volwassen kever na in de nazomer eerst nog wat aan de heide

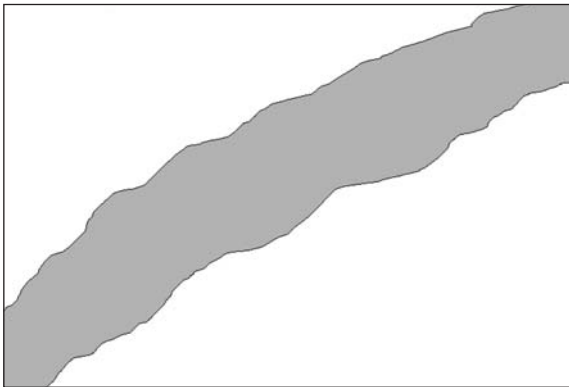


Fig. 1. Schematisch weergegeven vegetatiepatroon op het Oud-Reemsterveld, ten noorden van de weg, grootte ca. 12 ha. Wit is overwegend *Deschampsia flexuosa*, grijs is overwegend *Calluna vulgaris*.

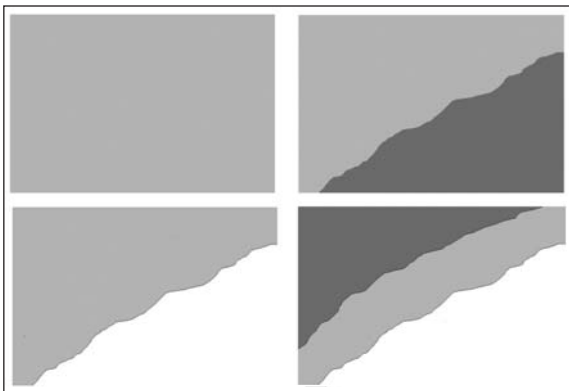


Fig. 2. Vegetatiepatroon in het veld van fig.1 in de jaren 1978 (linksboven), 1980 (rechtsboven), 1981 (linksonder) en 1982 (rechtsonder). De donkere kleur grijs betekent afgestorven *Calluna*; rest als fig. 1.



te hebben gevreten. De grootste invloed komt echter van de larve. De heide achter het front is door de massale aantasting door de larves afgestorven. Het overal aanwezige, maar nauwelijks opvallende gras gaat overheersen, ook nog eens bevoordeeld door de mest van de massaal aanwezige heidekevers. De populatie heidekevers blijkt echter geïnfecteerd te zijn met een entomofage schimmel *Beauveria bassiana*, die zolang de kevers nog in beweging zijn weinig schade aanricht. Tijdens de winterrust van de kever (diapause) blijft de schimmel wel actief en op de plekken met de hoogste dichtheden aan kevers is de infectiegraad enorm. Na hun winterrust gaan de kevers deels vliegend verder en wordt alle struikheide in het gebied verder aangetast. De zone van de overwintering is echter door enorme hoeveelheden sporen van de entomofage schimmel voor de kever een dodelijk gebied geworden en daar kan de struikheide zich herstellen en als heidevegetatie het aanzicht blijven bepalen.

Het vegetatiepatroon was alleen te verklaren, doordat we toevallig de geschiedenis meemaakten. Statische patroonanalyses waren haast per definitie op niets uitgelopen, want wie gaat nu de concentratie sporen van een entomofage schimmel meten als mogelijke verklarende factor? We waren hier getuige van een interactie tussen slechts vier soorten: de heide die werd aangetast door de monofage heidekever, het gras dat de vrijgekomen plek innam en de entomofage schimmel die het gebied met de hoogste dichtheid duurzaam vrijwaarde van keveraantastingen. De interactie tussen soorten, ofwel de context van de soort is wellicht belangrijker dan het kale voorkomen ervan. We moeten dus meer naar het grote geheel gaan kijken. De analyses zoals eerder gepresenteerd zijn tamelijk reductionistisch en focussen op de soort, de populatie, in vooral zijn abiotische milieu. We tellen en vergelijken. Maar we hebben in enkele voorbeelden gezien dat het abiotische milieu niet de verklaring vormde. Het zijn in belangrijke mate de andere soorten waarmee een populatie tijd en ruimte deelt, die bepalen wat de mogelijkheden tot overleven zijn. Die onderlinge relaties zijn wellicht veel belangrijker dan de enkelvoudige relaties tussen abiotische parameters en de dichtheid van de populatie. Het geheel schijnt meer te zijn dan de som der delen, kortom laten we ons eens verdiepen in een meer holistische benadering.

#### HET COMPLETE BEELD

De holistische benadering is in de ecologie niet onbekend. Het meest complete beeld kunnen we denk ik vinden in de Gaia-hypothese van Lovelock (1979). De aarde wordt gezien als een groot samenhangend, organisch geheel, een moeder aarde, naar de Griekse godin Gaia vernoemd. Een personifiërend beeld dat bij sommigen ook de behoefte tot directe communicatie oproept, bijvoorbeeld met bomen. Toch wil ik hier niet deze ver doorgevoerde vormen de revue laten passeren, maar me concentreren op de wetenschappelijk meer aanvaarde aspecten uit deze holistische benadering.

Een vorm van 'grote stappen snel thuis' is het tot op groepsniveau identificeren van de

fauna. Achterliggend idee is dat nauw verwante soorten in de diersystematiek ook ecologisch wel dicht bij elkaar zullen staan. Op de korte termijn bespaart de aanpak heel veel determinatietijd. Thuis heb ik hele jaargangen staan van het tijdschrift *Pedobiologia*, over de bodembioïologie, waarin in artikel na artikel de ratio's in aantallen tussen springstaartjes en mosmijten of tussen mosmijten en prostigmaten mijten worden verklaard in de richting van het waarschijnlijke. De artikelen ontberen vaak soortenlijsten. Een enkele uitzondering heeft dan wel alles tot op soort gedetermineerd, maar telt vervolgens alles weer op tot de beruchte ratio's. Als al die tijd van extraheren en tellen was gestoken in het goed analyseren van het hoe en waarom van het voorkomen van de soorten zelf, waren we nu veel verder geweest in de ecologie. Te vaak wordt het kortetermijn, economisch argument als excuus gebruikt om niet te diep in de materie te duiken. Rebi Nijboer heeft inmiddels in haar proefschrift, dat ze in september zal verdedigen, aangetoond dat deze manier van identificeren op groepsniveau voor de doelstellingen van de kaderrichtlijn water onbruikbaar is (Nijboer & Verdonschot, 2000). Van vele soorten weten we inmiddels ook dat er binnen een familie of zelfs een genus grote verschillen kunnen zijn in voedselgilde of overlevingsstrategie. Differentiatie naar de werkelijke eenheden in de natuur, de populaties, is essentieel; hierover communiceren op het niveau van soorten is al een generalisatie die lokale aanpassingen veronachtzaamt, maar als we daar alert op zijn, is dat het meest elegante niveau. Data van veldbiologisch onderzoek zijn uitermate waardevol, laten we er dan ook de tijd aan besteden om een kwalitatief adequate analyse mogelijk te maken. Basisdata zijn nooit weg. Het wordt een proces van gegevensaccumulatie en onze uitdaging is hier met goede gereedschappen een weg in te vinden.

Een benadering van het geheel heeft ook de charme van het idee dat je dan ook alles hebt. Er is een beperkt probleem, namelijk het hanteerbaar maken van dat geheel en ermee kunnen manipuleren, zodat we kunnen zien of bepaalde veranderingen er ook echt toe doen. Vele groepen modellen lenen zich hier uitstekend voor. De wereld als totaal model is natuurlijk te hoog gegrepen, maar complete ecosystemen, landstreken, regio's enzovoort in één model moet toch mogelijk zijn. In de toepassingsgerichte wereld van het onderzoek is dat een verleidelijke benadering. De uitkomstenverzameling van zo'n model geeft begrijpelijke grootheden voor politici en beleidsmakers. Geef je er bovendien landkaartjes bij met in kleur de uit het model afgeleide effecten, dan kun je niet meer stuk.

Welaan, vooruit dus met deze modellen! Of zou het toch te mooi zijn om echt waar te zijn? Zijn we ergens te snel gegaan? Klopt de modelwereld wel met de echte wereld buiten? Zijn die impliciete aannames van onze gestapelde black boxes wel juist? En wat betekent het voor het resultaat als we bepaalde onderdelen of invoerparameters niet precies genoeg weten? Laten we eens een van die modellen gaan bekijken, één op grote schaal. In het Europese Network of Excellence op het gebied van biodiversiteit,

Alternet, is het DPSIR-model opgevoerd als centraal richtsnoer. DPSIR staat voor Drivers, Pressure, State, Impact en Response: een aanjager (Driver) zorgt voor een zekere druk (Pressure) op de status (State) van de biodiversiteit in een gebied, waardoor een invloed (Impact) zichtbaar wordt en als we die niet willen, moeten we een antwoord (Response) formuleren om deze invloed te verzachten of teniet te doen. In dit conceptuele model, vooral gebruikt door milieukundigen en economen, is de hele wereld van de biodiversiteit samengeballt in één black box: State (van de biodiversiteit). We beschrijven niet de gehele status van biodiversiteit, maar alleen de verandering van deze status onder invloed van een druk van buitenaf. Deze verandering komt voort uit de drukparameter, bijvoorbeeld onttrekking van ruimte aan de natuur voor andere doeleinden. Deze verkleining van de beschikbare ruimte zal hoogstwaarschijnlijk leiden tot een verkleining van de biodiversiteit. Stel dat dit beleidsmatig ongewenst is, dan zal men logischerwijze in de antwoordparameters (Response) oplossingen zoeken in dezelfde termen als in de drukparameters: hebben we ruimte onttrokken, dan gaan we ruimte compenseren, desnoods met een extra opslagfactor vanwege eventuele onzekerheden. Met grofweg deze benadering in de hand komen we zo tot een handeltje in hectares, waarbij de kwaliteit van de natuur op de verloren en gewonnen hectares gemakshalve als gelijkwaardig wordt verondersteld. Op de Veluwe maken we dit proces mee als de groei-krimp-benadering van bedrijven voor verblijfsrecreatie. Het behoeft geen nader betoog dat dit soort grootschalige conceptuele modellen nuttig kunnen zijn voor het bepalen van onze gedachten, maar op het moment dat ze in enigerlei vorm vertaald worden naar de praktijk van alledag, wreken zich de verborgen aannames. Een kritische reflectie op dit model vanuit het sociologisch constructivisme (Svarstad et al., *subm.*) riep het merkwaardige commentaar van gebruikers op dat dit model was gemaakt voor gebruik in het beleid; het werd gebruikt in het beleid, dus voldeed het aan de gestelde doelen.

Met de meer holistische benadering lopen we het risico dat de koppeling met de werkelijk in het veld te meten waarden wat losraakt. Complexe parameters die niet meer kunnen worden gemeten, worden geschat, waarmee direct een subjectief element aan de wat klinisch aandoende modelaanpak wordt toegevoegd. Dat subjectieve element kan een zo goed mogelijke schatting zijn, maar ook een manipulatie van de modeluitkomst, een mogelijk risico, als je met grote stappen snel thuis wilt zijn.

Als we hier onze vergelijking met de taal weer oppakken, lijkt deze meer holistische benadering eerder op een gedicht dan op proza. Een gedicht, waarbij veel aankomt op het begrijpen van grote brokken tekst ineens, op het tussen de regels door kunnen lezen, om de boodschap van de dichter op te kunnen pakken. Of om met Martinus Nijhoff te spreken: 'Lees maar, er staat niet wat er staat.' (*Awater*, 1934). Het interpreteren van dit hogere gedachtegoed en het tussen de regels door lezen is misschien wat teveel gevraagd, als we eerder al hadden vastgesteld dat we nog niet eens aan het werkelijke lezen toe waren.

## DE FUNCTIONEEL ECOLOGISCHE ANALYSE

In het voorgaande hebben we gezien dat een simpele analyse van aantallen per soort en per gebied te veel het karakter heeft van het herkennen van een tekst aan het aantal en verschillende woorden. In deze vorm missen we de betekenis van het woord, ofwel in de ecologie de rol en functie van een individu of populatie in het gebied. Op zoek naar de antwoorden op de grote maatschappelijke vragen missen we in onze grove benaderingen de verandering in de werkelijk meetbare relaties tussen soorten. We missen juist daar mogelijk de relatie met de werkelijkheid; *'er staat niet wat er staat'*.

Bij een ecologische analyse hebben we zowel de aantallen per soort per gebied nodig, als kennis over de relatie van de soorten onderling. In onze taalmetafoor: woorden ontlenen hun betekenis niet alleen aan zichzelf, maar ook aan hun plaats in de zin en hun relatie tot de andere woorden. Een bekend voorbeeld is 'In de stal stond een ezel (te rotten)'. Wordt er in het eerste deel van de zin een dier gesuggereerd, door de toevoeging 'te rotten' begrijpen we meteen dat de alternatieve betekenis van het woord bedoeld is, een schildersezel. We hebben begrijpend leren lezen!

Dames en heren, ook in de ecologie moeten we gewoon leren lezen, zoals trouwens op veel meer terreinen. Op een middeleeuwse schilderij van Jeroen Bosch zien we een tafereel (afbeelding 1). De middeleeuwse tijdgenoot van Bosch las er echter een heel verhaal in. Allerlei elementen op het schilderij hebben een symbolische betekenis die de meesten van onze tijd goeddeels ontgaan. In een dia van een oerbos in Polen zien leken een mooi natuurplaatje (afbeelding 2). Ook deze dia bevat echter voor ecologisch ingewijden een verhaal van huidige en vroegere interacties tussen soorten, de consequenties daarvan en daar weer de gevolgen van enzovoort.

We zullen dus meer aandacht moeten gaan besteden aan de relaties tussen soorten onderling. Op onze breedtegraad wordt de omgeving van een populatie grotendeels bepaald door de acties van andere levende organismen, enigszins ingekaderd door abiotische randvoorwaarden. Op hogere breedtegraden of hoogten worden deze randvoorwaarden stringenter en ook in andere extreme milieus, zoals bepaald door droogte, zoutgehaltes, zure wateren of bodems, worden de abiotische randvoorwaarden dominant. In de gematigde streken tot aan de tropen wordt de leefomgeving van een populatie echter bepaald door populaties van andere soorten. Zo'n populatie zal daar een pasklaar antwoord op moeten vinden: een overlevingsstrategie of, in het Engels, *a life history tactic*, het integrale antwoord van een soort op zijn omgeving. Stearns (1976) formuleerde dat als een set van eigenschappen die in onderlinge afstemming zijn aangepast aan de plaatselijke omstandigheden. Southwood (1977) sprak hierbij van de mal van het milieu die de populatie past. Bij de functioneel ecologische analyse zullen we steeds wisselend de soorteigenschappen bestuderen, evenals het milieu in algemene zin om te kunnen wegen welke eigenschappen een wezenlijke rol spelen en welke niet of minder. Net zoals we in het zinnetje van de ezel de werkwoorden 'staan' en 'rotten' nodig hadden om de juiste ezel te duiden.



Afbeelding 1: De tuin der lusten van Jeroen Bosch, in de Middeleeuwen begreep menigeen de hele symboliek.  
 Afbeelding 2: Ook in een gewoon natuurplaatje moeten we de processen leren herkennen.

Als in de omgeving belangrijke veranderingen plaatsvinden, zal dat afhankelijk van de overlevingsstrategie van de soort betekenen dat er kansen komen of dat overleven op deze plek steeds moeilijker of zelfs onmogelijk wordt. Ook dit tijdsaspect van kunnen verschijnen in het gebied, de geboden kansen kunnen benutten of daarentegen ondanks jarenlang gebrek aan reproductie toch lokaal kunnen overleven door individuele ouderdom, zullen we in de analyses moeten betrekken.

We beginnen met een eenvoudig voorbeeld. In de uiterwaarden van onze grote rivieren is het kleidek lokaal behoorlijk verontreinigd met zware metalen en persistente organische verbindingen. Chemisch is de verontreiniging aantoonbaar boven de gestelde saneringsnormen. De vraag is echter of de verontreiniging in het kleipakket met een redelijk kalkgehalte ook biologisch beschikbaar is. De mate van biologische beschikbaarheid kan helpen bij het maken van een prioriteitsvolgorde voor sanering; de bodems met de meest beschikbare verontreinigingen het eerst, de rest later. In dit geval mogen we een werkend effect verwachten bij dieren die via voedsel of direct contact in de bodem in hoge mate blootstaan aan de verontreiniging. Kandidaat-groep zijn de graafwespen (Hymenoptera: Sphecidae), dieren met overwegend één cyclus per jaar, waarvan het langst als juveniel. Bovendien zijn veel soorten goede kolonisatoren, waardoor braakliggende gronden snel worden bezet. Nu gaan we niet de hele familie in de analyse betrekken, maar alleen soorten die echt in de bodem nestelen. Andere soorten nestelen bijvoorbeeld in holle stengels, muren of slakkenhuizen en staan dus niet gedurende lange tijd in contact met de verontreinigde bodem. Figuur 3 toont duidelijk een relatie tussen deze groep en de mate van verontreiniging, die langs deze directe

contactweg inderdaad biologisch beschikbaar bleek (Ma et al. 1977). Ik kan u ook verklappen, dat wanneer alle soorten van de familie in de analyse worden betrokken, er geen enkel verband meer is aan te tonen. Eens te meer blijkt dat het onderscheid op soortniveau zich terugbetaalt vergeleken met het onderscheid tussen alleen grotere systematische groepen.

Verschillen in voortplanting vormen een belangrijke basis voor verschillen in overlevingsstrategieën. Seksuele voortplanting kennen we als de meest algemene vorm. Daarnaast bestaan er allerlei vormen van ongeslachtelijke voortplanting. Strikt ongeslachtelijke voortplanting, of kloonvorming, werd in het verleden wel beschouwd als een ecologisch hopeloze achterstand van een soort, welke uiteindelijk tot uitsterven was gedoemd. Immers, wie niet mee kan met de voortdurende verandering, legt het loodje. Merkwaardig genoeg is de veldsituatie niet in overeenstemming met deze verwachting. Ongeslachtelijke voortplanting komt veel voor en ook nog eens in vele varianten. Kennelijk zien we een voordeel over het hoofd. Dochters hebben bij strikt ongeslachtelijke voortplanting, apomictische thelytokie, exact dezelfde eigenschappen als hun moeder. Bij ongewijzigde milieuomstandigheden zullen ze dus even effectief nakomelingen ter wereld brengen als hun moeder deed. De vraag is nu waar of wanneer milieuomstandigheden ongewijzigd blijven. Dieper in de bodem is het milieu constanter dan aan de oppervlakte, dieper in de bodem zijn dus meer thelytoke dieren dan bovenin.

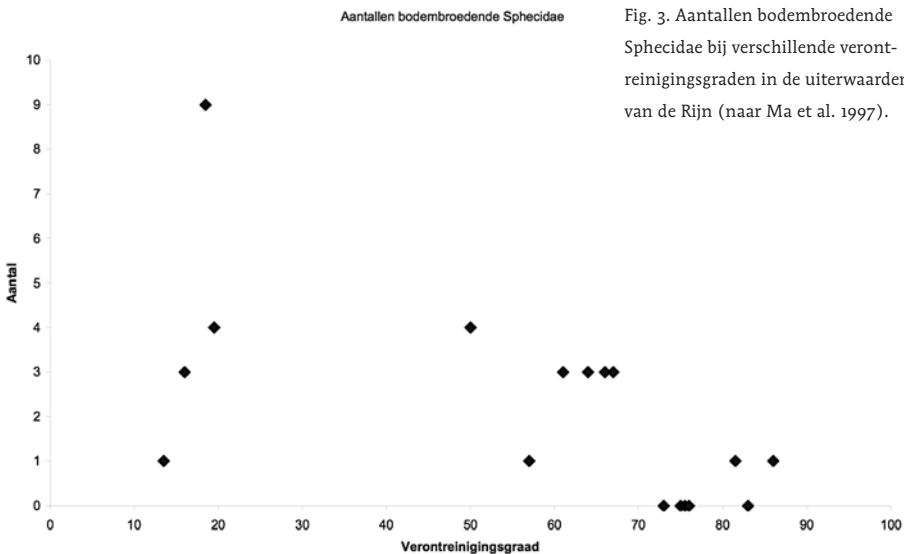


Fig. 3. Aantallen bodembroedende Sphécidae bij verschillende verontreinigingsgraden in de uiterwaarden van de Rijn (naar Ma et al. 1997).

Hoger in de bergen en op de toendra vinden we ook meer thelytokie. Niet direct constanter, zou je zeggen. Blijkbaar geldt ook dat als je goed tegen een extreme factor kunt, je hier beter niet meer op kunt variëren. Alles wat in een dergelijk geval afwijkt van wat effectief is, is ten dode opgeschreven, resulterend in een constantie op eigenschappen als meest effectieve reproductiestrategie.

Laten we eens kijken of dat ook voor recentere constanties geldt. Peter Doelman zei naar aanleiding van zijn ecotoxicologisch onderzoek aan zware metalen in de bodem: 'Zware metalen zijn nooit weg.' (Doelman, 1978). Zou een hoge concentratie aan zware metalen in de bodem inderdaad zo'n constante en dominante factor zijn dat we het terugzien in de overlevingsstrategieën van bodemdieren? In Zweden is door Bengtsson & Rundgren (1988) onderzoek gedaan naar de soortensamenstelling van springstaartjes (*Collembola*) in een transekt van een kopersmelterij, in bedrijf sinds 1661, tot twintig kilometer ervandaan. Op deze dataset heb ik mijn overlevingsstrategieën van microarthropoden in de bodem geprojecteerd. Het resultaat is te zien in figuur 4. Vergeleken met een normale bodem, zonder verontreiniging en waarin ongeveer 15-20 procent van de dieren thelytook is, is het aandeel van 99 procent thelytokie op het terrein van de kopersmelterij wel heel duidelijk verhoogd (Siepel 1995a). Laten we eens kijken of het nog sneller kan. DDT-proefvelden van de Plantenziektenkundige

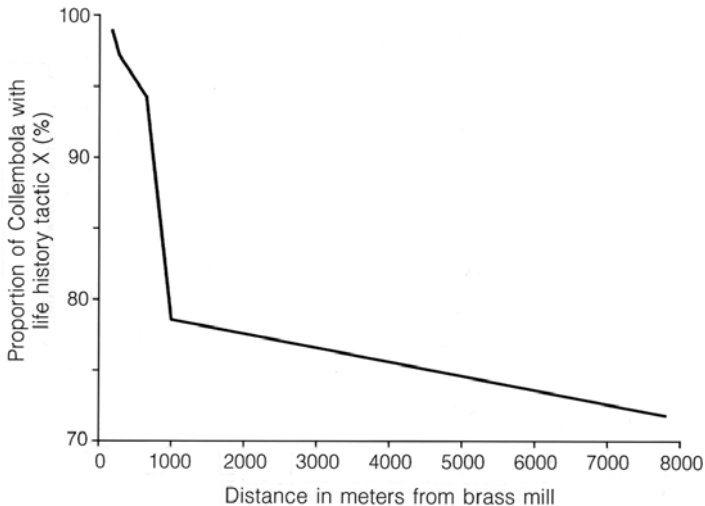


Fig. 4. Aandeel thelytoke springstaartjes in een transekt van een kopermolen tot in het bos in Zweden (naar Siepel 1995a).

Dienst uit de jaren vijftig bleken na veertig jaar nog steeds een aantoonbare hoeveelheid DDT en derivaten te bevatten. Figuur 5 laat ook hier een significant verband zien tussen de graad van verontreiniging en het aandeel thelytoke dieren in de bodem. Van een dominante thelytoke soort, een mosmijt (*Tectocephus velatus*) zijn op dit oude DDT-proefveld honderd individuen bemonsterd. Alle individuen bleken tot één onderscheidbare kloon te behoren. Op de Ginkelse Heide werd ter controle ook een monster van honderd individuen van dezelfde soort verzameld en daar konden met dezelfde techniek tenminste enige tientallen onderscheidbare klonen worden aangetoond (Siepel 1995b). Kennelijk is de verontreiniging ook voor thelytoke soorten aanvankelijk desastreus, maar als er toevallig een resistente kloon aanwezig is, heeft die vervolgens een duidelijk competitief voordeel en gaat die de bodemfauna in aantallen domineren.

We gaan een stapje verder in de analyse van overlevingsstrategieën en we gaan daarbij onze schoenlappers betrekken. Met Frits Bink heb ik een indeling gemaakt van overlevingsstrategieën van dagvlinders (Bink & Siepel, 1986). Deze indeling is langs strikt systematisch-analytische weg totstandgekomen, door een groot aantal eigenschappen van alle 145 West-Europese soorten te clusteren. Anders dan ik het nu zou doen, is het milieu in algemene zin niet in deze analyse betrokken om gewichten aan de verschillende eigenschappen toe te kennen. Deze analyse leidde tot het inzicht dat met name

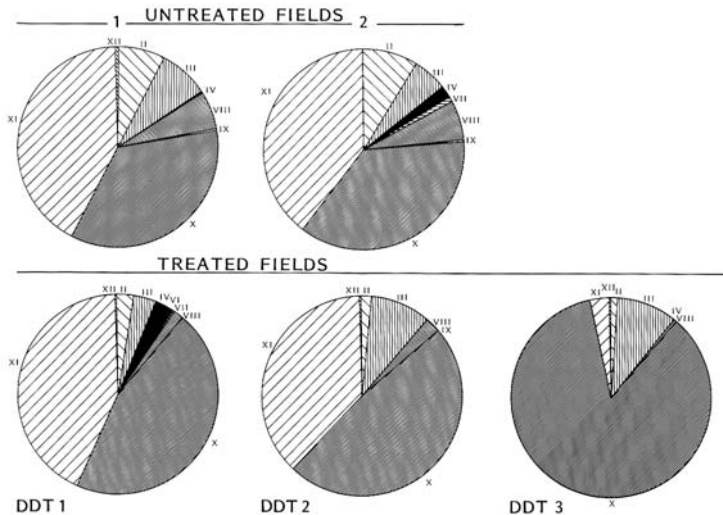


Fig. 5. Aandeel thelytoke reproducerende micraarthropoden in de bodem op oude DDT-proefvelden (thelytokie is strategie X), naar Siepel 1995a.



soorten met een rupsoverwintering in Nederland achteruit gingen. Ook onze Nijmeegse kapel hoort tot die categorie en is in Nederland bijna uitgestorven. Een patroon dat recent door Toos van Noordwijk op de Zuid-Limburgse hellingschraallanden bevestigd werd gevonden. Met dien verstande dat rupsoverwinteraars met meer generaties per jaar het iets beter deden, die maken kennelijk gebruik van de extra generatie in de zomer om op verhaal te komen. Bij deze vlinderanalyse heb ik me pas veel later gerealiseerd dat het aan het grote ecologische inzicht van Frits te danken was dat we de meest relevante eigenschappen hadden gemeten en in de analyse betrokken. We hebben de mal van het milieu echt nodig voor de prioritering van de relevantie van de eigenschappen.

Recent is de functioneel ecologische analyse toegepast op een nog veel grotere en complexere dataset, namelijk de dataset van plaaginsecten op bomen en struiken over heel Nederland sinds 1946, bijeengebracht door jaarlijks honderden vrijwilligers en gecoördineerd door Leen Moraal. De dataset is complexer, omdat deze soorten bevat uit heel verschillende insectengroepen. Hadden we in de vorige voorbeelden nog redelijk homogene groepen, zoals bodembewonende springstaartjes, mijten of dagvlinders, in

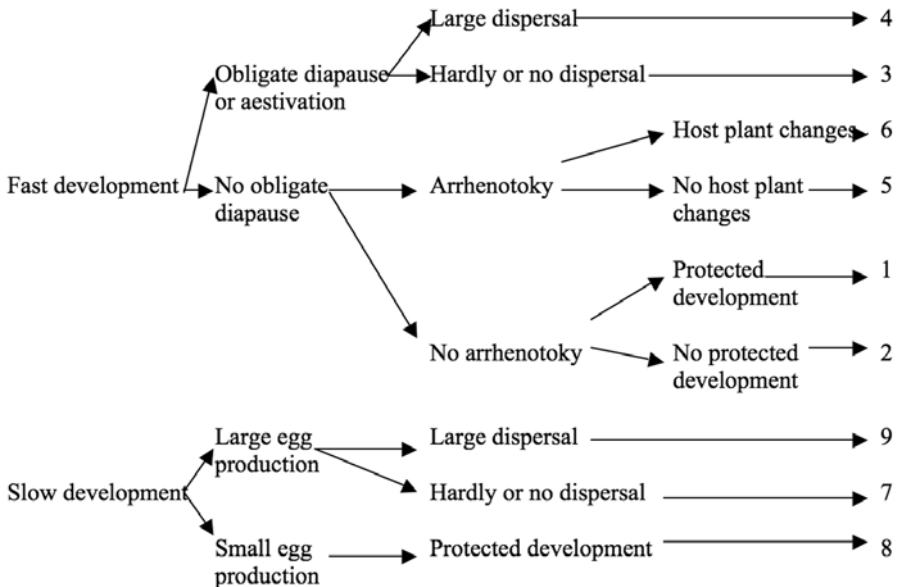


Fig. 6. Schema van eigenschappen van de negen onderscheiden overlevingsstrategieën bij plaaginsecten op bomen en struiken (Moraal et al. 2004).

de dataset van plaaginsecten varieert het van galmijten en bladluizen tot prachtkevers, bladwespen en wintervlinders (Moraal et al. 2004). Alvorens in de dataset te duiken werd op basis van reproductievormen, ontwikkelingsbiologie, synchronisatiemechanismen en dispersiemogelijkheden een negental overlevingsstrategieën gedefinieerd, geldend voor de meer dan vierhonderd soorten uit de database (figuur 6). Doordat plagen haast per definitie een onregelmatig karakter hebben, is de dataset niet per jaar geanalyseerd, maar is vooraf de periode van zestig jaar opgedeeld in blokken van vijftien jaar. Figuur 7 toont het verloop van negen overlevingsstrategieën over de vier tijdsperiodes.

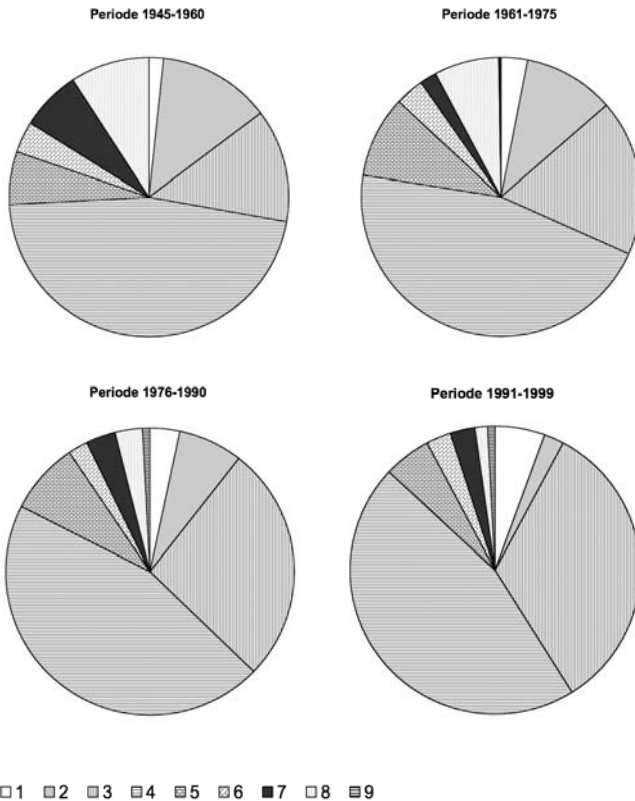


Fig. 7. Verloop van de overlevingsstrategieën van plaaginsecten op bomen en struiken over vier periodes. Zie voor uitleg legenda figuur 6.

Opvallend is ten eerste het vrijwel verdwijnen in recente periodes van overlevingsstrategieën, waarbij je amper het idee krijgt van een echte plaagsoort. Soorten met een lange ontwikkelingsduur, kleine eiproductie en een beschermd larvaal stadium lijken niet echt op de karakteristieke plaagsoort. Toch waren deze soorten enkele decennia geleden echte plagen. De manier van bosbouw, grootschalig en monotoon, bleek zelfs van deze soorten plagen te maken. Als je maar gelegenheid geeft, blijkt wellicht elke soort uit te kunnen groeien tot een plaag. Een kleinschaliger bosbouw heeft deze soorten nu uit het plaagsoortenspectrum verdreven. Ten tweede valt op dat een grote groep van dieren met een goede synchronisatie en een goede dispersie verrassend constant blijft over een periode van zestig jaar. Ten derde, misschien wel het meest interessant, is de toename van de strategie van goede synchronisatie en slechte dispersie. Kennelijk is in de afgelopen decennia het goed kunnen verbreiden minder relevant geworden voor deze soorten. Wordt Nederland tegenwoordig veel meer vol geplant met bomen? Het heeft er alle schijn van. Met deze kennis in het achterhoofd laten de laatste plaatjes zich een stuk beter lezen.

Hetgeen in het laatste voorbeeld al een beetje aan de orde kwam, de vergelijking van overlevingsstrategieën over de systematische groepen heen wordt de grote uitdaging voor de toekomst. Voor de analyse van de faunasamenstelling van gebieden, met name om de effecten van eventuele omgevingsveranderingen te duiden, is het nodig overlevingsstrategieën van de grote delen van de fauna te *kunnen* analyseren. Kunnen, want beredeneerd een goede selectie maken kan veel werk schelen. Die selectie zal dan wel gestuurd moeten worden door ecologische kennis van grote groepen van de fauna. Behalve specifieke kennis van faunagroepen is het ook nodig patronen van overlevingsstrategieën over de groepen heen te herkennen. Met deze methode van functioneel ecologische analyse kunnen de enorme gegevensbestanden die vele duizenden vrijwilligers gedurende vele jaren vergaarden, een hernieuwde zeggingskracht krijgen. Chris van Turnhout maakt hier met de analyse van de broedvogelatlassen al een begin mee. Op zich is het bedenkelijk dat in een tijd waarin diverse overheden van Europese Unie tot gemeenten zich uitputten het belang van het behoud en herstel van leefmilieu en biodiversiteit te onderstrepen, de belangrijke bijdragen in de ecologische veldkennis van vrijwilligers moeten komen. We kunnen ons in gemoede afvragen hoe lang dat in een tijd van toenemende virtuele verleidingen nog goed blijft gaan.

De vergelijking tussen overlevingskenmerken over vele groepen van de fauna kan ik in deze beperkte tijd niet uitputtend behandelen. Ik zal proberen te volstaan met enkele voorbeelden. De achtergrond van de redeneringen wordt gevormd door het besef van een voortdurende strijd tussen enerzijds de wisselende eisen vanuit de omgeving en anderzijds de betrekkelijke starheid van het bouwplan van de soorten. Een kleine illustratie: toen de mens van viervoeter overging naar rechtop, dus op twee benen lopen, had dat vele gevolgen. Een ervan is de verminderde stabiliteit, een tafel of stoel staat ook niet

op twee poten. Het bouwplan van de mens voorzag echter niet in een derde poot, die verandering zou zo basaal moeten zijn dat het uitgesloten geacht moet worden. Desalniettemin blijft de wens tot grotere stabiliteit aanwezig en compenseren ouderen dit vaak met een stok. Dit voorbeeld, hoe eenvoudig ook, illustreert wel het doel van de exercitie. Een verandering in het milieu vergt op een of andere manier een aanpassing van de overlevingsstrategie van de soort. Lukt dat niet of niet goed genoeg, dan is het vroeg of laat einde verhaal voor die soort. Sommige ontwikkelingen kun je als het ware zien aankomen. Bij experimenten met het gewone hooibeestje, *Coenonympha pamphilus*, merkten we een grotere sterfte op onder de juist uitgekomen rupsjes op het stugge gras *Festuca glauca* in vergelijking met het malsere *Lolium perenne*. Het bleek dat de jonge rupsjes nauwelijks hun kaken door de stugge buitenwand van *Festuca* heen kregen. Een verwante soort, inmiddels uit Nederland verdwenen, het tweekleurig hooibeestje, *Coenonympha arcania*, heeft als waardplant wel een vrij stug gras: *Festuca ovina*. Deze soort legt grotere eieren, waaruit iets grotere rupsjes komen met steviger kaken. De grotere eieren gaan wel ten koste van het aantal, namelijk nog maar half zoveel als het gewone hooibeestje. U kunt zich voorstellen dat deze wedloop tussen plantstructuur en eigrootte eindig is, bijvoorbeeld doordat de eieren te groot zouden moeten worden voor de vlinder. Dit mechanisme indachtig, komt de vraag op of we meer rupsen kennen die door hele taaie structuren moeten bijten? Ja, bijvoorbeeld rupsen van het gentiaanblauwtje, *Maculinea alcon*, die leven in de vruchtbeginsels van de waardplant. Een vlinder legt diverse eitjes op één vruchtbeginsel; het eerste uitgekomen rupsje vreet de overige eieren op voordat het zijn kaken in het vruchtbeginsel zet. Bittere noodzaak? Het roept in elk geval om experimentele toetsing. Het zou kunnen zijn dat een gedragsverandering de noodzakelijk geachte grotere eieren weet te compenseren. Geen maximaal reproductieresultaat, maar misschien gegeven de ontwikkelingen van de omgeving wel optimaal.

Enkele voorbeelden zoals beloofd. We gebruiken het milieu weer als mal, om aan te geven welke factoren vanuit de overlevingsstrategie belangrijk zijn om rekening mee te houden. Ook nu beginnen we eenvoudig. Een belangrijke factor van de omgeving is het overleven van een ongunstige periode. Het is hier relevant onderscheid te maken tussen onverwacht c.q. onvoorspelbare ongunstige periodes, bijvoorbeeld een plotselinge overstroming of juist grote droogte, en binnen zekere grenzen voorspelbare ongunstige periodes, zoals eb voor dieren in de kustzone, de winter in onze streken of de droge tijd tussen de moessons. In het geval van onverwachte barre tijden is een direct antwoord op de ramp vereist. In het geval van een voorspelbare ongunstige periode kan er op worden geanticipeerd. Vogels trekken al naar het zuiden wanneer er nog geen winter te bespeuren valt, vlermuizen gaan in winterslaap, vele soorten insecten komen op een punt in hun levenscyclus waarin ze in diapauze gaan en anderen zoeken beschutte plekjes voor een lichtere vorm van winterrust. In alle gevallen onttrekken de dieren zich

aan de gevolgen van een voorspelbare slechte tijd. De vraag is nu of er vergelijkbare variaties zijn tussen deze grote patronen. Vogels die ineens de hele terugtrek volbrengen versus vogels die stukje bij beetje naar het noorden opschuiven, winterslapers die af en toe eens kijken versus fervente doorslapers, insecten die op zonnige dagen in de nawinter al actief zijn versus soorten waarbij de diapauze alleen doorbroken wordt bij een combinatie van hogere temperaturen en een bepaalde daglengte.

Als het dan eenmaal lente is, is het zaak zo snel en zo goed mogelijk je de bronnen van bestaan toe te eigenen: *resource dominance*. Ook hier blijken weer vele wegen naar Rome te leiden. Een combinatie van grote eiproductie en een goede synchronisatie geeft de Kleine Wintervlinder, *Operophtera brumata*, een goede uitgangspositie om de uitlopende knoppen van vooral eik in het voorjaar effectief te exploiteren, zodanig dat het in sommige jaren tot massale kaalvraat leidt. Voorwaarde is wel dat zoveel mogelijk energie van de vrouwtjes wordt omgezet in eimassa en de eitjes ook vrij precies worden afgezet op de knoppen in het begin van de winter. De vrouwtjes van deze soort hebben dan ook geen vleugels, wat energie spaart, en lijken goed aangepast aan de waardboom waar ze al generaties op leven, zodat een goede synchronisatie met de uitloop mogelijk is. De vrouwtjes zijn ook relatief groot.

Wat nu als het lichaam niet zo groot is, zoals bijvoorbeeld bij de mijt *Siteroptes graminis*. Verwante soorten kunnen hoogstens enkele eieren tegelijk leggen, want daarmee is het achterlijf vol. *Siteroptes*, die gebaat is bij een goede synchronisatie met de uitlopende grassen, laat daartoe haar achterlijf opzwellen tot wel vijfhonderd keer de oorspronkelijke grootte, waardoor er ruimte ontstaat voor heel veel eitjes. Niet alle soorten hebben deze flexibiliteit in het bouwplan. Bladluizen (Aphidina) kunnen niet zo groot worden, maar hebben er ook alle belang bij snel van de uitlopende spruiten te eten. Hier zien we weer een andere vorm van snelle resource dominance. De fundatrix, de oermoeder, die de winter heeft overleefd, begint met het baren van al complete kleine bladluisjes, die direct op het voedsel aanvallen en ook bij de geboorte al volgroeide eicellen hebben voor de volgende thelytoke generatie, en zo door, de hele zomer. Pas in het najaar is weer sprake van een seksuele generatie, die de fundatrices voor het volgende seizoen oplevert.

Ten laatste een voorbeeld uit de reproductie en de kwestie van genetische variatie. We hebben al eerder gezien dat ongeslachtelijke voortplanting voordelig kan zijn in een voorspelbare omgeving. Meestal is de omgeving echter niet voorspelbaar en aangezien we hebben vastgesteld dat de omgeving van soorten op onze breedtegraad tot aan de tropen vooral wordt bepaald door andere levende organismen die zich grotendeels seksueel voortplanten, geraken we in het mechanisme van de voortdurende verandering. Stilstand is achteruitgang, want dan pas je je niet aan de steeds weer veranderende omgeving van variërende medebewoners aan. In de literatuur staat dit mechanisme bekend als de Red Queen hypothese (Van Valen, 1973), naar de alsmoer doorrennende

rode koningin in *Alice in Wonderland* (Carroll, 1872). De noodzaak tot steeds weer variëren is duidelijk, maar de vraag is hoe; is seksuele reproductie de enige manier? Gaat het ook allemaal in hetzelfde tempo per generatie of zijn er ook versnellingen mogelijk?

Laten we eerst eens naar een mogelijke versnelling kijken. Selectie is een proces met twee componenten, ten eerste de aanwezige variatie, waaruit geselecteerd zou moeten worden en ten tweede de druk van de leefomgeving tegen niet aangepaste individuen. Die druk hoeft niet altijd hetzelfde te worden ervaren. De meeste diersoorten hebben twee sets chromosomen, ze zijn diploïd. Dat betekent dat een foutje op een van beide chromosomen kan worden gecompenseerd door het goed functionerende duplicaat. Als dat duplicaat er niet zou zijn, zou dat foutje onherroepelijk worden afgestraft. Of, als het een aanpassing zou zijn aan een verandering in het milieu, zou het alle ruimte krijgen. Zijn er situaties waarin de selectie aangrijpt op één set chromosomen? Ja, dat is bij arrhenotoke reproductie. In deze vorm van reproductie zijn de mannetjes haploïd en de vrouwtjes gewoon diploïd. Niet aangepaste situaties worden via de mannetjes razendsnel uitgeselecteerd. Helle (1965) toonde dat al aan bij resistentieontwikkeling tegen bestrijdingsmiddelen in spintmijten (Acari: Tetranychidae). Als een haploïde situatie aanleiding geeft tot versnelde selectie, zou mutatis mutandis een triploïde of polyploïde situatie moeten leiden tot een grotere mate van responsmogelijkheden op het milieu. Er is immers nog één of meer extra setjes allelen voor het geval dat. We zien dan ook dat bijvoorbeeld een aantal soorten snuitkevers (Coleoptera: Curculionidae), maar ook vele andere seksueel voortplantende soorten aan de rand van hun areaal polyploïd blijken te zijn. Niet alleen compenseert dit voor de wellicht grotere variatie in omgevingsfactoren, maar tevens is het een oplossing voor de afnemende dichtheden van de soort in zo'n milieu. De polyploïde individuen blijken zich namelijk ongeslachtelijk voort te planten. Deze vorm van apomictische thelytokie maakt de kans op een resistent individu groter, want de mogelijke variatie is groter. Toch is er een wezenlijk verschil met de genetische variatie bij seksuele reproductie. Polyploidie heeft wel een grote variatie, maar kan niet meer vormen dan er is; seksuele reproductie kan door recombineren vanuit een in aanvang kleinere variatie tot veel meer variatie komen. Deze recombinatie komt dan ook voor bij een tussenvorm, de automictische thelytokie: bij deze soorten vindt geen bevruchting plaats, maar wel een meiotische deling, gevolgd door interne versmelting. Een vorm van ongeslachtelijke voortplanting die toch een beetje meer variatie in de tijd op kan leveren.

Kortom, een goede bestudering en waardering van de eigenschappen in het licht van de omgeving, de mal van het milieu, blijkt telkens weer essentieel voor een goed begrip van het voorkomen van soorten en hun onderlinge relaties. Op deze manier kunnen we de betekenis van soorten in hun milieu gaan begrijpen. In onze taalmetafoor: we kennen de betekenis van de woorden, we kunnen begrijpend lezen.

Ik stel me voor daar met de promovendi, waarvan enkelen al de revue zijn gepasseerd, verder aan te werken. Met Wilco Verberk aan de betekenis van heterogeniteit in het landschap: zijn er diersoorten juist afhankelijk van alternatieve milieus op overbrugbare afstanden; met Marijn Nijssen aan de dynamiek en de variatie in het extreme milieu van de stuifzanden; met Maurice Lahaye aan het hamsterbeheer, wat duidelijk niet alleen voor de hamsters een goed leefgebied oplevert, maar ook voor vele andere soorten, en daarnaast zijn nog voorstellen in behandeling voor onderzoek op de heide, in de duinen en in laagveenmoerassen. De grote gemene delers zijn: relevantie voor zowel wetenschappelijke kennisontwikkeling als voor de praktijk van het natuurbeheer en natuurherstel, accent op de werkelijke wereld buiten, waarin het herkennen en beoordelen van de relaties tussen soorten onderling, via het bestuderen van hun overlevingsstrategieën een belangrijke plaats krijgt. Ook in het kader van het succesvolle Overlevingsplan Bos en Natuur hopen we daarmee verder te gaan.

#### DANKBETUIGING

Ik wil deze uiteenzetting graag met een dankwoord besluiten.

Het bestuur van de Stichting Katholieke Universiteit, het bestuur van de Stichting Nijmeegs Universiteitsfonds, het College van Bestuur van de Radboud Universiteit Nijmegen en het bestuur van de Faculteit Natuurwetenschappen, Wiskunde en Informatica van deze universiteit: ik ben u erkentelijk voor het in mij gestelde vertrouwen.

Hoogleraren en collegae van de Radboud Universiteit Nijmegen: ik dank u voor de hartelijke ontvangst en de bereidwilligheid tot samenwerking, die inmiddels op enkele terreinen vorm krijgt.

Medewerkers van het Institute for Wetland and Water Research, de leerstoelgroep Dierecologie en Dierecofysiologie en niet te vergeten de Stichting Bargerveen, een belangrijke kweekvijver van jong ecogentalent onder leiding van Hans Esselink, we gaan er samen iets moois van maken! Met de Stichting Bargerveen wil ik ook de andere participanten in het NCN in mijn dankwoord betrekken. Zonder dit initiatief stond ik hier nu niet. Ik hoop een brug te slaan tussen het enthousiasme van de vrijwilligers en het onderzoek, dit enthousiasme waar nodig te stimuleren en zo de mogelijk geïnteresseerden als student of promovendus verder de weg te wijzen in de spannende wereld van de toegepaste dierecologie.

De Raad van Bestuur van Wageningen Universiteit en Research Centre en de directie van Alterra ben ik erkentelijk voor hun permissie deze uitdaging, naast mijn managementbesognes in het Wageningse, te mogen aanvaarden.

Collegae van Alterra: het grootste deel van mijn ecologische kennis heb ik opgedaan in de toepassingsgerichte omgeving van Alterra en haar voorgangers, het Rijksinstituut voor Natuurbeheer en het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek. Jullie dank ik vooral voor de inspiratie en de manier waarop we vaak op heel verschillende wijze onze kennis

tot maatschappelijk nut maken. De weerbarstigheid van de praktijk leert ons in alternatieven te denken. Laten we deze onbevooroordeelde houding koesteren!

Familie, vrienden, buren; jullie kennen me vooral anders gekleed. Dank voor jullie aanwezigheid hier om toch eens te horen hoe ik een deel van mijn werktijd invul. Thuis gaan we weer verder met het beschermen van onze Veluwe en alle andere dingen die het leven ook de moeite waard maken.

Pa en ma: ik ben blij dat jullie bij deze plechtigheid aanwezig kunnen zijn, dat is geen vanzelfsprekendheid weten we. Het ongedurige ventje dat al spijbelde van de kleuterschool, omdat er nu eenmaal spannender zaken waren buiten de school, lijkt dan toch nog redelijk terechtgekomen.

Annet: we zijn al bijna 25 jaar samen, maar het verveelt nooit. Dank voor al je steun bij steeds weer nieuwe horizons en initiatieven.

Anika, Hanneke en Rik: inmiddels is een einde gekomen aan mijn thuisdag, de woensdag. Jullie zijn nu bijna allemaal op de middelbare school en heel goed in staat zelf je weg te vinden naar schoolse en buitenschoolse activiteiten. Onze gezamenlijke bezigheden zullen nu beperkt worden tot weekends en vakanties, of af en toe een dag 'mee naar het werk', al dan niet verplicht van school.

Ten slotte, maar zeker niet in het minst, promovendi en studenten: jullie hebben gekozen voor wat ik het mooiste en meest complete vak vind, de ecologie. Voor jullie met name geldt het motto van dit betoog:

*Schoenlapper blijf bij je leest!*

Maar zoals uit het voorgaande duidelijk is geworden: in de ecologie is net als in de taal de context het belangrijkste. Dus:

*Leest je schoenlapper, blijf bij!*

Dames en heren, ik dank u voor uw aandacht.  
*Ik heb gezegd.*



## GECITEERDE LITERATUUR

- Bengtsson, G. & Rundgren, S., 1988, 'The Gusum case: a brass mill and the distribution of soil Collembola', in: *Canadian Journal of Zoology* 66, pp. 1518-1526.
- Bink, F.A. & Siepel, H., 1986, 'Life history tactics and strategies in butterflies', in: *Proc. 3rd European Congress of Entomology*, Amsterdam. Part 3, pp. 409-412.
- Brink, F.W.B. van den, Velde, G. van der & Vaate, A.B. de, 1993, 'Ecological aspects, explosive range extension and impact of a mass invader, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea, Amphipoda), in the lower Rhine (The Netherlands)', in: *Oecologia* 93, pp. 224-232.
- Carrol, L., 1872. *Through the looking glass and what Alice found there*. Macmillan London.
- Doelman, P., 1978. *Effects of led pollution on the soil microflora*. Thesis State University Groningen.
- Eijsackers, H.J. P., 1978. 'Side-effects of the herbicide 2,4,5-T on reproduction, food consumption, and moulting of the springtail *Onychiurus quadricellatus* Gisin (Collembola)', in: *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 85, pp. 341-360.
- Helle, W., 1965, 'Population genetics of arrhenotokous mites', in: *Bolletino di Zoologia Agraria e Bachicoltura* Ser. II, 7, pp. 219-225.
- Lovelock, J. E., 1979, *Gaia: a new look at life on earth*. Oxford: Oxford University Press.
- Ma, W.C., Siepel, H. & Faber, J.H., 1997, *Onderzoek naar de mogelijke ecotoxicologische effecten van bodemverontreiniging in de uiterwaarden op de terrestrische invertebratenfauna*. IBN-rapport 289. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, pp. 1-79.
- Moraal, L.G., Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M., Siepel, H., Schelhaas, M.J. & Martakis, G.F.P., 2004, *Verschuivingen van insectenplagen bij bomen sinds 1946 in relatie met klimaatverandering*. Alterra-rapport 856, pp. 1-68.
- Nijboer, R.C. & Verdonschot, P.F.M., 2000, 'Taxonomic adjustment affects data analysis: an often forgotten error', in: *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27, pp.2546-2549.
- Nijhoff, M., 1934, *Awater, 'ik zoek een reisgenoot'*. In: "Nieuwe Gedichten", 5e druk, 1946, Querido, Amsterdam.
- Siepel, H., 1995a, 'Applications of microarthropod life-history tactics in nature management and exotoxicology', in: *Biol. Fertil. Soils* 19, pp. 75-83.
- Siepel, H., 1995b, 'Are some mites more ecologically exposed to pollution with lead than others?', in: *Exp. Appl. Acarol.* 19, pp. 391-398.
- Southwood, T.R.E., 1977, 'Habitat, the templet for ecological strategies?', in: *J. Animal Ecology* 46, pp. 337-365.
- Stearns, S.C., 1976, 'Life-history tactics: a review of the ideas', in: *Quarterly Review Biology* 51, pp. 3-47.
- Svarstad, H., Rothman, D., Wätzold, F., Petersen, L.K. & Siepel, H. (subm..), 'A social constructionist response to the environmental research approach DPSIR.'
- Van Valen, L., 1973, 'A new evolutionary law', in: *Evolutionary Theory* 1, pp. 1-30.