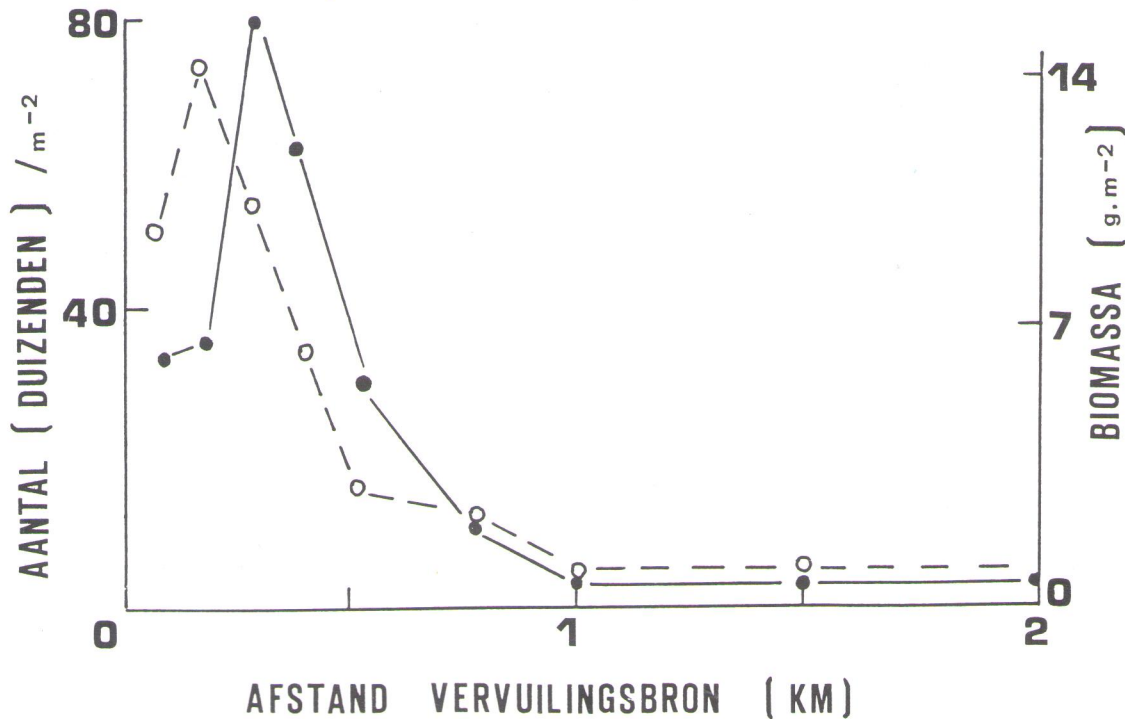


# De invloed van pollutie op de structuur van gemeenschappen, meer bepaald op deze van vogels

Jacques van Impe

The effect of micropollutions on community structures, especially in birds

De invloed van pollutie of vervuiling op de structuur van gemeenschappen is een actueel en belangrijk onderwerp, waaromtrent een uitgebreide literatuur bestaat. Bij een bespreking van dit onderwerp moet noodzakelijkerwijze een onderscheid gemaakt worden tussen erge en eerder verborgen, moeilijk te herkennen vervuilingen. Zeer ingrijpende polluties, waarbij in een korte tijd vele dieren- en plantengemeenschappen worden uitgeschakeld door een massale vergiftiging - denken wij bijvoorbeeld aan de olieramp van de Torrey Canion - behoeven weinig onderzoek om vastgesteld te worden. Maar bij subtiele polluties, die toch ook een wijziging uitoefenen op het evenwicht en de functie van het ecosysteem, zij het minder spectaculair, liggen de zaken anders. Kunnen zulke micropolluties ontdekt worden aan de hand van wijzigingen, die zij in de structuur van de gemeenschap veroorzaken? Dit onderzoek gaat gepaard met tal van moeilijkheden en twijfels. Vooreerst is de ornithologische literatuur betreffende dit onderwerp karig bedeed. Andere biologische wetenschappen, zoals de hydrobiologie en de mariene biologie, zijn het heel wat beter. Vandaar de noodzaak, enkele opvallende voorbeelden uit deze domeinen in dit overzicht aan te halen. Tweede moeilijkheid is de wiskundige basis, die de grondslag vormt van de studie van de structuur van een gemeenschap (zie o.m. Pielou, 1969; May, 1975). Wij gaan trachten deze



Figuur 1: Invloed van rioolwater op het benthos in de baai van Kiel (naar Anger, 1975).

● : aantallen; ○ : biomassa.

*Effect of sewage on benthic fauna of Kiel Bay (after Anger, 1975).*

● : numbers; ○ : biomass.

moeilijkheden zo goed mogelijk op te vangen. Dit overzicht zal zich dan ook beperken tot het aangeven van enkele algemene principes en eenvoudige berekeningen.

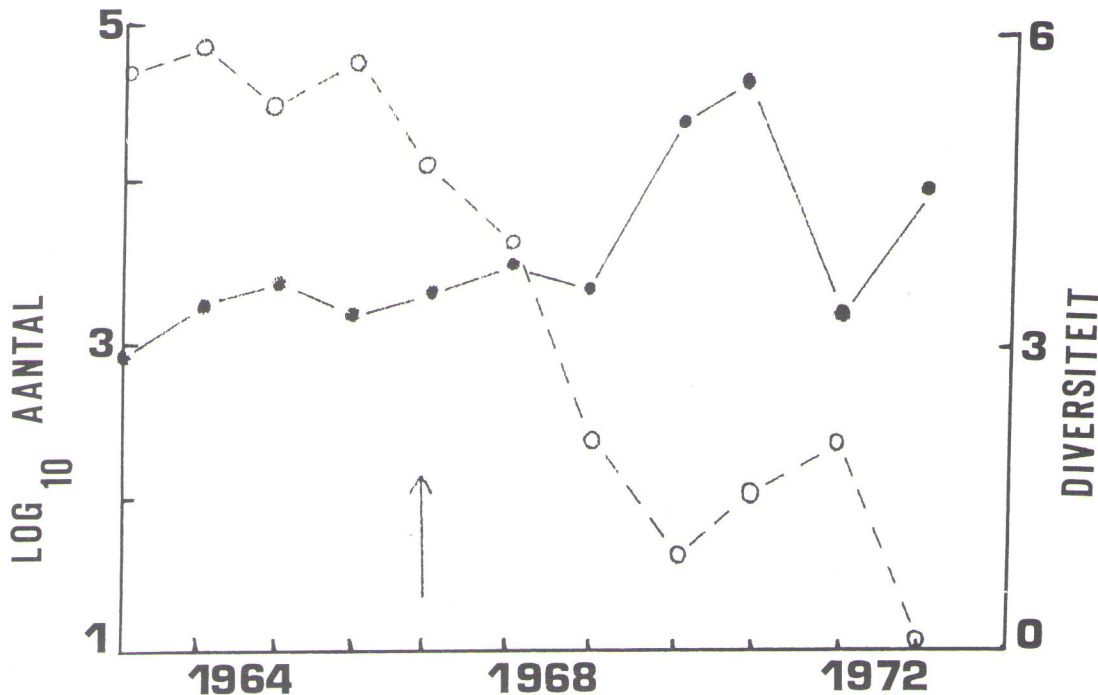
De invloed van velerlei subtiele vervuilingen op de structuur van vogelgemeenschappen kan zich uiten door:

- een wijziging van de globale aantallen van de gemeenschap,
- een wijziging van de diversiteitsindex van de gemeenschap,
- een wijziging van de soort-talrijkheidscurve van de gemeenschap.

#### A. WIJZIGING VAN DE GLOBALE AANTALLEN

Heel wat werken uit de mariene biologie, die de populatiestructuur bestuderen van het macrobenthos dat de slikken bewoont, wijzen op een stijging van het aantal borstelwormen, mollusken enz. onder invloed van niet te erge vervuilingen van organische oorsprong (Fig. 1 en 2; overzicht bij O'Sullivan, 1971; Anger, 1975; Pearson, 1975). Hierdoor komen voor de waadvogels per eenheid oppervlakte slik meer organismen, dus een groter aantal potentiële prooidieren beschikbaar. Op die manier kunnen toenemende aantallen waadvogels langs een stroomtraject een onrechtstreekse indicator zijn van de verontreiniging van de slikken (Van Impe, 1985). Ook in vele andere gevallen kunnen toenemende aantallen vogels in verband gebracht worden met de aanwezigheid van subtiele en in sommige gevallen zelfs van ingrijpende vervuilingen. Enkele voorbeelden mogen deze bevinding illustreren.

— Op diverse plaatsen voor de Schotse kust, maar vooral aan de monding van de Firth of Forth, werd een samenhang vastgesteld tussen een toenemende watervervuiling, vooral veroorzaakt door huishoudelijke afval en een toenemend aantal overwinterende Brilduikers *Bucephala clangula*, Toppereenden *Aythya marila* en Eidereenden *Somateria mollissima*. Deze eenden voedden zich vooral met massa's macro-invertebraten, die hier welig tierden door de rijke organische input, alsook met gerstkorrels, die afkomstig waren van brouwerijen (Pounder, 1976; Campbell, 1978).



Figuur 2: Invloed van afvalwater op het benthos van Loch Eil, Schotland. De pollutie begon in 1966

(naar Pearson, 1975).

● : aantallen; ○ : diversiteitsindex.

*Effects of paper mill waste on benthic fauna of Loch Eil, Scotland. Pollution began in 1966.*

(after Pearson, 1975).

● : numbers; ○ : diversity index.

Eenmaal waterzuiveringsstations in werking kwamen daalde het aantal overwinterende eenden opvallend, omdat nu een belangrijke voedselbron verdwenen was door saneringswerken (Campbell, 1984).

— Het stuwmeer nabij Ehingen (D.B.R.) werd zwaar vervuild door tal van organische en anorganische stikstofverbindingen en zware metalen. Dit leidde tot een algehele ontreding van dit ecocysteem, waarbij in het overigens „dode” water, alleen een schizomyceet *Sphaerotilus natans* en een oömyceet *Leptomitus lacteus* tot overleving kwamen. Maar de stijgende aantallen overwinterende eenden hadden zich nu juist in de voeding van deze beide primitieve organismen gespecialiseerd en maakten van dit stuwmeer een overwinteringsplaats voor eendvogels van internationale betekenis (Hölzinger, 1977).

— De toename van de Kuifeend *Aythya fuligula* en van de Tafeleend *A. ferina* over grote delen van Midden - en West-Europa werd door Kalela (1950) toegeschreven enerzijds aan een verdorring van het landschap in Zuidwest-Azië en anderzijds aan een klimaatsverbetering in Zuid-Scandinavië. In werkelijkheid zou het dus niet om een toename gaan, maar wel om een belangrijke verschuiving van het broedareal. Pas jaren na het verschijnen van Kalela's belangrijke studie kwamen wetenschappers grondig op de hoogte van de ingrijpende veranderingen waarmede eutrofiëring het aquatisch leven beïnvloedt. Door dit eutrofiëringsproces vonden de eenden in vele binnenwateren een heel wat rijkere voedselbron dan voordien het geval was. Nu werd zowel in Nederland als in België gevonden dat eutrofiëring een relatief oud verschijnsel was (Van Dam & Kooyman-van Blokland, 1978; Van Impe, 1983), dat reeds in de dertiger jaren tot uiting kwam. Ook heeft zij ongetwijfeld een belangrijke rol gespeeld bij de uitbreiding van beide eendensoorten. Trouwens ook in Beieren (Utschick, 1976; Reichholf, 1982) en in Zweden (Nilsson, 1978) werd een significante correlatie vastgesteld tussen de toenemende organische belasting van de binnenwateren en een hogere bezetting door watervogels. In Beieren waren waterzuiveringswerken verantwoordelijk voor een markante afname van het watervogelbestand (Reichholf, 1982).

Aan de hand van deze en andere voorbeelden kunnen wij samenvattend besluiten dat wijzigingen van de aantallen slechts een beperkte diagnostische waarde hebben voor de onderkenning van subtiele polluties. De verkregen inlichtingen zijn dikwijls moeilijk te interpreteren omdat heel wat factoren, niet of nauwelijks gekend op het ogenblik van het onderzoek, een rol kunnen spelen. Dikwijls beantwoorden verhoogde aantallen een pollutie met een erge vertraging (voorbeeld bij Fig. 2). Vandaar de noodzaak om meer accurate en veiliger onderzoeksmethoden aan te wenden voor het opsporen van micropolluties.

## B. WIJZIGING VAN DE DIVERSITEITSINDEX

### a) Definitie, berekening en eigenschappen

Bij de beschrijving van de structuur van een vogelgemeenschap is de diversiteitsindex van grote waarde, omdat deze informatie insluit over zowel het aantal soorten en het aantal individuen als over de wijze van verdeling van de individuen over de soorten. Benevens enkele minder gebruikte indexen, wordt in de ornithologie de index van Shannon-Wiener (Shannon & Weaver, 1949) heel wat meer gebruikt dan deze van Brillouin (Margalef, 1958). De eerste bepaalt de gemiddelde diversiteit van een volgens de regels „in het wilde” („at random”) genomen staal. Dit staal is dan afkomstig van een oorspronkelijke gemeenschap, die te omvangrijk is voordat haar diversiteit zou kunnen bepaald worden. De index van Brillouin daarentegen kan alleen gebruikt worden wanneer alle soorten en alle individuen van de oorspronkelijke gemeenschap kunnen herkend en geteld worden. Dit is een moeilijk te vervullen voorwaarde; vandaar het eerder beperkt gebruik van deze index in de ornithologie.

De Shannon-Wiener formule luidt als volgt:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log p_i \quad \text{en wordt uitgedrukt in bits per individu.}$$

Waarbij:  $p = N_i/N$  : de relatieve talrijkheid van de  $i$ -de soort in het staal,  
 $N_i$  : het aantal individuen van de  $i$ -de soort,  
 $N$  : totaal aantal individuen van het staal,  
 $s$  : aantal soorten in het staal,  
 $\sum$  : wil zeggen, dat de waarde van  $p_i \log p_i$  voor elke soort afzonderlijk berekend wordt en deze verschillende waarden vervolgens opgeteld worden.

Pielou

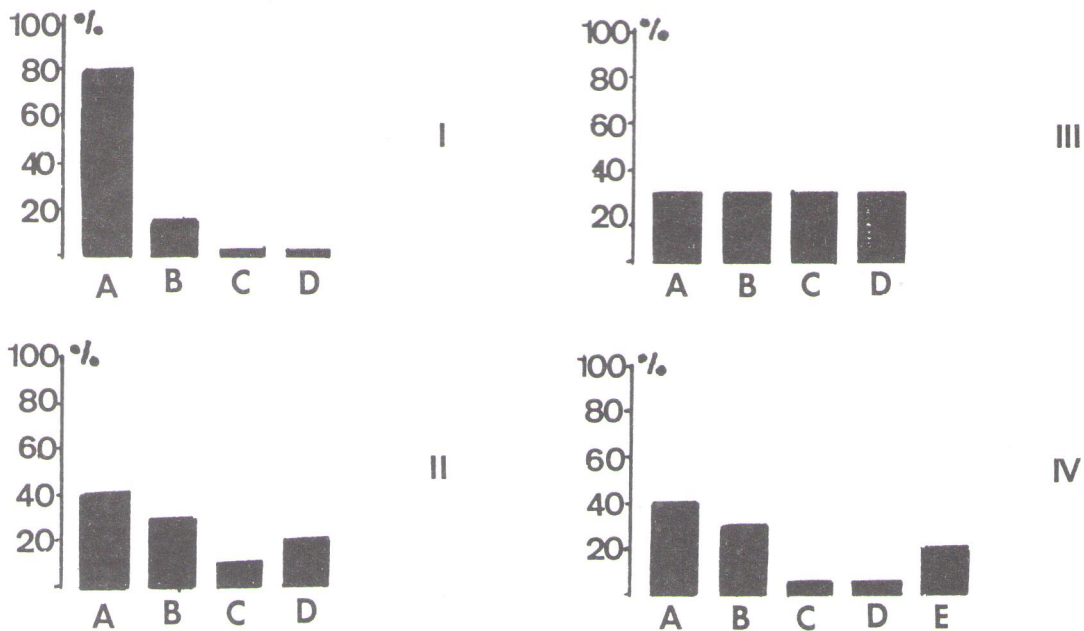
Het gebruikte logaritme is vrij naar keuze: men kan het tiendelige logaritme gebruiken, het natuurlijke logaritme (ln) op basis e of het logaritme op basis 2 (= log<sub>10</sub> x 3,322). De gelijkmatigheid van de verdeling van het aantal individuen over de soorten kan bijkomend worden getest door berekening van de „evenness” (Pielou, 1966). Deze geeft de verhouding weer tussen de gevonden diversiteit en de maximale diversiteit die het staal kan bieden:

$$J' = \frac{H' \text{ gevonden}}{H' \text{ maximaal}} = \frac{H' \text{ gevonden}}{\log \text{ soortenaantal}}$$

De formules zijn eenvoudig te berekenen. Zij kregen veel aandacht in de literatuur, zowel voor wat betreft hun theorie (Peet, 1974; Whittaker, 1977; vele anderen) als hun uitwerking met zeer illustratieve voorbeelden (Höser, 1973; Daget, 1976; Hundt, 1976; Erdelen, 1977).

Onder invloed van pollutie of van een of ander „stress”-factor uitgeoefend op een gemeenschap, gaat de soortenrijkdom van deze gemeenschap dalen, doordat de zeldzame, meestal delicate soorten van deze gemeenschap worden uitgeschakeld. Maar soorten met een groot aanpassingsvermogen, die in de gemeenschap meestal goed vertegenwoordigd zijn, worden niet of minder gestoord of kunnen zelfs toenemen. Hierdoor wordt de verdeling van de individuen over de verschillende soorten meer ongelijkmatig. Uit louter theoretisch oogpunt - en de praktijk heeft zulks bevestigd - kennen gemeenschappen met een hoge diversiteitsindex en een hoge evenness-waarde een hoge stabiliteit. Het zijn soortenrijke gemeenschappen die gekarakteriseerd worden door een gelijkmatige verdeling van de individuen; toch zijn juist zulke gemeenschappen voor subtiele polluties erg gevoelig (Gray, 1979).

Erdelen (1977) heeft de interpretatie van deze index geïllustreerd met een aanschouwelijk voorbeeld (Fig. 3). De gemeenschappen I tot III bestaan uit eenzelfde aantal soorten, maar zij zijn zeer verscheiden opgebouwd. Naarmate de individuen meer gelijkmatig over de soorten verdeeld



Figuur 3: Relatieve talrijkheid van de soorten, A, B, C, D en E in vier hypothetische vogelgemeenschappen (naar Erdelen, 1977).

I:  $H' = 0,934$  (bit/individu)

II:  $H' = 1,846$

III:  $H'_{\max} = \log_2 S = 2,000$

IV:  $H' = 1,946$

Relative abundance of the species A, B, C, D and E in four hypothetical bird communities

(after Erdelen, 1977).

zijn, neemt de index toe. Een maximale gelijkverdeling voert tot een maximale diversiteit (gemeenschap III). Verder neemt de diversiteit toe, naarmate het aantal soorten toeneemt: de gemeenschappen II en IV hebben een ongeveer gelijke talrijkeverdeling, maar bij IV vinden wij één soort meer dan bij II, vandaar een hogere diversiteitsindex bij deze gemeenschap dan bij gemeenschap II.

De invoering van de diversiteitsindex is van groot belang geweest voor nieuwe ontwikkelingen in de ecologie, de biogeografie en het natuurbehoud. Voor de herkenning van polluties echter was het aantal toepassingen van deze formule in de ornithologie eerder gering. Uit de karige voorbeelden citeren wij Bezzel & Reichholf (1974) en Utschick (1976), die een aantal Beierse waterbiotopen volgens een aantal ruwe criteria indeelden in categorieën. Nu bleek dat de diversiteitsindex van de watervogelgemeenschappen, die deze categorieën 's winters bezochten, afnam naarmate de organische belasting en de eutrofiëring van de categorieën waterbiotopen toenam.

## b) Kritiek

Vooraf in de laatste jaren komt het tot een kritiek op het gebruik van de diversiteitsindex. In sommige gevallen is het resultaat van de index niet bruikbaar, omdat deze reeds daalt, nog vóór een pollutie haar intrede doet (Fig. 2). Ook zijn er in de hydrobiologie waarnemingen bekend waarbij onder invloed van een subtiele pollutie de index toeneemt i.p.v. afneemt, zoals bij kopervervuiling in riviertjes van Texas het geval was (Perkins, 1983).

De ergste bezwaren beroeren evenwel het mathematisch concept van de index. Zowel  $H'$  als  $J'$  zijn beiden gevoelig aan het voorkomen van zeldzame soorten en dit effect is gebonden aan de omvang van het onderzochte staal en dus ook aan de oppervlakte van de staalname (Fager, 1972; Hill, 1973; Peet, 1974 en vele anderen). Vele onderzoekers hebben getracht deze hindernis te elimineren door het invoeren van andere diversiteitsindexen en door een nieuwe berekening van de evenness, te weten volgens de ratio van Hill. Deze bepaalt de verhouding van het aantal talrijke soorten in de gemeenschap tot het totaal aantal soorten (Hill, 1973; Alatalo & Alatalo, 1980; Alatalo, 1981), waarbij het nadeel van de vermelde oppervlakte-afhankelijkheid wordt omzeild. Maar het feit dat twee belangrijke parameters, nl. de soortenrijkdom en de verdeling van de individuen tot één index samenkomen, blijft ook bij deze berekening bestaan. Om aan die dubieuze biologische betekenis te ontsnappen, is door bepaalde auteurs zelfs voorgesteld, voor het eerst door Hurlbert (1971), om aan de diversiteitsindex te verzaken. Deze raad werd niet opgevolgd, maar betekende een nieuwe stimulans voor verder onderzoek.

## C. WIJZIGING VAN DE SOORT - TALRIJKHEIDSKURVE

Natuurlijke gemeenschappen zijn verzamelingen van planten en dieren die niet allemaal even succesvol zijn. In een beschouwde gemeenschap is er één soort of zijn er enkele, de dominerende, die de andere soorten overschaduwen door hun aantal, hun gewicht of door een of andere biologische activiteit. Andere soorten zijn minder talrijk of zeldzaam. Rangschikken wij nu op de x-as van het diagram de soorten volgens talrijkheid en projecteren wij op de y-as de relatieve talrijkheid van elke soort, meestal op een logaritmische schaal, dan verkrijgen wij een soort - talrijkheidscurve (Fig. 4). Al vroeg kwamen onderzoekers tot de bevinding dat de opeenvolging van de soorten in een gemeenschap het gevolg moest zijn van een aantal wetmatigheden. Vertrekkende vanuit een aantal wiskundige basisprincipes hebben zij getracht modellen van soorttalrijkheidscurven op te stellen. Volgens hun eigen veldonderzoek van diverse gemeenschappen van planten, insecten, vogels enz. bleek, dat de soorten binnen een gemeenschap de theoretische modellen goed tot vrij goed volgden. Een vrij plotseling optredende en belangrijke afwijking van het patroon van een voordien onderzochte gemeenschap was dikwijls een uiting van een „stress”-toestand, die de gemeenschap had ondergaan. Thans zijn drie belangrijke modellen beschreven (Whittaker, 1965, 1970; May, 1975; Daget 1976; zie Fig. 4):

- het model van Preston of het log-normale model;
- het model van Motomura of het log-lineaire model;
- het model van Mac Arthur of dit van de „gebroken stok”.

Tot heden hebben alleen de modellen van Preston en van Motomura een toepassingsgebied gevonden in studies omtrent pollutie.

### a) Het model van Preston

Dit model geeft op het diagram een sigmoïde (Fig. 4 A). De meeste soorten hebben een intermediaire talrijkheid en bezetten het middelste, minder stijle deel van deze lijn; talrijke en zeldzame soorten zijn minder vertegenwoordigd en vormen respectievelijk het bovenste en het onderste deel van de sigmoïde. Dit model is de weergave van een gemeenschap in evenwicht en is de meest bevredigende interpretatie van de relatieve talrijkheid van soorten in de natuur. Het komt bijgevolg in de praktijk veelvuldig voor, vooral dan, wanneer een samenspel van vele, meer of minder van elkaar onafhankelijke factoren op een gemeenschap inwerken (Whittaker 1965, 1970; May, 1975). Williams (1964) vondt dit model terug bij een ontleding van vele vogeltellingen, verzameld in de „Christmas Bird Census” in de U.S.A., alsook bij een onderzoek naar de talrijkheid van het aantal landbroedvogels in Engeland en Wales.

Een interessante toepassing van het evenwichtsmodel van Preston is in de mariene biologie beschreven door Gray en Mirza (1979). Deze methode kreeg reeds meerdere navolgingen en is met grote waarschijnlijkheid ook bruikbaar in de ornithologie. De beide auteurs (zie ook Gray, 1981; Ugland & Gray, 1982; Gray & Pearson, 1982) bestudeerden de samenstelling van het benthos in de baai van Oslo, tijdens een periode vóór, tijdens en na het optreden van pollutie van organische oorsprong. Voor elk dezer perioden werden bepaald: het aantal individuen per soort, het aantal soorten aanwezig per geometrische klas (geometrische klas I = 1 individu per soort; geometrische klas II = 2-3 individuen per soort enz.) en het cumulatief percentage van de soorten bekomen per geometrische klas (Tabel 1). De x-as van het diagram geeft de geometrische klassen aan volgens een gewone schaal en de y-as, die verdeeld is volgens een probabiteitsschaal, de cumulatieve percentages per geometrische klas. De auteurs verkregen nu een verschillend lijnverloop, dat afhankelijk was van het tijdstip van de pollutie. De periode vóór de pollutie gaf een rechte (Fig. 5 A), die in werkelijkheid de sigmoïde van Preston is, maar nu een rechtlijnig verloop krijgt door de aanwezigheid van een probabiteitsschaal. Binnen het jaar na het optreden van de pollutie kreeg deze rechte een knik (Fig. 5 B), die overeenstemde met een bepaalde geometrische klas. Nog later, wanneer onder toestand van pollutie een nieuw evenwicht was ingesteld, kreeg men opnieuw een rechte, maar deze was minder hellend dan in de periode voor de pollutie (Fig. 5 C). Volgens de auteurs is de helling van de bekomen rechte belangrijk: bedraagt zij  $> 50^\circ$  kan men spreken van afwezigheid van pollutie; bedraagt zij  $< 35^\circ$  kan men besluiten tot de instelling van een nieuw evenwicht onder invloed van pollutie.

### b) Het model van Motomura

Dit model geeft op het diagram een rechte (Fig. 4 B). In tegenstelling met het vorige, dat een evenwichtstoestand van de gemeenschap vertolkt, treedt in dit model een uitgesproken dominantie op van bepaalde soorten over andere.

**Tabel 1: Voorbeeld van berekening van gegevens voor het in figuur brengen van een log-normaal model. Structuur van de benthos-gemeenschap voor de pollutie, Oslofjord**

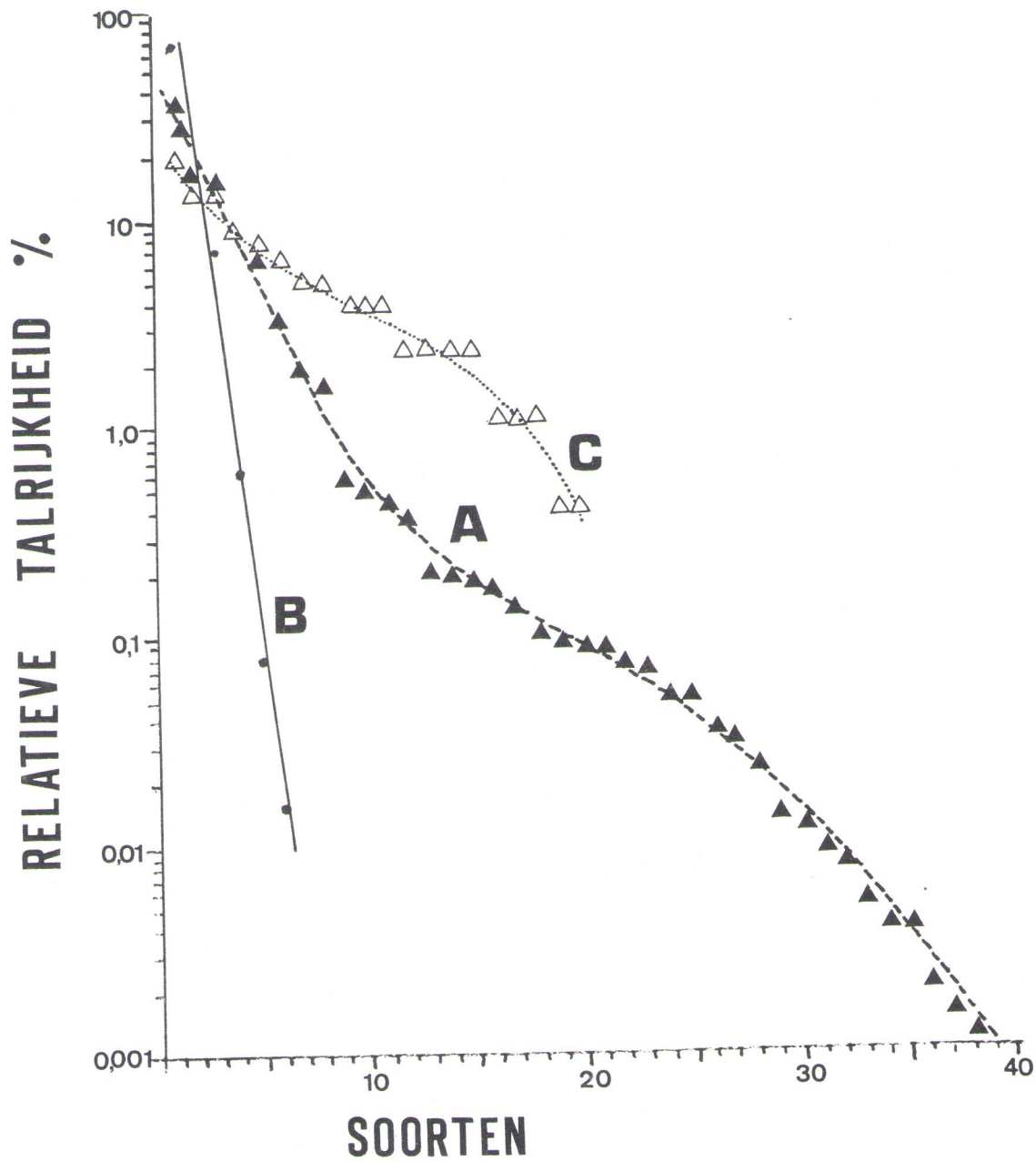
(naar Gray & Mirza, 1979).

*Illustration of calculation of data for plotting log-normal distribution. Structure of the benthos community, Oslofjord, before onset of pollution. Columns from left to right: geometric class, number of individuals per geometric class, number of species, %, cumulative %*

(after Gray & Mirza, 1979).

Aantal individuen per soort

Geometrisch klas	Aantal individuen per geometrische klas	Aantal soorten per geometrische klas	%	Cumulatief %
I	1	8	19,5	19,5
II	2 - 3	13	31,7	51,2
III	4 - 7	3	7,3	58,5
IV	8 - 15	4	9,7	68,2
V	16 - 31	5	12,3	80,5
VI	32 - 63	2	4,9	85,4
VII	64 - 127	2	4,9	90,3
VIII	128 - 255	2	4,9	95,2
IX	256 - 511	2	4,9	100,0



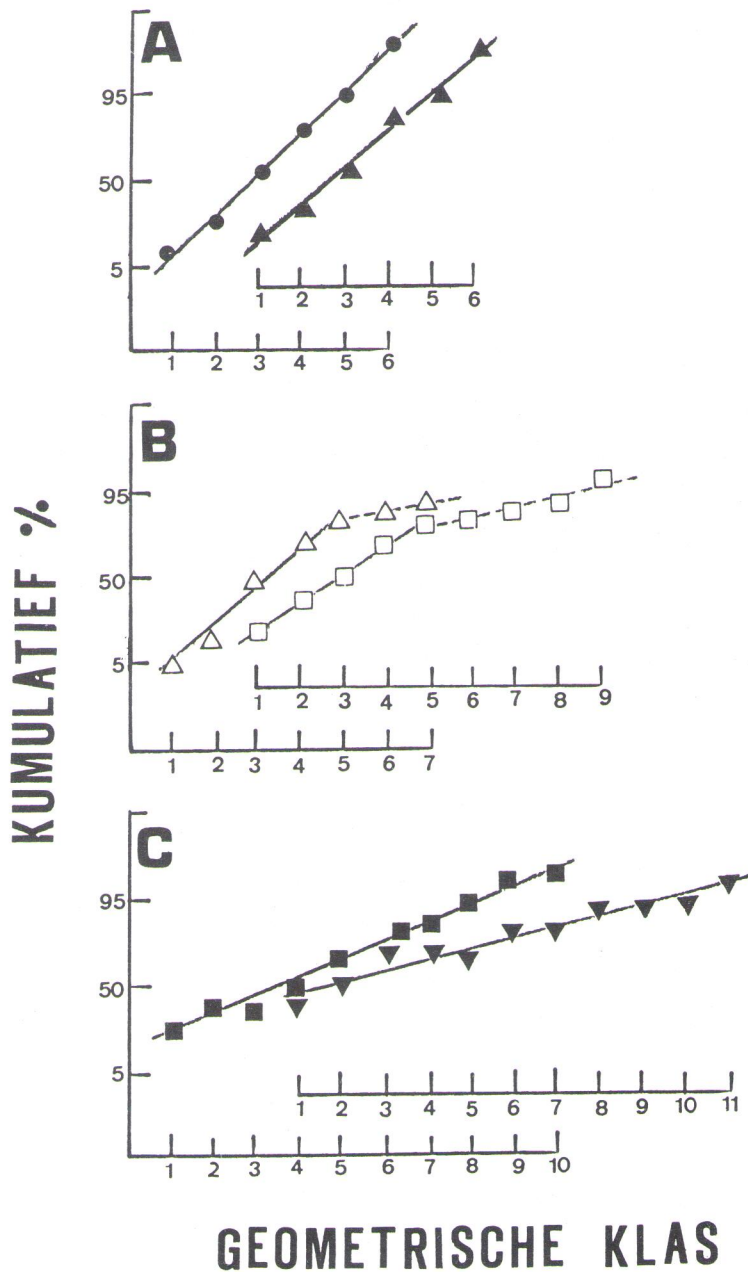
Figuur 4: Verband tussen relatieve talrijkheid (uitgedrukt in % op logaritmische schaal) en opeenvolging der soorten in drie natuurlijke gemeenschappen (naar May, 1975).

A: log-normaal model van Preston;

B: log-lineair model van Motomura;

C: model van de „gebroken stok” van Mac Arthur.

*Relationship between relative abundance (expressed as a percentage on a logarithmic scale) and rank of species for three natural communities (after May, 1975). Models of Preston (A), Motomura (B) and Mac Arthur (C).*



## GEOMETRISCHE KLAS

Figuur 5: Log-normale uiteenzettingen van de structuur van een benthosgemeenschap. x-as: geometrische klassen volgens lineaire schaal; y-as: cumulatief percentage van het aantal soorten per geometrische klas volgens probabiliteitschaal.

A: periode vóór de pollutie;

B: overgangperiode tijdens de pollutie;

C: periode tijdens de pollutie, met herinstelling van nieuw evenwicht.

(naar Gray & Mirza, 1979; uit gegevens van Pearson, 1975).

*Log-normal plots of benthic data. x axis: geometric classes on linear scale; y axis: cumulative % species on probability scale.*

*A: pre-pollution period;*

*B: transitory phase during pollution;*

*C: period under pollution, with regain of a new equilibrium.*

(after Gray & Mirza, 1979; data from Pearson, 1975).



Het model van Motomura wordt gevonden wanneer de gemeenschap onderhevig is aan een dominante, harde omgevingsfactor, zoals bijv. koude (Whittaker, 1965, 1970; May, 1975). Ook bij pioniersgemeenschappen ziet men dit model regelmatig optreden. Svensson *et al.* (1984) vonden het terug bij een langdurige inventarisatie van de broedvogelfauna van de Alpiene weidegebieden van Zweeds Lapland. Deze broedvogelfauna kan beschouwd worden als een pioniersgemeenschap, die als het ware permanent in deze staat blijft door de ongunstige omstandigheden. Een toestand van pollutie of van stress, die meestal mag beschouwd worden als een harde, dominerende factor die op een gemeenschap wordt uitgeoefend, zal dus bij voorkeur een model van Motomura meebrengen.

### c) Kritiek

Vooraf bij het onderzoek van kleine stalen is het niet altijd gemakkelijk het verloop van een soort-talrijkheidscurve te vergelijken met een theoretisch model. Hierbij kunnen een aantal technieken worden gebruikt, die uitvoerig zijn besproken bij Daget (1976).

Een andere moeilijkheid resulteert in het feit dat soortenrijke vogelgemeenschappen doorgaans een geringere dominantie zullen vertonen dan soortenarme, zodat bij het eerste het model van Preston bevoordeld is tegenover dit van Motomura. In veel gevallen echter is het verschil tussen soortenrijke en soortenarme gemeenschappen niet veroorzaakt door de staalname, maar berust dit onderscheid eerder op reële verschillen in de organisatie van de gemeenschappen (James & Rathbun, 1981).

Uit de literatuur blijkt duidelijk dat het onderzoek naar de soort-talrijkheidscurven nog maar weinig toepassingen vond in studies over pollutie. Zonder twijfel ligt hier nog een rijk terrein open.

### Besluit

Voor het onderzoek naar de invloed van micropolluties op de structuur van vogelgemeenschappen en omgekeerd, om uit de gewijzigde structuur van deze gemeenschappen het bestaan van micropolluties af te leiden, zijn verschillende methoden van onderzoek beschikbaar. Zoals blijkt uit dit overzicht is geen dezer methoden vrij van kritiek en kan de interpretatie van de resultaten soms zeer moeilijk zijn. Zulks is vooral waar bij de methode van de gewijzigde aantallen. Maar ook de resultaten van beide andere methoden, deze van de gewijzigde diversiteitsindex en deze van de voorwaartse soort-talrijkheidscurven, zijn meermaals aan twijfel onderhevig. Wellicht ligt hier de voornaamste oorzaak van hun geringe toepassing tot op heden. Toch mag met zekerheid worden gesteld, dat micropolluties en hun invloed op vogelgemeenschappen in de volgende jaren een ruimere aandacht zullen krijgen. Rijke en niet ontgonnen mogelijkheden van onderzoek bieden veel ruimte voor dit optimistisch perspectief.

### Bibliografie

- Alatalo R.V., 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37: 199-204.
- Alatalo R.V., R.H. Alatalo, 1980. Seasonal variation in evenness in forest bird communities. *Orn. Scand.* 11: 217-222.
- Anger K., 1975. On the influence of sewage pollution on inshore benthic communities in the south of Kiel Bay: 2. Quantitative studies on community structure. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 27: 408-438.
- Bezzel E., J. Reichholf, 1974. Die Diversität als Kriterium zur Bewertung der Reichhaltigkeit von Wasservogel - Lebensräumen. *J. Orn.* 115: 50-61.
- Campbell L.H., 1978. Patterns of distribution and behaviour of flocks of seaducks wintering at Leith and Musselburgh, Scotland. *Biol. Cons.* 14: 111 - 124.
- Campbell L.H., 1984. The impact of changes in sewage treatment on seaducks wintering in the Firth of Forth, Scotland. *Biol. Cons.* 28: 173 - 180.
- Daget J., 1976. *Les modèles mathématiques en écologie*. Coll. d'Ecologie, 8. Paris, Masson.
- Erdelen M., 1977. Zur Diversität von Vogelgemeinschaften. *Charadrius* 13: 1 - 7.
- Fager E.W., 1972. Diversity: a sampling study. *Am. Nat.* 106: 293 - 310.
- Gray J.S., 1979. Pollution-induced changes in populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 286: 545 - 561.
- Gray J.S., 1981. Detecting pollution induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. *Mar. Pollut. Bull.* 12: 173 - 176.
- Gray J.S., F.B. Mirza, 1979. A possible method for the detection of pollution-induced disturbance on marine benthic communities. *Mar. Pollut. Bull.* 10: 142 - 146.
- Gray J.S., T.H. Pearson, 1982. Objective selection of sensitive species indicative of pollution-induced change in benthic communities. I. Comparative methodology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9: 111 - 119.
- Hill M.O., 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427 - 432.
- Hölzinger J., 1977. Der Einfluss von Sulfidstoff - Abwässern und Schwermetallen auf das Ökosystem des Oepfinger Donaustausees. *J. Orn.* 118: 329 - 415.
- Höser N., 1973. Bestimmung und Interpretation der Artendichte (species - diversity) von Vogelbeständen aus Zählergebnissen unterschiedlichen mathematischen und biologischen Charakters. *Beitr. Vogelkd.* 19: 313 - 328.

- Hundt D., 1976. Kleine Rast- und Durchzugsbitope für Wasservögel im Gebiet der oberen Amper. *Anz. orn. Ges. Bayern* 15: 185 - 201.
- Hurlbert S.H., 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- James F.C., S. Rathbun, 1981. Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *Auk* 98: 785 - 800.
- Kalela O., 1950. Zur säkulären Rhythmik der Arealveränderungen europäischer Vögel und Säugetiere, mit besonderer Berücksichtigung der Überwinterungsverhältnisse als Kausalfaktor. *Orn. Fenn.* 27: 1 - 30.
- Margalef R., 1958. Information theory in ecology. *Gen. Syst.* 3: 36 - 71.
- May R.M., 1975. *Patterns of species abundance and diversity*, pp. 81 - 120 in: Cody, M.L., J.M. Diamond: *Ecology and evolution of communities*. Cambridge Mass., Belknap Press.
- Nilsson L., 1978. Breeding waterfowl in eutrophicated lakes in South Sweden. *Wildfowl* 29: 101 - 110.
- O'Sullivan A.J., 1971. Ecological effects of sewage discharge in the marine environment. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 177: 331 - 351.
- Pearson T.H., 1975. The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea-loch system on the westcoast of Scotland. IV. Changes in the benthic fauna attributable to organic enrichment. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 20: 1 - 41.
- Peet R.K., 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecology Syst.* 5: 285 - 307.
- Perkins J.L., 1983. Bioassay evaluation of diversity and community comparison indexes. *Journal WPCF* 55: 522 - 530.
- Pielou E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.* 13: 131 - 144.
- Pielou E.C., 1969. *An introduction to mathematical ecology*. New York en Londen, John Wiley.
- Pounder B., 1976. Waterfowl at effluent discharges in Scottish coastal waters. *Scot. Birds* 9: 5 - 36.
- Reichholf J., 1982. Wasservögel als Indikatoren des Gewässerzustandes. *Decheniana Beihefte* 22: 138 - 144.
- Shannon C., W. Weaver, 1949. *The mathematical theory of communication*. 9th printing 1962. Illinois, Urbana University Press.
- Svensson S., U.T. Carlsson, G. Liljedahl, 1984. Structure and dynamics of an alpine bird community, a 20 - year study. *Ann. Zool. Fennici* 21: 339 - 350.
- Ugland K.I., J.S. Gray, 1982. Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. *Oikos* 39: 171 - 178.
- Utschick H., 1976. Die Wasservögel als Indikatoren für den ökologischen Zustand von Seen. *Verh. orn. Ges. Bayern* 22: 395 - 438.
- Van Dam H., H. Kooyman - van Blokland. 1978. Man-made changes in some dutch moorland pools, as reflected by historical and recent data about Diatoms and Macrophytes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 63: 587 - 607.
- Van Impe J. 1983. De toename van de Tafeleend (*Aythya ferina*), de Kuifeend (*A. fuligula*) en de Krakeend (*Anas strepera*) als een indicator van een gewijzigde waterkwaliteit in België. *Gerfaut-Giervalk*: 73: 433 - 448.
- Van Impe J., 1985. Estuarine pollution as a probable cause of increase of estuarine birds. *Mar. Pollut. Bull.* 16: 271 - 276.
- Whittaker R.H., 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250 - 260.
- Whittaker R.H., 1970. *Communities and ecosystems*. New York, Macmillan.
- Whittaker R.H., *Evolution of species diversity in land communities*, pp. 1 - 67 in: Hecht M.K., W.C. Steere, B. Wallace: *Evolutionary Biology*, Vol. 10. Plenum Publishing Corporation.
- Williams C.B., 1964. *Patterns in the balance of nature*. Londen en New York, Academic Press.

## Résumé

A part les graves pollutions qui engendrent une élimination totale de toutes les espèces dans une contrée, il y a des pollutions subtiles, peu prononcées. En général, les premières ne nécessitent guère de compétence scientifique pour être détectées, ce qui n'est pas le cas pour les secondes. Les effets d'une micropollution sur la structure de la communauté aviaire et la question si une structure modifiée reflète l'existence d'une micropollution, est une matière peu étudiée. Dans d'autres branches de la biologie, comme dans l'hydrobiologie et la biologie marine, l'étude de ces questions a connu un développement plus rapide. C'est la raison pour laquelle des exemples illustratifs provenant des disciplines mentionnées méritent d'être cités en ornithologie.

Les micropollutions influencent les communautés aviaires de plusieurs façons: elles peuvent modifier le nombre total des individus, l'indice de diversité et la graphique de la distribution d'abondance des espèces. La présente étude essaie de discuter l'application, les limites et les critiques concernant ces trois méthodes d'investigation.

Comme il fut constaté souvent dans des communautés marines (Fig. 1 et 2) les micropollutions et même les pollutions peuvent provoquer également chez les oiseaux un accroissement du nombre d'individus. L'on trouve un exemple d'une telle augmentation de limicoles visitant les vases estuaires; grâce à la présence en cet endroit d'une macrofaune plus abondante qu'avant la pollution. Les nombres plus élevés de canards hivernants peuvent parfois être mis en corrélation positive avec la présence d'égouts et d'enrichissements organiques à plusieurs endroits devant la côte écossaise. De même pour les pollutions graves, qui engendrent une destruction presque totale de l'écosystème aquatique, comme au cas du barrage-réservoir près de Eningen (R.F.A.). L'extension de la population nicheuse des Fuligules morillon et milouin dans des larges parties de l'Europe n'est pas seulement la suite des changements climatiques, comme préconisé dans des études antérieures, mais est due également à des procès d'eutrophisation, qui se généralisent de plus en plus depuis les années trente. Pourtant l'interprétation de ces nombres déviants est souvent compliquée puisqu'ils répondent en général à des pollutions avec grand délai. En plus, une multitude de facteurs obscurs ou non identifiés peut également influencer ces nombres.

La mesure de la diversité d'une communauté au moyen des formules de Shannon ou de Brillouin ainsi que la mesure de l'équitabilité (*evenness*) par la formule de Pielou sont souvent des instruments de grande valeur pour la détection des micropollutions. La chute de l'indice est d'autant plus remarquable que la pollution s'aggrave et la distribution des individus parmi les différentes espèces devient plus inégale (Fig. 3). Jusqu'ici, l'étude des indices de diversité en fonction des micropollutions a été peu élaborée en ornithologie. Surtout pendant les dernières années, ces indices furent l'objet de critiques sévères sur plusieurs points de vue. Parfois l'indice est déjà en baisse avant qu'une pollution ne s'installe (Fig. 2) et dans d'autres cas, ces indices montent malgré l'existence d'une perturbation nocive. En plus  $H'$  et  $J'$  se sont montrés particulièrement sensibles pour la présence d'espèces rares et cet effet est fortement influencé par l'ampleur de l'échantillonnage. La critique la plus importante cependant réside dans le fait que tous ces indices ont une notification biologique dubitative et en introduisant d'autres indices, comme celui de Hill pour l'équitabilité, l'on contourne ce biais mais l'on confond encore la richesse spécifique et l'équitabilité.

Les modèles des distributions d'abondances, dont trois présentent actuellement un intérêt pratique (Fig. 4) ont une grande valeur potentielle pour évaluer les effets d'une micropollution sur la structure d'une communauté. L'étude de quelques communautés marines, qui s'avéraient non conformes avec le modèle log-normal de Preston a déjà fait l'objet d'un indicateur de pollution de grande valeur (Tableau 1, Fig. 5). Il est très probable que cette même méthode trouvera des applications en ornithologie. Aussi le modèle log-linéaire de Motomura présente des perspectives intéressantes pour l'étude des micropollutions chez les oiseaux, puisque cette distribution est l'indicateur d'une communauté qui est sujette à un facteur dominant et „dur” de l'environnement. En effet, ce modèle a été décrit en Scandinavie septentrionale pour une communauté alpine d'oiseaux nicheurs.

Nous pouvons conclure que les conséquences des micropollutions au niveau des communautés aviaires présentent un terrain d'étude important et peu exploré jusqu'ici. Nul doute que des recherches ultérieures donneront un grand nombre d'expérimentations nouvelles.

## Summary

Apart from heavy pollutions with catastrophic effects eliminating all species from an area, there are subtle pollutions. In general, the first need no scientific competence for assessing them, but the latter necessitate accurate diagnosis techniques. Further study is needed in order to establish whether micropollutions have an effect on bird community structures, or whether a modified community structure reflects the occurrence of a micropollution. In other biological sciences, as in hydrobiology and in marine biology, the theory and experiments of such matters have advanced more quickly. Therefore, some illustrative examples of these disciplines are worth knowing and should be reviewed in ornithology.

Micropollutions may affect bird communities in several ways: they can change the total number of individuals, the diversity index and the species-abundance curve of a given community. This paper deals with applicability to, limitations of and criticism about these three methods of investigation.

As is often stated in studies on marine communities (Fig. 1 and 2), micropollutions and pollutions may also raise the number of individuals in ornithology. E.g. the increasing number of estuarine birds can be caused by the presence of larger food supplies in the mudflats owing to pollution.

Rising numbers of wintering ducks are positively correlated with the presence of effluent discharges, as in Scottish coastal waters, or with heavy pollution leading to a nearly complete destruction of the water ecosystem as in a storage lake near Ehingen (G.F.R.). The increasing numbers of Pochard and Tufted duck in large parts of Europe can be attributed not solely to climatic changes as explained in earlier papers but also to the increasingly eutrophication of many inland water bodies since the thirties. But the interpretation of changing numbers is often complicated by the considerable delay in their response to micropollutions and by the many unidentified causes which contribute to important factors in this phenomenon.

The diversity measure by means of the formula's of Shannon and Brillouin and the evenness measure by Pielou's formula are often useful indicators of micropollution. These indices are based on well known principles: diversity falls with increasing pollution because the rare, usually less adapted species of the community decrease or disappear more easily while the common, easily adaptable species prove to be more dominant. Hence, the distribution of the individuals among the species becomes more uneven (Fig. 3). Up till now, the application of the diversity index in relation to micropollution has not been widely used in ornithology. Especially during recent years, the indices have been severely criticized in several ways. The index may fall indeed before the effect of pollution begins (Fig. 2). In other instances, it does not give a correct indication of community impact because the index increases in spite of harmful perturbation. Moreover,  $H'$  and  $J'$  have shown to be particularly sensitive to rare species, and this effect varies with sample size. Most importantly, all these indices have a dubious biological meaning and the introduction of others, such as Hill's index for evenness, would avoid some of the biases mentioned but still confound species richness and evenness.

Species-abundance models (Fig. 4) may also be of great interest for evaluating the effects of micropollution on community structures. In some marine communities, a lack of fit with regard of the log-normal model of Preston has already given a useful indication of pollution (Table 1, Fig. 5). In the future, the same method of investigation could be applied in ornithology. Also the log-linear model of Motomura gives some interesting perspectives in micropollution studies for birds, because this distribution indicates a community governed by some dominant „harsch” environmental factor, as is the case in alpine bird communities in Northern Scandinavia.

We may conclude that the impact of micropollutions on bird communities is an important study field, which is unfortunately still largely unexplored. No doubt, further investigation would be very useful.

Dr. J. Van Impe, Instituut voor Hygiëne en Epidemiologie, Juliette Wytsmanstraat, 14, B-1050 Brussel.

Ontvangen op 5 januari 1987.