

N.J. Ouborg, J. Haeck,  
K. Reinink & R. van Treuren

## Een methode voor de schatting van de levensvatbaarheid van populaties, met Duifkruid als voorbeeld

Natuurbeheerders hebben in ons land vaak te maken met kleine, geïsoleerde populaties. Ook onder optimaal beheer lopen deze populaties een zeker risico door toevallige factoren uit te sterven. Twee belangrijke categorieën van factoren zijn: toevallige fluctuaties in het milieu en genetische verarming. In dit artikel wordt, met Duifkruid (*Scabiosa columbaria*) als voorbeeld, een methode gepresenteerd om de levensvatbaarheid van populaties te bepalen en de verschillende beheersvarianten op hun effectiviteit te evalueren.

Het idee dat populaties niet 'de eeuwigheid' hebben is een concept dat vaak moeilijk is over te brengen op niet-ingewijden. Toch is er voor elke populatie ergens een moment dat zij uitsterft, of om het formeler uit te drukken: de kans dat een populatie ooit uitsterft is 100%. Op evolutionaire tijdschaal zijn b.v. de grote dinosauriërs daar de - uitgestorven - getuigen van. Maar ook dichterbij huis en op een meer bescheiden tijdschaal zijn voorbeelden bekend: denk aan populaties van tweejarige duinplanten als Jacobs kruiskruid (*Senecio jacobaea*), Slangekruid (*Echium vulgare*) en Hondstong (*Cynoglossum officinale*), die een paar jaar op een bepaalde plek te vinden zijn en dan plotseling op die plek 'uitgestorven' zijn (Van der Meyden et al., 1985).

De gemiddelde tijd tot extinctie (uitsterven) is sterk afhankelijk van het aantal individuen in de populatie. Dit is wellicht het best te begrijpen door een voorbeeld te geven. Stelt U zich een populatie van een 1-jarige plantensoort voor. De zaden kiemen in het voorjaar en de daaruit opgegroeide planten bloeien in het najaar. Na de bloei gaan de planten dood. De zaden overwinteren, een deel kiemt in het voor-

jaar en de rest gaat dood. De soort vormt dus geen zaadbank, en de populatie is voor haar voortbestaan volledig afhankelijk van de zaadproductie in de vorige herfst.

Deze jaarlijkse zaadproductie is afhankelijk van toevallige processen in het milieu van de planten. Een extreme zomer, of een toevallig passerende, hongerige koe kunnen er voor zorgen dat maar weinig planten zaad zetten. Bestaat de populatie uit b.v. 1 miljoen planten, dan is de kans dat geen enkele plant zaad zet erg klein. Bestaat de populatie daarentegen uit slechts 10 individuen, dan is die kans natuurlijk veel groter. Met andere woorden, de kans dat de kleine populatie uitsterft in een toevallig slecht jaar is groter dan diezelfde kans voor een grote populatie. En dit is om geen andere reden dan dat de kleine populatie uit een gering aantal individuen bestaat.

Populaties kunnen dus uitsterven ten gevolge van toevallige omgevingsfluctuaties (Van Groenendael, dit nummer). In Ouborg (1988) en Ouborg et al. (1991) werd al uiteengezet dat de uitsterfkans van kleine populaties ook beïnvloed kan worden door toevallige genetische processen en inteelt, die leiden tot genetische



verarming. Inteelt kan leiden tot inteeltdepressie, d.w.z. een verlaging van de overleving en reproductie van ingeteelde individuen. Het verlies van genetische variatie beperkt de mogelijkheden van de populatie om zich in de toekomst aan een veranderende omgeving aan te passen. Het ligt voor de hand dat deze processen kunnen leiden tot een verlaagde overlevingskans voor de populatie.

Hoewel nu duidelijk zal zijn, dat kleine populaties in het algemeen een grotere kans op uitsterven kunnen hebben dan grote populaties, blijven er voor de praktijk van het natuurbeheer nog wel wat vragen over. Om er een paar te noemen: wat is de kans dat mijn populatie de komende 100 jaar overleeft? Hoe beïnvloedt een bepaalde beheersmaatregel de overlevingskans van de populatie? Ik heb de keus uit een aantal beheersmogelijkheden, welk alternatief geeft de hoogste kans op overleving van de populatie? En zo zijn er nog wel wat vragen te bedenken. In dit artikel wordt een methode gepresenteerd waarmee deze vragen in principe beantwoord kunnen worden. Aan de hand van onderzoek aan Duifkruid, wordt aangegeven welke gegevens voor beant-



Foto 1. Veldwerk in een van de groeiplaatsen van Duifkruid in het kalkgraslandreservaat De Zure Dries in Zuid-Limburg (foto: NIOO-archief).

Schatting van de kans op uitsterven is gebaseerd op een analyse van de groeisnelheid van de populatie. Dat wil zeggen, op het aantal nakomelingen dat 1 individu het volgend jaar aan de populatie bijdraagt. Produceert elk individu precies 1 nakomeling, dan groeit de populatie niet: elk individu wordt vervangen door precies 1 nieuw individu. In de literatuur wordt de groeisnelheid vaak uitgedrukt als  $r$ :  $r = 0$  betekent dan geen groei. Is  $r$  groter dan 0 dan groeit de populatie, is  $r$  kleiner dan 0 dan wordt de populatie steeds kleiner. Het is nu deze  $r$  en vooral ook de variatie daarin van jaar tot jaar, die de kans op uitsterven bepalen. Voor een zinnige uitspraak over de toekomst moet dus een waarde voor  $r$ , en de variatie daarin, gevonden worden, die geldt voor de populatie waar de evaluatie betrekking op heeft. Wat hebben we daarvoor nodig?

### Het model

Het model dient de levensgeschiedenis van de soort zo goed mogelijk te beschrijven. In figuur 1 is een dergelijk model voor Duifkruid weergegeven. In dat model zijn alle individuen ingedeeld in vijf logische klassen, te weten: zaden, kiemplanten (kp), 1e-jaars planten (juv-1), en vegetatieve (VAD) en reproductieve adulten (RAD). Deze indeling is geba-

seerd op kennis van de demografie en de ecologie van de soort. Voor andere soorten zou het model er weer anders uit kunnen zien.

In het model is voor elke categorie aangegeven wat er in de tijd mee gebeurt. B.v. bloeiende planten (RAD) produceren zaad (F15), dat de winter door moet komen en dan in de volgende zomer kan kiemen (K21) of aan de zaadbank kan worden toegevoegd (K11). De parameter F15 is hier een aantal (zaden), alle andere parameters zijn proporties tussen 0 en 1. Als b.v. 10% van de aanwezige zaden kiemt, en 30% wordt toegevoegd aan de zaadbank, heeft K21 de waarde 0,1 en K11 de waarde 0,3. Omdat sterfte het enige andere lot van zaden is, is nu ook dat deel vastgelegd: dat is n.l.  $1 - (0,1 + 0,3) = 0,6$ , of wel 60% van de aanwezige zaden gaat elk jaar dood.

woording beschikbaar moeten zijn, en wordt ingaan op mogelijkheden, aannames en beperkingen van de methode.

### Gegevens en aannames

Uitspraken doen over kansen op uitsterven is uitspraken doen over de toekomst. Het is duidelijk dat zo'n kans niet gemeten kan worden. De levensvatbaarheid van een populatie kan slechts geschat worden op basis van een model.

### Demografie

In de volgende stap moet het model nu worden ingevuld voor de populatie waarover we een uitspraak willen doen. Dat betekent dat voor alle parameters in het model een waarde moet worden gevonden, die bij die populatie hoort. En omdat het doel was om tot een schatting van de overlevingskansen te komen, zijn voor elke parameter waarden over meerdere jaren nodig.

	WRAK	OLST	RUIT	KDYK
kieming (%)	6,40 (0,0 - 27,9)	1,58 (0,0 - 12,8)	3,02 (0,0 - 29,5)	1,62 (1,37 - 1,89)
kiemplant overleving (%)	69,0 (50,0 - 88,9)	6,5 (0,0 - 42,9)	12,2	11,7 (4,6 - 21,5)
juv-1 overleving (%)	95,9 (85,2 - 100)	67,6 (49,9 - 100)	45,6 (13,3 - 94,1)	68,6 (50,0 - 92,0)
adulte overleving (%)	91,9 (83,5 - 100)	91,5 (72,6 - 100)	74,8 (57,1 - 97,6)	77,1 (56,5 - 83,0)
percentage bloei (%)	22,4 (0,0 - 57,1)	33,8 (0,0 - 66,7)	39,9 (0,0 - 90,0)	59,0 (37,5 - 81,3)
aantal zaden per reproductieve adult	51,2 (31,0 - 105,0)	63,2 (29,8 - 167,0)	25,1 (4,5 - 135,5)	109,2 (0,0 - 674,7)

Tabel 1. De gemiddelde waarden voor een aantal demografische parameters in twee grote (WRAK, OLST) en twee kleine (RUIT,

KDYK) Duifkruidpopulaties. De gemiddelden zijn berekend over drie jaar en ten minste vier permanente plots per populatie. Tussen

haakjes staan de laagste en de hoogste waarden die in een van de plots in een van de jaren zijn waargenomen.

	WRAK	OLST	RUIT	KDYK
populatie groei snelheid $r$	0,196	-0,073	-0,251	-0,108
zaad bank overleving	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
aantal zaden per reproductieve adult & kieming	0,1758	0,0635	0,0333	0,0941
zaailing tot juv-1 overleving	0,1758	0,0635	0,0333	0,0941
juv-1 tot vegetatieve adult overleving	0,0963	0,0363	0,0175	0,0236
adult tot vegetatieve adult overleving	0,2591	0,4629	0,4714	0,1801
adult tot reproductieve adult overleving	0,2931	0,3739	0,4446	0,6081

Tabel 2. De populatie groei snelheid  $r$  die resulteert uit een analyse van de gemiddelde waarden van de demografische parameters. Daaronder staan waar-

den voor het relatieve belang van elke parameter voor de groeisnelheid (zie tekst). Merk op dat deze waarden tot 1 optellen in elke populatie.

	WRAK	OLST	RUIT	KDYK
huidige totale populatie grootte	678000	44340	236	227
kans op uitsterven vóór jaar $t = 100$	$3,0 \times 10^{-13}$	0,9911	0,9999	0,7206
1000	$1,0 \times 10^{-12}$	1	1	1
gemiddelde tijd tot extinctie (jaar)	114,6	53,3	11,6	84,4

Tabel 3. De resultaten van een analyse van de kans op uitsterven, met gebruik making van de waargenomen variatie in de demografische parameters. Alle populaties, behalve WRAK,

sterven uiteindelijk uit. De kans op uitsterven voor WRAK is erg klein; de gemiddelde tijd tot extinctie voor WRAK geeft een waarde voor die gevallen waarbij toch extinctie optreedt.

Dat kan alleen door gedetailleerd demografisch onderzoek, in permanente plots in de populatie over een aantal, liefst aaneengesloten, jaren te verrichten. In tabel 1 staan de resultaten van een drie-jarig onderzoek aan vier Duifkruidpopulaties, twee grote en twee kleine. In de grote populatie van de kalkgraslanden van de Wrakelberg (WRAK) in Zuid-Limburg, kiemt gemiddeld 6,4 % van de aanwezige zaden. Dus K21 in het model voor de Wrakelberg is 0,064. Over de drie jaar van waarneming blijkt de kieming echter behoorlijk variabel te zijn. In een bepaalde plot in een bepaald jaar blijkt bijna 28% van de zaden te kiemen, terwijl in

een andere plot in een ander jaar geen kieming optrad.

Sommige parameters zijn op deze manier moeilijk in te vullen. Met name de overleving van de zaden in de zaadbank (P11 en K11) is moeilijk te schatten. In zulke gevallen is aanvullend onderzoek nodig, om een gefundeerde schatting te maken van deze parameters. Op basis van zaadbankonderzoek van Schenkeveld en Verkaar (1984) is hier aangenomen dat deze overleving constant op 1% ligt (dus  $P11=K11=0,01$ ). Verderop in het verhaal zullen we laten zien dat deze aanname niet vreselijk belangrijk is.

Met de gemiddelde waarde voor de

parameters kan nu de groeisnelheid van de populatie berekend worden. Het zou te ver voeren om in detail uit te leggen hoe dat in zijn werk gaat, maar voor de praktijk is dat ook niet belangrijk omdat er computerprogramma's zijn die dit kunnen uitrekenen. De resultaten van die berekening staan in tabel 2. Daarin is te zien dat de WRAK populatie gemiddeld groeit ( $r$  is groter dan 0) en dat alle andere populaties in omvang afnemen ( $r$  is kleiner dan 0).

De rest van de tabel geeft de resultaten van zogenaamde als...dan... experimenten. De resultaten zijn een maat voor de verandering in groeisnelheid, als op een of andere manier de gemiddelde waarde van een van de parameters verandert, terwijl alle andere parameters constant blijven. De getallen geven het relatieve belang van een verandering in de desbetreffende parameter; hoe hoger het getal, hoe meer effect een verandering in die parameter heeft op  $r$ . Uit een vergelijking van de getallen in de tabel blijkt duidelijk dat een beheer dat er in slaagt de overleving van adulten tot vegetatieve of reproductieve adulten ('percentage bloei') te verhogen, veel effectiever is dan een beheer dat zich richt op kieming en/of kiemplant overleving. Overigens is een beheer dat alle parameters verhoogt natuurlijk altijd nog effectiever. In de praktijk zal het uiteraard ook moeilijk zijn om specifiek op verhoging van het percentage bloei aan te sturen zonder andere parameters te beïnvloeden.

In de tabel is ook te zien dat veranderingen in de zaadbankoverleving zeer weinig effect op  $r$  hebben. Dat betekent dat fouten in de schatting van deze parameter weinig of geen effect op  $r$  hebben. Dus is een accurate schatting van deze parameter niet erg belangrijk en bij afwezigheid van data kan eenvoudig een waarde worden aangenomen.

## Uitsterfkans

Voor het bepalen van de uitsterfkans van de populatie dient de huidige populatiegrootte bekend te zijn. Het vaststellen daarvan is bij planten minder eenvoudig dan het wellicht op het eerste gezicht lijkt. Een populatie is pas uitgestorven wanneer alle individuen, dus ook het laatste zaadje uit de zaadbank, zijn doodgegaan. De voor het schatten van de uitsterfkans benodigde populatiegrootte is daarom de optelsom van alle individuen in alle categorieën. Nu zal duidelijk zijn dat dit niet



zo eenvoudig is; is het in de praktijk al moeilijk om alle vegetatieve adulten te tellen, het is praktisch onmogelijk alle zaden in de grond te tellen.

Gelukkig blijkt dit in veel gevallen niet zo erg te zijn. De waarde van een zaad voor de populatie is namelijk veel lager dan de waarde van een reproductieve adult. Een reproductieve adult draagt immers direct zaden bij aan de toekomstige populatie, maar een zaad moet eerst tot reproductief adult worden voor hij iets kan bijdragen aan de toekomstige populatie. Op de weg van zaad tot reproductieve adult bestaat er een behoorlijke kans dat het individu sterft, en dus niets bijdraagt aan de toekomstige populatie. De waarde van elk individu, de reproductieve waarde, is uit de parameters te berekenen (opnieuw met behulp van computerprogramma's) en lag in de Duifkruidpopulaties in de orde van  $10^{-4}$  tot  $10^{-5}$  voor zaden. Dat betekent dat elk zaad voor  $10^{-5}$  meetelt voor de populatiegrootte, of wel 100.000 zaden in de zaadbank tellen mee voor 1 individu. Een schatting van het aantal zaden in de zaadbank is daarom niet vreselijk belangrijk; grote schattingsfouten hebben slechts een gering effect op de resultaten.

Op basis van 1) het levensgeschiedenis model, 2) de variatie in de parameter waarden en 3) de totale populatiegrootte, kan de computer de kans op uitsterven in de tijd uitrekenen. Voor de Duifkruidpopulaties staan deze kansen in tabel 3. Wat opvalt is dat de meeste populaties een behoorlijk hoge kans op uitsterven hebben. De verwachting is dat de kleine RUIT-populatie zelfs binnen 12 jaar zal zijn uitgestorven. Verder valt op dat een grote populatie als OLST een hogere kans op uitsterven heeft dan de kleine KDYK-populatie. De variatie in parameterwaarden in OLST is kennelijk zo hoog, dat dit de uitsterfkans sterk verhoogt. Het beheer in OLST was daar debet aan; er werd elk jaar op een ander tijdstip gemaaid, soms zelfs op het hoogtepunt van de bloei.

### Inteelt

Tot nu toe ging het uitsluitend over toevallige variaties in de demografie ten gevolge van het milieu. In de inleiding werd al opgemerkt dat ook genetische verarming en inteeltdepressie een rol kunnen spelen. In Ouborg et al. (1991) werd aangetoond dat kleine Duifkruidpopulaties, waaronder de twee kleine populaties die hier besproken worden (RUIT en KDYK), gene-

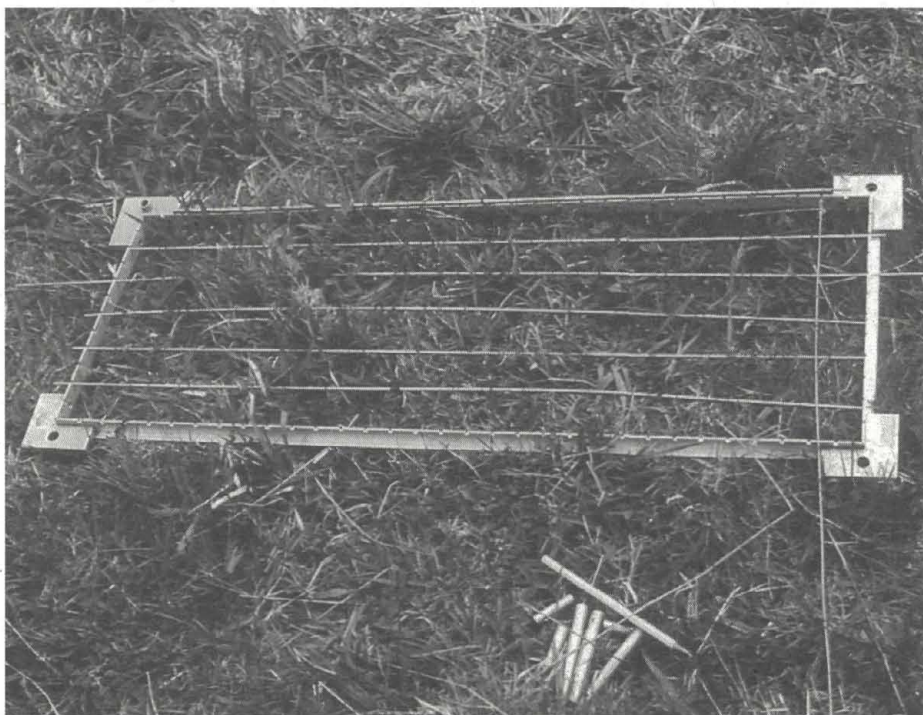
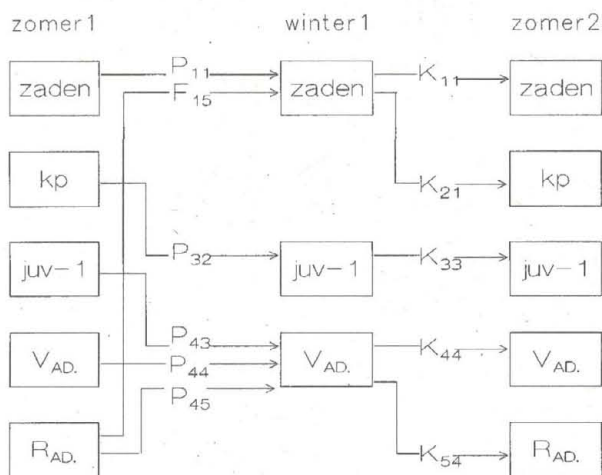


Foto 2. Het gebruikte raster om de exacte positie van individuen vast te leggen, zodat zij bij een volgend bezoek weer te vinden zijn (foto: NIOO-archief).



tisch verarmd zijn. In de vier Duifkruidpopulaties werd in experimenten de inteeltdepressie gemeten in een serie kenmerken. Het blijkt dat er een hoge mate van inteeltdepressie tevoorschijn komt wanneer de individuen gedwongen worden tot zelfbestuiving (fig. 2; Van Treuren et al., 1993). Minstens even belangrijk zijn de resultaten van een experiment waarbij individuen van verschillende populaties met elkaar zijn gekruist. Dergelijke kruisingen bootsen als het ware de uitwisseling van pollen tussen populaties na. In alle populaties leidde dit tot verhoogde prestaties van de nakomelingen, in vergelijking met nakomelingen van kruisingen tussen individuen van dezelfde populatie.

Deze resultaten onderstrepen het mogelijke belang van genetische uitwisseling tussen populaties.

In het veld bleek uit schattingen met behulp van elektroforese dat alle populaties bijna volledig kruisbestuivend zijn (Van Treuren et al., 1994). Omdat één generatie zelfbestuiving de meest extreme

Fig. 1. Het levensgeschiedenis model van Duifkruid. Individuen zijn in 5 categorieën ingedeeld: zaden, kiemplanten (kp), 1-jarige planten (juv-1), en vegetatieve en reproductieve adulten (Vad en Rad). Individuen hebben een zekere kans om in de tijd van de ene categorie naar de andere over te gaan (de P, K en F parameters).

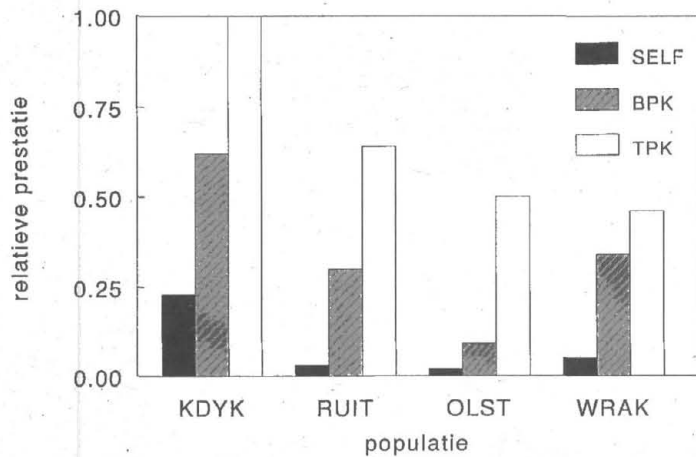


Fig. 2. De relatieve prestatie (gemeten over één hele levenscyclus, van zaad tot zaad) van nakomelingen van verschillende typen kruisingen in twee kleine (KDYK, RUIT) en twee grote (OLST, WRAK) Duifkruidpopulaties. De drie typen kruisingen zijn: zelfbestuiving (SELF), kruisingen tussen individuen van dezelfde populatie (BPK) en kruisingen tussen individuen van verschillende populaties (TPK). Het verschil tussen SELF en BPK is een maat voor inteeltdepressie.

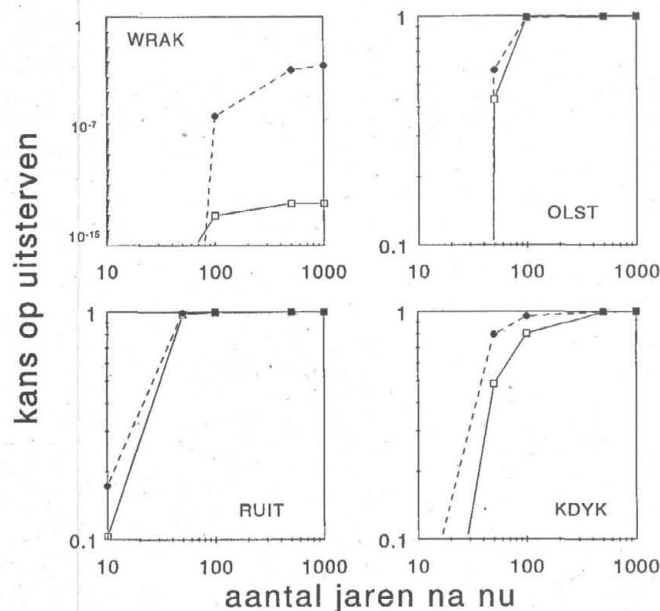


Fig. 3. De kans op uitsterven voor jaar  $t$  in twee grote (boven) en twee kleine (onder) Duifkruidpopulaties. De vierkantjes en getrokken lijn geven de kans bij afwezigheid van inteeltdepressie. De punten en de gestippelde lijn geven de kans wanneer er elk jaar 40% zelfbestuiving in de populatie optreedt.

vorm van inteelt is (paren met jezelf) geven de resultaten van de inteelt-experimenten aan dat wanneer het inteelniveau in met name de kleine populaties in de toekomst stijgt, er problemen in de vorm van inteeltdepressie kunnen ontstaan.

Om te evalueren wat deze - toekomstige - inteeltdepressie zou betekenen voor de uitsterfkans van de populaties, moeten de demografische gegevens en de inteeltgegevens geïntegreerd worden in één model. Wanneer er in het veld zelfbestuiving zou optreden, dan zouden de parameter waarden in het model door inteeltdepressie verlaagd worden. Door nu de gegevens van de inteeltdepressie in het model in te bouwen kan de invloed daarvan op de kans op uitsterven bepaald worden. In figuur 3 is te zien dat die invloed varieert

tussen populaties. In populaties waar de uitsterfkans al hoog was, uitsluitend ten gevolge van omgevingsvariatie (b.v. OLST), voegt inteeltdepressie niet veel meer toe. Was de invloed van omgevingsvariatie relatief gering (b.v. WRAK), dan heeft inteeltdepressie een aanzienlijke invloed.

Overigens wordt het effect van inteelt hier op één bepaalde manier gehanteerd, n.l. als een verlaging van de gemiddelde waarde van de demografische parameters. Er bestaan aanwijzingen dat inteelt ook op een andere manier zou kunnen doorwerken op de kans op uitsterven. Inteelt kan leiden tot een grotere gevoeligheid voor omgevingsvariatie. Dat betekent dat inteelt tot een grotere variatie in de demografische parameters kan leiden. Is dat het

geval, dan zal duidelijk zijn dat inteelt de kans op uitsterven aanmerkelijk kan verhogen.

## Conclusies

De analyses van de Duifkruid gegevens leiden tot een aantal conclusies over het te volgen beheer.

In de eerste plaats geeft de analyse aan op welke levensfase het beheer zich in eerste instantie zou moeten richten. Beïnvloeding van de overleving van adulten en van het percentage bloei heeft in deze populaties van deze soort veel meer effect dan beïnvloeding van de zaadproductie of de kieming. Voor de beheerder is dat in feite jammer, omdat wellicht beïnvloeding van kieming makkelijker te realiseren is dan beïnvloeding van andere parameters, b.v. door het creëren van open plekken in de vegetatie. De analyse geeft echter wel aan wat van een bepaalde beheersmaatregel te verwachten valt.

De tweede conclusie sluit nauw bij de eerste aan. Uitzaaieren wordt regelmatig naar voren gebracht als 'reddingsmethode' voor kleine, geïsoleerde populaties. Zoals hiervoor al werd beargumenteerd is de waarde van zaden voor de toekomstige populatie relatief niet erg groot. Eenmalig

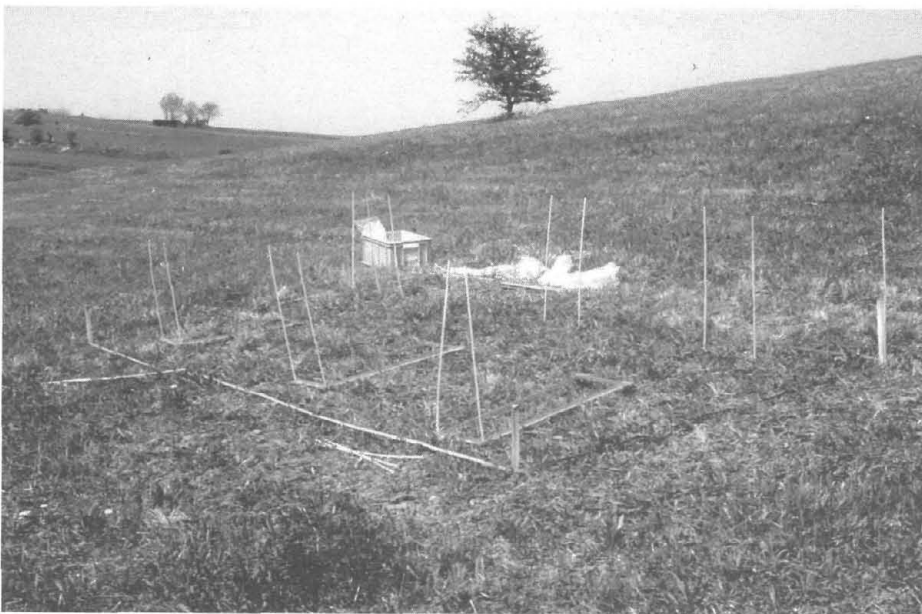


Foto 3. Een overzicht van een permanent plot in het kalkgraslandreservaat de Wrakelberg in Zuid-Limburg (foto: NIOO-archief).



uitzaaien heeft dus nauwelijks effect op de uitsterfkans, tenzij miljoenen of miljarden zaden worden uitgestrooid.

Jaarlijks uitzaaien zou hetzelfde zijn als verhogen van de zaadproductie van reproductieve adulten. En daarvan werd hiervoor al opgemerkt dat dit relatief ineffectief is. Naast de ethische en praktische bezwaren die er tegen uitzaaien bestaan, is er dus ook een 'gebrek-aan-effectiviteit' argument. Dit betekent overigens niet dat uitwisseling van zaden tussen populaties niet goed zou zijn. Tenslotte is kolonisatie van nieuwe gebieden door planten een bekend verschijnsel. Elk zaad heeft uiteraard een kans, zij het een kleine, om tot reproductieve adult te worden. Bovendien kan uitwisselen van materiaal tussen populaties bijdragen aan het tegengaan van genetische verarming. Als we spreken van inefficiëntie is dat relatief ten opzichte van andere maatregelen. Puur binnen dit soort analyses geredeneerd zou het overplanten van reproductieve adulten vele malen efficiënter zijn. Maar vaak is uitzaaien een goedkoper en relatief eenvoudiger beheersvorm; het is dan het beste dat we voor handen hebben. In ieder geval laat de analyse zien dat de effectiviteit van dispersie (en eventuele hulp daarbij in de vorm van een Écologische Hoofd Structuur of uitzaaien) niet uitsluitend afhangt van de mate van dispersie, maar ook van de dynamica van de doelpopulatie.

De derde conclusie die uit de gegevens getrokken kan worden is dat algemene uitspraken over hoe groot populaties moeten blijven/zijn om levensvatbaar te

Foto 4. Duifkruid (*Scabiosa columbaria*) als voorbeeld voor de schatting van de levensvatbaarheid van populaties (foto: NIOO-archief).



zijn, niet zinnig en adequaat zijn. Duidelijk bleek hier dat veel, zo niet alles, afhangt van de lokale omstandigheden, waarbij kleine populaties (b.v. KDYK) een hogere overlevingskans kunnen hebben dan grote populaties (b.v. OLST). Wil men niet vervallen in nutteloze algemeenheden, en beslissingen over beheersinspanningen, en de daaraan verbonden kosten, op een effectieve manier nemen, dan is de in dit artikel gevolgde benadering aanbevelenswaard.

## Ten slotte

Het schatten van uitsterfkansen is voorspellen van de toekomst. En als elke voorspelling is zij slechts zo geldig als de aanname die bij de voorspelling gedaan zijn.

De uitsterfkans bleek in hoge mate afhankelijk te zijn van de toevallige variatie die in elke omgeving optreedt. Deze variatie wordt geschat door de populatie een aantal jaren demografisch te volgen. Het zal duidelijk zijn dat naarmate de populatie meer jaren wordt gevolgd, de schatting van de variatie, en dus de voorspelde uitsterfkans, nauwkeuriger zal zijn.

Een belangrijke, impliciete, aanname in de hele benadering is dat, wat in een aantal jaren is waargenomen, representatief is voor vele toekomstige jaren. Dus we nemen aan dat de omstandigheden zich niet wijzigen in de toekomst. Nu is het juist het doel van natuurbeheer de omstandigheden zodanig te wijzigen dat de levensvatbaarheid van de populatie toeneemt. Uit de resultaten die in dit artikel gepresenteerd werden, blijkt dat vooral gestreefd moet worden naar vermindering van variatie tussen jaren. Aan de andere kant zou bij zo'n vermindering het relatieve belang van inteeltdepressie weer kunnen toenemen. Hoe dan ook, het berekenen van uitsterfkansen mag nooit als rechtvaardiging voor het afdoen van populaties als 'niet levensvatbaar' worden gezien. De methode moet eerst en vooral gezien worden als een werktuig om de toekomstige effecten van verschillende beheersscenario's te evalueren. In die zin kan de methode een belangrijke bijdrage leveren aan zowel de creativiteit als de effectiviteit van het natuurbeheer.

## Literatuur

- Meyden, E. van der, T.J. de Jong, P.G.L. Klinkhamer & R.E. Kooi, 1985. Temporal and spatial dynamics in populations of biennial plants. In: Structure and functioning of plant populations (red. J. Haeck & J.W. Woldendorp): 91 - 104.
- Ouborg, N.J., 1988. Genetische verarming: de problematiek van het beheer van kleine plantenpopulaties. *De Levende Natuur* 89(1): 7 - 13.
- Ouborg, N.J., R. van Treuren, J. Haeck & K. Reinink, 1991. De omvang van genetische verarming in twee zeldzame plantesoorten in Nederland, Veldsalie en Duifkruid. *De Levende Natuur* 92(6): 206-212.
- Treuren, R. van, R. Bijlsma, N.J. Ouborg & W. van Delden, 1993. The significance of genetic erosion in the process of extinction III. Inbreeding depression and heterosis effects caused by selfing and outcrossing in *Scabiosa columbaria*. *Evolution* 47: 1669-1680.
- Treuren, R. van, R. Bijlsma, N.J. Ouborg & M.M. Kwak, 1994. Outcrossing rates in *Scabiosa columbaria*: effects of density and differential success of self- and cross-pollination. *Journal of Evolutionary Biology* 7: 287-302.

## Summary

**A method for the estimation of the viability of populations, with Small Scabious as an example.**

Stochastic extinction of populations is influenced by environmental stochasticity, random genetic effects (referred to as genetic erosion) and the population size. In an extensive study of Small scabious (*Scabiosa columbaria*) populations these three factors were investigated and integrated in a matrix projection model. It was explained that for using such a model the following information is absolutely necessary: 1) an as-detailed-as-possible model of the life history of the species, 2) an estimation of the mean and variance of each separate parameter of the model, obtained by performing several years of field studies, and 3) an estimate of the total population size.

Two small and two large populations of Small scabious were studied. Some of these populations appeared to have relatively high probabilities of extinction. One of the small populations is expected to go extinct within the next 12 years. A large population also had a fairly high probability of extinction, as a consequence of high variance in demography across years. Inbreeding depression was measured in the greenhouse and incorporated in the model. Inbreeding depression may increase the probability of extinction considerably, but only in populations that are not much influenced by environmental stochasticity. This leads to the

suggestion that if management is able to reduce the demographic variation across years, genetic erosion may become a more prominent threat.

It is argued that the method presented in this paper may be a valuable help in evaluating expectations of different management scenarios and may therefore be an important aid in making management decisions.

## Dankwoord

Wij danken de volgende personen en instellingen voor hun bijdrage aan dit onderzoek: Natuurmonumenten, Het Geldersch Landschap en Staatsbosbeheer Limburg voor toestemming op hun terreinen onderzoek te doen; Drs. Ton Roozen (Geldersch Landschap), Dr. Kuke Bijlsma (RUG), Prof. Jos van Damme (NIOO), Prof. Wilke van Delden (RUG) en Prof. Jan van Groenendaal (KUN) voor constructieve op- en aanmerkingen over onderzoek en manuscript; Nina Joosten, Hans Turin en Anita Zwikker voor hulp bij het veldwerk. Dit onderzoek werd gedeeltelijk gefinancierd door de directie NBLF van het Ministerie van LNV, en door een subsidie van het Prins Bernhard Fonds.

Dr. N.J. Ouborg,  
Dr. J. Haeck & Ing. K. Reinink  
Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek,  
Centrum voor Terrestrische Oecologie,  
Postbus 40  
6666 ZG Heteren

Dr. R. van Treuren  
Vakgroep Populatiegenetica,  
R.U. Groningen  
Kerklaan 30  
9751 NN Haren