Overlevingsstrategieën koppelen soorten aan hun landschap

Wilco Verberk

TREFWOORDEN
Biodiversiteit, biologische eigenschappen, causale mechanismen, terreinheterogeniteit, watermacrofauna

Entomologische Berichten 69 (4): 122-128

Soorten zijn niet willekeurig verdeeld over het landschap. Verschillen in de aan- en afwezigheid van soorten vormen patronen die we kunnen onderscheiden als gemeenschappen, ecotopen en ecosystemen. Bovendien kan de verspreiding van soorten in de tijd veranderen, bijvoorbeeld onder invloed van het seizoen. Centraal in de ecologie staat de zoektocht naar de oorzakelijke mechanismen die de aan- of afwezigheid van soorten kunnen verklaren, en daarmee ook patronen en veranderingen daarin. Hiervoor is niet alleen informatie nodig over (veranderingen in) de omgevingscondities in het landschap, maar ook over de biologische eigenschappen van de soorten zelf. Deze eigenschappen zijn immers in de loop van de evolutie ontstaan als aanpassingen aan de heersende leefomstandigheden. De manier waarop een soort is aangepast aan zijn omgeving kan echter van soort tot soort zeer verschillend zijn. Bij natuurbescherming is het vrijwel onmogelijk om rekening te houden met al die verschillende soorten en hun specifieke relaties met het landschap. De vraag is daarom of soortspecifieke relaties op een of andere manier zijn samen te vatten. Voor watermacrofauna bleek het mogelijk om overlevingsstrategieën te definiëren op basis van biologische soorteigenschappen en hun functie. Overlevingsstrategieën zijn gelijksoortige oplossingen voor vergelijkbare ecologische problemen (bijvoorbeeld predatie, concurrentie en extreme of wisselende omgevingscondities). Hiermee kan een overweldigend soortenaantal worden teruggebracht tot een beperkt aantal overlevingsstrategieën met duidelijke relaties met de omgeving. Een grote uitdaging voor de toekomst is om deze nieuwe methode behalve voor watermacrofauna ook voor andere levensgemeenschappen te ontwikkelen.

Welke soort zit waar en waarom?

Om de verspreiding van een soort te verklaren is het nodig om te weten onder welke omgevingscondities een plek geschikt is voor die soort. Wanneer de geschiktheid van de omgeving echter wordt gedefinieerd aan de hand van verspreidingspatronen ontstaat een cirkelredenering. Een voorbeeld: van een bepaalde soort waterkever wordt op basis van bezette plekken bepaald dat de soort een voorkeur heeft voor zure wateren en vervolgens wordt geprobeerd om daarmee diens verspreiding te verklaren. Maar wanneer de verspreiding van die waterkeversoort in het ene gebied beperkt was tot zure wateren, betekent dat nog niet dat diezelfde soort in een ander gebied niet zou kunnen voorkomen in minder zure wateren. In dit geval ontbreekt een verklaring vanuit de oorzakelijke mechanismen die de aanwezigheid van een soort mogelijk maken. Een dergelijke verklaring draagt niet alleen bij aan ons begrip van de levende natuur om ons heen, maar is ook van praktisch nut. Vanuit inzicht in de relaties tussen soorten en hun omgeving kunnen immers de effecten van aantastingen van de natuur worden begrepen, zodat vervolgens de beste herstelmogelijkheden kunnen worden bepaald.

Een oorzakelijke verklaring voor de aanwezigheid van soorten dient eigenschappen van het landschap te integreren met de biologische eigenschappen van de soorten zelf. Immers, in de loop van de evolutie is onophoudelijk geselecteerd op eigenschappen die individuen van een soort in staat stellen onder de heersende omgevingscondities te overleven. Het habitat kan daarbij worden gezien als de mal waarin de overlevingsstrategieën zijn gevormd (Southwood 1977). Hierbij worden eigenschappen bedoeld die in principe los van de omgeving te meten zijn, zoals de lichaamsgrootte, het aantal eieren en de grootte ervan, de groeisnelheid, de reproductiewijze, het hebben van een diapauze, enzovoort. De heersende omgevingscondities kunnen voor een bepaalde soort als een ecologisch probleem worden gezien (bijvoorbeeld predatie, concurrentie, extreme of wisselende omgevingscondities) (Bink & Moenen 2001). Oplossingen voor dat probleem komen tot stand vanuit bepaalde eigenschappen, zoals fysiologische aanpassingen (aan een hoge zuurgraad bijvoorbeeld), broedzorg (tegen hoge concurrentiedruk), of een groot dispersievermogen en veel nakomelingen (tegen sterk wisselende omgevingscondities). De eigenschappen zijn dus onafhankelijk van de omgeving te meten, maar hebben wel een duidelijke relatie met verschillen in de geschiktheid van een locatie, zoals de duur van de geschiktheid, eventuele variatie daarin en de voorspelbaarheid daarvan (met het oog op ontwikkelingsduur en synchronisatie), alsmede de grootte van het habitat en de afstand tot de volgende geschikte locatie (dispersiecapaciteit).



1. Een grote verscheidenheid in het Korenburgerveen, illustratief voor de variatie aan watertypen. Links: veenplas, gedomineerd door veenpluis (*Eriophorum angustifolium*) en veenmossen (*Sphagnum* spp). Rechtsboven: matig voedselrijke poel met grote lisdodde (*Typha latifolia*) en drijvend fonteinkruid (*Potamogeton natans*). Rechtsonder: nat elzenbroekbos met zwarte els (*Alnus glutinosa*) en waterviolier (*Hottonia palustris*).
Foto's: Wilco Verberk (links, rechtsboven) en Gert-Jan van Duinen (rechtsonder)
1. Heterogeneity in the Korenburgerveen, illustrating the variety in water types. Left: acidic bog pool, dominated by common cotton-grass (*E. angustifolium*) and peat moss (*Sphagnum* spp). Upper right: mesotrophic water body with bulrush (*T. latifolia*) and broad-leaved pondweed (*P. natans*). Lower right: Wet alder carr forests with black alder (*Alnus glutinosa*) and water violet (*Hottonia palustris*).

Mede doordat individuen van soorten in hun leefomgeving met meerdere problemen tegelijk worden geconfronteerd staan hun eigenschappen niet los van elkaar; ze zijn juist via natuurlijke selectie tot een samenhangende set geëvolueerd (Stearns 1976). Een dergelijke set van eigenschappen vormt de overlevingsstrategie van een soort. Overlevingsstrategieën kunnen worden gezien als integrale oplossingen voor ecologische problemen, waarmee soorten via oorzakelijke verbanden aan hun landschap gekoppeld zijn (Siepel 1994).

Het achterhalen van de koppeling of 'match' tussen soorten en hun omgeving vereist, naast beschrijvend veldonderzoek naar de condities waaronder soorten voorkomen, ook informatie over de soorteigenschappen en hun functie. Deze informatie ontbreekt voor veel ongewervelde soorten vanwege hun grote aantal en doordat het meeste onderzoek zich op planten en gewervelden heeft gericht. Bovendien hebben soorten veel verschillende eigenschappen. Belangrijke vragen bij het opstellen van overlevingsstrategieën zijn: welke eigenschappen zijn van belang, hoe hangen ze met elkaar samen en hoe vormen ze tezamen een overlevingsstrategie waarmee soorten kunnen worden gekoppeld aan hun landschap? Deze vragen heb ik in mijn proefschrift (Verberk 2008) proberen te beantwoorden voor aquatische ongewervelden (de watermacrofauna) in het Korenburgerveen, een veenlandschap bij Winterswijk.

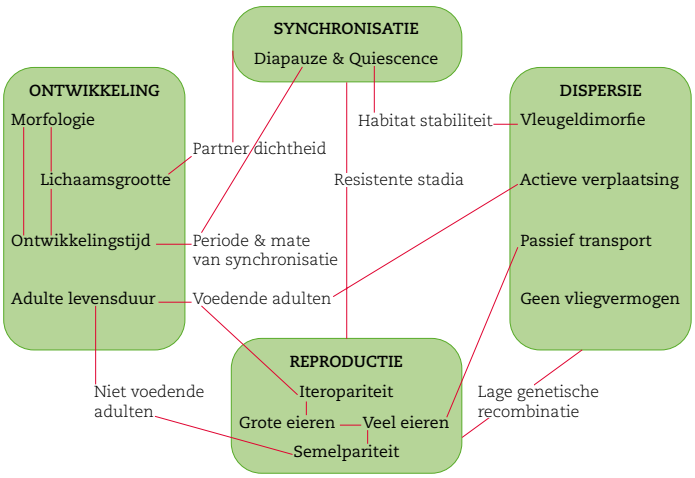
Het landschap: Korenburgerveen

Het Korenburgerveen is een heterogeen veenlandschap ten noordwesten van Winterswijk. Het gebied kenmerkt zich door een grote verscheidenheid aan vegetatie- en watertypen (figuur 1), die terug te voeren is op inbedding en de bijzondere hydrologie (Verberk & Esselink 2004). Kortweg is er een gradiënt in waterkwaliteit van zuur voedselarm water in het noordwesten naar basenrijk kwelwater vanuit een dekzandrug in het zuidoosten. Daarnaast wordt het gebied doorsneden door enkele dekzandruggen waar de kwelinvloed plaatselijk sterker is, zodat er naast de bovenstaande gradiënt in het gebied ook op kleinere schaal vele gradiënten aanwezig zijn.

Het Korenburgerveen is grotendeels verdroogd en geëutrofieerd door ontwatering, ontginning en turfwinning in het verleden, en door drainage en stikstofdepositie die tot op heden voortduren. In grote delen van het gebied is het struweel toegenomen door verdroging. Door de eutrofiëring slaan pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) en berk (*Betula* sp.) op in de hoogveenkern. Door het wegvallen van kweldruk treedt vermossing op in de graslanden en gaat het galigaan (*Cladium mariscus*) achteruit. Door stikstofdepositie en lokale instroom van voedselrijk landbouwwater zijn delen van het gebied meer voedselrijk geworden en is de opslag van pijpenstrootje toegenomen. Voor het Korenburgerveen is een hydrologisch inrichtingsplan ontwikkeld met vernattingsmaatregelen om de effecten van ver-



2. Uitsluipend vrouwtje van de Hoogveenglanslibel *Somatochlora arctica* (Zetterstedt). De ontwikkeling van de larven kan tot wel drie jaar in beslag nemen. Foto: Wilco Verberk
2. Emerging female of the Northern Emerald *Somatochlora arctica* (Zetterstedt). The larval development can take up to three years.



3. Indruk van de verwevenheid van de afzonderlijke eigenschappen, geordend naar ontwikkeling, synchronisatie, dispersie en reproductie. De relaties worden toegelicht in de tekst en in Verberk *et al.* 2008b.
3. Impression of the interrelationships between biological species traits, structured by development, synchronization, dispersal and reproduction. Relationships are explained in the text and in Verberk *et al.* 2008b.

droging tegen te gaan en zo natuurwaarden te behouden en herstellen (Van 't Hullenaar 2000). Verdroging wordt tegengegaan door sloten in de directe omgeving te dempen of ondieper te maken (minder drainage) en door de aanleg van houten damwanden dwars door het veen om het regenwater op grote schaal vast te houden (meer retentie).

De soorten: watermacrofauna

Het onderzoek was gericht op aquatische ongewervelden, zoals bloedzuigers, waterkevers, muggen en libellen (figuur 2). Van de watermacrofauna is voor de meeste soorten relatief veel bekend over hun biologische eigenschappen, in tegenstelling tot veel andere entomofaunagroepen. Bovendien zijn er grote biologische verschillen tussen deze soorten en soortgroepen, waardoor er in principe voldoende onderscheidend vermogen is om verschillen in de aan- en afwezigheid van soorten te verklaren vanuit verschillen in hun biologische eigenschappen. In totaal zijn er 45 waterlichamen bemonsterd. Deze zijn gegroepeerd naar acht watertypen die van elkaar verschillen in onder andere zuurgraad, begroeiing, trofiegraad, diepte, beschaduwing en droogval (Verberk *et al.* 2008a). Gedurende het onderzoek zijn er meer dan 275 soorten aangetroffen (zie Verberk 2008 voor een volledige soortenlijst). Vervolgens is voor alle soorten informatie over hun eigenschappen verzameld uit de literatuur en door navraag bij experts.

De eigenschappen van een soort hangen met elkaar samen (figuur 3) door zogenaamde trade-offs (onderlinge wisselwerking) en doordat sommige eigenschappen juist in combinatie veel voordeel opleveren. Het principe van een trade-off is dat een investering in de ene eigenschap ten koste gaat van investeringen in andere eigenschappen – een bekend voorbeeld is de productie van veel kleine eieren enerzijds, of minder maar grotere eieren anderzijds. Deze 'keuze' heeft ook gevolgen voor de rest van de levenscyclus, omdat een klein ei vaak een langere larvale ontwikkeling met zich meebrengt.

Een voorbeeld van eigenschappen die elkaar versterken is het gecombineerd investeren in eigrootte en broedzorg. Investeren in eigrootte zal immers ten koste gaan van het aantal eieren en dan is het voordelig om de overlevingskans per ei via intensieve broedzorg te vergroten. Zo voorziet de bloedzuiger *Helobdella stagnalis* (Linnaeus) de eieren van veel dooiermateriaal en kent deze soort een uitgebreide broedzorg. De eieren, en later de jongen, worden beschermd door het ouderdier, dat bovendien voedsel vangt voor de jongen. Deze soort produceert per seizoen veel minder eieren (~50) dan de bloedzuiger *Erpobdella octoculata* (Linnaeus) (~1000 eieren per seizoen) die geen noemenswaardige broedzorg heeft (Kutschera & Wirtz 2001). Het omgekeerde, veel kleine eieren gecombineerd met intensieve broedzorg, komt veel minder voor.

Een ander voorbeeld van een goede combinatie is het gesynchroniseerd uitsluipen van larven met vervolgens een korte levensduur als adult. Door de synchronisatie neemt de dichtheid van de soort tijdelijk sterk toe, waardoor onder andere het vinden van een partner weinig tijd in beslag neemt. Deze combinatie van eigenschappen zien we bijvoorbeeld bij libellen: soorten met een kortere vliegtijd sluipen meer gesynchroniseerd uit.

De koppeling: overlevingsstrategieën

Omdat eigenschappen via investeringen en functies met elkaar samenhangen zijn er geen soorten waarvan de individuen alle eigenschappen sterk ontwikkeld hebben. Het is immers niet mogelijk om in elke eigenschap maximaal te investeren. Daarom zal een grote investering in een bepaalde eigenschap, die daarmee relatief sterk ontwikkeld is, waarschijnlijk evolutionair relevant zijn (geweest) voor het oplossen van een



4. De staafwants (*R. linearis*) combineert een snelle larvale ontwikkeling met langlevende adulten die zich voeden. Foto: Hauke Koch
4. The water stick insect *R. linearis* combines a rapid larval development with long-lived, feeding adults.



5. De eitjes van de haft *Cloeon dipterum* komen direct na watercontact uit, waardoor een relatief hoge 'per capita' investering mogelijk is. Foto: Frits Bink
5. In the ephemeropteran *Cloeon dipterum* a relatively high large 'per capita' investment is combined with ovovivipary.

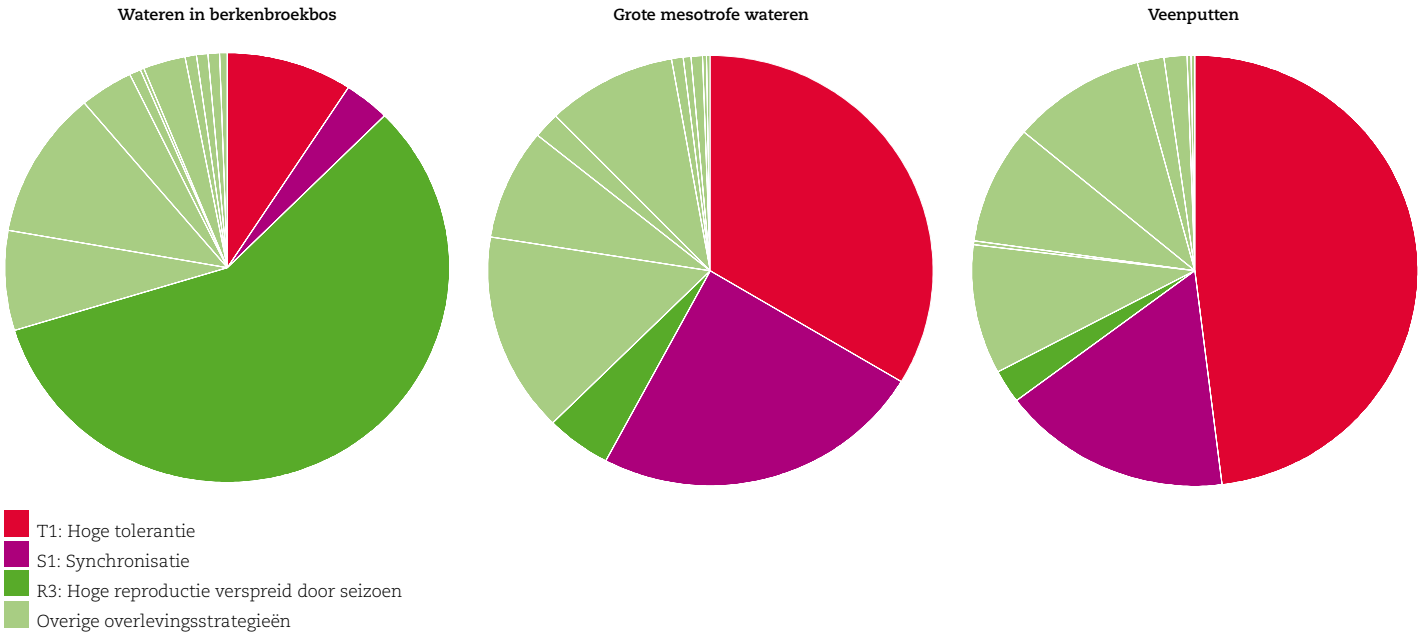
ecologisch probleem dat 'van levensbelang' is. De oplossing gaat immers ten koste van investeringen in andere eigenschappen. Dit betekent dat informatie over de investeringen (de hoeveelheid tijd of energie) van een soort in bepaalde kenmerken zeer wezenlijk is voor het doorgronden van diens overlevingsstrategie. De grootte van een investering in een bepaalde eigenschap is lastig te bepalen, omdat de kosten en baten van dergelijke investeringen sterk afhangen van de beperkingen en mogelijkheden die voortvloeien uit het bouwplan van de soort, zijn dieet en overige eigenschappen. Of een eigenschap (relatief) sterk ontwikkeld is, wordt met name duidelijk door verwante soorten te vergelijken, aangezien deze deels dezelfde beperkingen en mogelijkheden kennen.

Verschillende combinaties van soorteigenschappen kunnen bovendien eenzelfde functie hebben, oftewel er zijn verschillende oplossingen voor hetzelfde probleem. Zo kunnen soorten op verschillende manieren hun eieren beschermen. De staafwants *Ranatra linearis* (Linnaeus) (figuur 4) doet dit door de eieren met een legboor in de vegetatie af te zetten. De eieren zijn voorzien van holle buisjes waarmee het embryo kan ademen. Sommige kokerjuffers van het geslacht *Limnephilus* verpakken hun eieren in een beschermende gelei. De oplossing van de bloedzuiger *Alboglossiphonia heteroclita* (Linnaeus) is het meedragen van de eieren en later ook de jongen in een speciale gleuf aan de buikzijde. Een radicaal andere oplossing is om het eistadium over te slaan, zoals bijvoorbeeld bij de haft *Cloeon dipterum* (Linnaeus) (figuur 5). Bij deze soort komen de eitjes direct na watercontact uit. Zo blijken er dwars door verschillende taxonomische groepen heen, vanuit zeer verschillende eigenschappen en bouwplannen, toch vergelijkbare oplossingen te zijn.

Overlevingsstrategieën geven uiting aan de diverse manieren om succesvol nageslacht voort te brengen, om de ontwikkeling van jongen te timen (snelheid, periode) en om zich te verplaatsen. Aan deze verscheidenheid aan manieren liggen verschillende combinaties van soorteigenschappen ten grondslag, die daarmee de basis vormen van overlevingsstrategieën. Vanuit inzicht in de samenhang tussen biologische eigenschappen en de manier waarop deze een oplossing kunnen bieden voor ecologische problemen zijn dertien overlevingsstrategieën gedefinieerd (Verberk *et al.* 2008b). Hieronder worden drie contrasterende overlevingsstrategieën in meer detail besproken. Soorten met deze strategieën domineerden de onderzochte wateren en de verschillen in omgevingscondities tussen de wateren kwamen ook duidelijk naar voren in de respons van deze strategieën.

Strategie T1: hoge tolerantie

Soorten met deze overlevingsstrategie investeren in fysiologische en morfologische aanpassingen, bijvoorbeeld ademhalingspigment (onder andere haemoglobine) en kieuwen. Hierdoor hebben ze een hoge tolerantie voor extreme omgevingscondities (hoge zuurgraad, lage zuurstofconcentratie). Dit gaat echter ten koste van investeringen in dispersie, reproductie, groei, of een combinatie daarvan. De koraaljuffer *Ceriagrion tenellum* (de Villers), de watertreder *Peltodytes caesus* (Duftschmid) en de dansmug *Paratendipes* gr. *nudisquama* zijn voorbeelden van soorten die tot deze strategie behoren. De koraaljuffer en *P.* gr. *nudisquama* hebben – in vergelijking met nauw verwante en even grote soorten – een trage ontwikkeling en daardoor weinig generaties per jaar. Daarnaast investeren de soorten in tracheale kieuwen (*P. caesus*) of hoge concentraties haemoglobine (*P.* gr. *nudisquama*).



6. Verschuiving in drie overlevingsstrategieën langs een gradiënt van afnemende nutriënten en toenemende voorspelbaarheid. Voor uitleg zie tekst.
6. Changes in three life-history strategies along a gradient of decreasing nutrient availability and increasing predictability. For further explanation see text.

Strategie S1: synchronisatie

Kenmerkend voor deze overlevingsstrategie is een sterke synchronisatie van het 'uitsluipen' van adulten, na de laatste vervelling. Dit maakt een kortere levensduur als volwassene (minder investering) mogelijk. Hiertoe moeten de eieren in een korte tijd worden afgezet. Dit gebeurt dan ook meestal in eiklompen met veel maar kleine eieren. Door de geringe eigrootte duurt de ontwikkeling van de juveniele stadia relatief lang. Tot deze strategie behoort bijvoorbeeld de kokerjuffer *Beraeodes minutes* (Linnaeus), die één generatie per jaar heeft met een korte vliegperiode in het voorjaar (Higler 2005).

Strategie R3: hoge reproductie verspreid door het seizoen

Soorten met deze overlevingsstrategie investeren in grote eieren. Hierdoor is het aantal eieren per legsel relatief laag. Dit wordt gecompenseerd doordat voortplanting gedurende een lange periode plaatsvindt en de overlevingskans van het nageslacht wordt verhoogd door broedzorg. Bovendien is de juveniele ontwikkeling snel, waardoor het nageslacht zich nog in hetzelfde seizoen kan voortplanten. De waterpissebed *Asellus aquaticus* (Linnaeus) en de bloedzuiger *H. stagnalis* zijn voorbeelden van deze strategie. Beide soorten dragen hun nageslacht na het uitkomen enkele weken met zich mee.

Patronen in overlevingsstrategieën

Op vergelijkbare wijze zijn alle 275 soorten toebedeeld aan de dertien overlevingsstrategieën. Deze indeling staat los van de omgevingscondities waaronder de soorten aangetroffen werden, maar vond louter plaats op basis van literatuurgegevens over biologische eigenschappen van soorten en op basis van theoretische kennis over de samenhang en functies van (combinaties van) eigenschappen. Doordat ze eigenschappen combineren kunnen overlevingsstrategieën worden gezien als integrale oplossingen voor de diverse ecologische problemen in de leefomgeving. Daarom vormen ze een logische koppeling tussen de verspreiding van soorten en de eigenschappen van hun omgeving. De aldus op basis van de theorie geformuleerde koppeling werd vervolgens getoetst met een onafhankelijk verkregen bestand van veldgegevens over het voorkomen van soorten in het Korenburgerveen. Verschillen in de mate, duur en voorspelbaarheid van gunstige omstandigheden in de wateren konden worden gekoppeld aan de drie dominante overlevingsstrategieën (figuur 6).

De wateren in berkenbroekbossen zijn ondiep en staan onder grote invloed van neerslag. Ze kennen daardoor fluctuerende en onvoorspelbare condities. Deze wateren worden gedomineerd door soorten met een snelle larvale ontwikkeling en een lange periode waarin reproductie kan plaatsvinden (strategie R3), die op deze wijze snel konden inspelen op (tijdelijk) geschikte omstandigheden. De matig voedselrijke poelen zijn een stuk groter en staan onder invloed van kwel. De seizoensfluctuaties in omgevingscondities zijn hier voorspelbaarder (Verberk *et al.* 2005). In dit watertype zijn soorten met een lange larvale ontwikkeling en synchronisatie (strategie S1) het talrijkst. Soorten met een hoge tolerantie (strategie T1) hebben ook een langzamere larvale ontwikkeling en zijn hier ook talrijker dan in de wateren in berkenbroekbossen. In de veenputten, waar de omgevingscondities nog stabieler maar ook extremer zijn (lage zuurgraad, lage productiviteit), is het aandeel van strategie T1 nog groter.

Dit voorbeeld maakt duidelijk dat overlevingsstrategieën soorten kunnen koppelen aan hun landschap. Ze bieden oorzakelijke verklaringen voor verschillen in de verspreiding van soorten. Daarmee geven overlevingsstrategieën inzicht in hoe verschillende eigenschappen gezamenlijk een soort in staat stellen zich te handhaven in een bepaalde omgeving en bieden ze handvatten voor zowel fundamenteel als toegepast ecologisch onderzoek. Van beide toepassingen beschrijf ik kort een voorbeeld.

De relatie tussen verspreiding en dichtheid

Een fundamenteel vraagstuk in de ecologie is waarom soorten met een brede geografische verspreiding ook lokaal in hogere dichtheden voorkomen. Dit algemene patroon werd ook gevonden in het Korenburgerveen: soorten die op veel locaties werden aangetroffen, kwamen gemiddeld in hoge dichtheden voor en

vice versa. Zo'n robuust patroon ontstaat door het middelen van de gegevens van een groot aantal soorten. Het bestaan van zo'n patroon wordt daarom deels bepaald door een kansproces: bij een hoge dichtheid is de kans om een nieuwe locatie te koloniseren groot en de kans om ter plekke uit te sterven gering. Wanneer we naar afzonderlijke soorten kijken komen de onderliggende ecologische mechanismen in beeld. Zo liet de mate waarin afzonderlijke soorten van het algemene patroon afweken, zich goed voorspellen vanuit hun overlevingsstrategie. Soorten met een geclusterde eiafzet of met een hoge vermeerderingssnelheid (bijvoorbeeld via aseksuele reproductie) kwamen in relatief hoge dichtheden voor, terwijl soorten met veel dispersie of een geringe legselgrootte naar verhouding in meer wateren werden aangetroffen. Met de methodiek van overlevingsstrategieën kunnen de mechanismen die ten grondslag liggen aan dergelijke grootschalige patronen op hun algemene geldigheid worden getoetst. Bovendien levert de aanpak met overlevingsstrategieën ook handvatten op voor het onderscheiden van soorten die meer gevoelig zijn voor (lokale) habitatvernietiging (bijvoorbeeld door ontginning) of de achteruitgang van habitatkwaliteit op grotere schaal (door stikstofdepositie bijvoorbeeld).

Effecten van vernattingsmaatregelen in veenrestanten

Ook voor de praktijk leveren overlevingsstrategieën bruikbare handvatten. Zo worden in veenrestanten vaak vernattingsmaatregelen uitgevoerd om groei van veenmossen te bevorderen. Veenmossen spelen een belangrijke rol bij het herstel van een levend hoogveen. Maar hoe pakken vernattingsmaatregelen uit voor de watermacrofauna? Deze groep bevat veel soorten die karakteristiek zijn voor hoogvenen. Door soorten via overlevingsstrategieën te koppelen aan het landschap, kunnen knelpunten worden opgespoord die niet direct uit vegetatieopnames en chemische metingen naar voren komen.

Een voorbeeld is het doorgronden van de betekenis van terreinheterogeniteit, bestaande uit structuur- (diepte, grootte, droogval, vegetatiestructuren) en kwaliteitsverschillen (mate van buffering, voedselrijkdom, zuurgraad, mineralenbeschikbaarheid). Met name stabiele overgangssituaties met een hogere beschikbaarheid aan mineralen zijn in intacte veenlandschappen 'hotspots' van biodiversiteit. Soorten met een overlevingsstrategie waarbij synchronisatie belangrijk is (zoals strategie S1) kunnen goed in deze voorspelbare omgeving overleven. Deze soorten namen toe op plaatsen waar de invloed van grondwater (lokaal) was toegenomen door verminderde drainage. Daarentegen leidde het op grote schaal vasthouden van regenwater tot een nivellering van structuur- en kwaliteitsverschillen. Daardoor namen de soortenrijkdom en het aandeel van soorten met een synchronisatiestrategie in de vernatte compartimenten juist af. Met overlevingsstrategieën is het dus mogelijk om na te gaan of maatregelen leiden tot herstel van de verschillende condities waarvan we weten dat deze in (de verschillende onderdelen van) een intact veenlandschap belangrijk zijn voor veel systeemkarakteristieke soorten.

Enkel het vasthouden van water om vernatting te bereiken is dus onvoldoende voor herstel en kan zelfs averechts uitwerken. Naast het tegengaan van verdroging is herstel van de oorspronkelijke variatie van een veenlandschap van belang. Overgangen naar plekken met een hogere beschikbaarheid aan mineralen zijn daarbij van belang. Het vergroten van de stabiliserende invloed van mineraalrijk grondwater door herstel van regionale hydrologie lijkt een veelbelovende herstelstrategie (Van Duinen *et al.* 2009). Dit is ook in overeenstemming met de huidige biogeochemische inzichten dat mineraalrijkere condities een sleutelrol spelen in de primaire en secundaire successie in venen (Lamers *et al.* 1999). Het samenspel tussen hydrologie (kwantiteit en kwaliteit van water), de ondergrond (bodemtype, reliëfverschillen) en de vegetatiesuccessie vormt de drijvende kracht achter terreinheterogeniteit en daarmee achter het herstel van het ecosysteem, inclusief de fauna (Verberk *et al.* 2009).

Meer aandacht voor de biologie van soorten

Soorten zijn per definitie verschillend en uniek, maar ze staan alle voor dezelfde uitdaging om zich te blijven handhaven in steeds veranderende landschappen. Om de aan- of afwezigheid van een soort te verklaren, is kennis nodig van de mogelijkheden en beperkingen vanuit het landschap – de heersende abiotische condities en de interacties met andere soorten. Kennis over de eigenschappen van de soort is eveneens van belang, omdat deze ten grondslag liggen aan het vermogen om beperkingen in het landschap te omzeilen of juist in te spelen op de mogelijkheden (Bink & Moenen 2001). De binding van soorten aan specifieke omstandigheden laat zich dan uitleggen. Dat vergroot niet alleen het begrip maar ook de fascinatie. Dit kan helpen bij het overdragen van de betekenis van de grote soortenrijkdom aan insecten bij het grote publiek.

Door verschillen tussen soorten in onder andere fysiologie, lichaamsbouw en levenscyclus zijn de mogelijkheden om zich te handhaven van soort tot soort anders. Dit maakt de verklaring voor de aan- of afwezigheid van een soort zeer specifiek. De beslissende factoren kunnen immers liggen op verschillende schaalniveaus, en ook kunnen bepalend zijn de interacties met andere aanwezige soorten (een concurrent, parasiet, predator, of combinaties daarvan), die overigens elk weer hun eigen verklaring voor hun aanwezigheid hebben. Met meer dan 25.000 diersoorten, waarvan het overgrote deel bestaat uit geleedpotigen (>84%) en insecten (>71%) (Koomen *et al.* 1995), is het echter ondoenlijk om per soort te analyseren wat er aan de hand is. Grip krijgen op (de betekenis en de beïnvloeding van) biodiversiteit is zowel voor de theorie als de praktijk belangrijk. Met het samenvoegen van soortenlijsten tot een enkele diversiteitsindex blijft echter datgene wat soorten uniek maakt buiten beeld.

Op termijn kunnen overlevingsstrategieën een bruikbaar alternatief bieden dat meer recht doet aan de biologische diversiteit en de uniciteit van soorten. Met een beperkt aantal overlevingsstrategieën is het mogelijk om de mechanismen die soorten aan hun omgeving koppelen samen te vatten en te vergelijken, waardoor de overweldigende soortenrijkdom behapbaar wordt.

Om voor meer soorten de koppeling met hun landschap te achterhalen is kennis vereist van basale eigenschappen (aantal eieren, eigrootte, wijze van eiafzet, ontwikkelingsperiode, groeisnelheid, verspreidingsvermogen en synchronisatiemechanismen zoals diapauze). Van veel soorten weten we echter amper hoe ze op naam zijn te brengen. Kennis over hun biologie is schaars of versnipperd en moeilijk toegankelijk. Een grote uitdaging voor de toekomst is het ontwikkelen en ontsluiten van deze kennis, en de analyse van hoe eigenschappen met elkaar samenhangen en op welke manier ze tezamen een oplossing kunnen vormen voor ecologische problemen.

Dankwoord

Hein van Kleef en Harm van der Geest leverden waardevol commentaar op eerdere versies van dit artikel.

Literatuur

Bink FA & Moenen RM 2001. Van landschap tot fauna - samenhang tussen ecologische studievelden. Bennekom, eigen uitgave.
Higler LWG 2005. De kokerjufferlarven van Nederland. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
Koomen P, Van Nieukerken EJ & Krikken J 1995. Zoölogische diversiteit in Nederland. In: Biodiversiteit in Nederland (Van Nieukerken EJ & Van Loon AJ eds): 49-136. Nationaal Natuurhistorisch Museum & KNNV Uitgeverij.
Kutschera U & Wirtz P 2001. The evolution of parental care in freshwater leeches. Theory in Biosciences 120: 115-137.
Lamers LPM, Farhoush C, Van Groenendael JM & Roelofs JGM 1999. Calcareous groundwater raises bogs; the concept of ombrotrophy revisited. Journal of Ecology 87: 639-648.
Siepel H 1994. Life-history tactics of soil microarthropods. Biology and Fertility of Soils 18: 263-278.
Southwood TRE 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? Journal of Animal Ecology 46: 337-365.
Stearns SC 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. Quarterly Review of Biology 51: 3-47.
Van Duinen GA, Brouwer E, Jansen AJM, Roelofs JGM & Schouten MGC 2009. Van hoogveen- en venherstel naar herstel van een 'compleet' nat zandlandschap. De Levende Natuur 110: 118-123.
Van 't Hullenaar JW 2000. Zuiver veen in hoger sferen - Hydrologisch inrichtingsplan voor herstel van het Korenburgerveen - definitieve versie. Hullenaar Ecohydrologisch Adviesbureau.
Verberk WCEP & Esselink H 2004. OBN-project: "Invloed van aantasting en maatregelen op de faunadiversiteit in een complex landschap Case studie: Korenburgerveen (eindrapportage 1e fase)". Directie Kennis-LNV (te downloaden op: http://www.barger.science.ru.nl/downloads/Eindrapportage_1e_fase_Korenburgerveen.pdf).
Verberk WCEP 2008. Matching species to a changing landscape - Aquatic macroinvertebrates in a heterogeneous landscape. PhD thesis, Radboud University Nijmegen (te downloaden op: http://webdoc.ubn.ru.nl/mono/v/verberk_w/matcsptoa.pdf).
Verberk WCEP, Van Kleef HH, Dijkman M, Van Hoek P, Spierenburg P & Esselink H 2005. Seasonal changes on two different spatial scales: response of aquatic invertebrates to water body and microhabitat. Insect Science 12: 263-280.
Verberk WCEP, Siepel H & Esselink H 2008a. Applying life-history strategies for freshwater macroinvertebrates to lentic waters. Freshwater Biology 53: 1739-1753.
Verberk WCEP, Siepel H & Esselink H 2008b. Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. Freshwater Biology 53: 1722–1738.
Verberk WCEP, Grootjans AP & Jansen AJM 2009. Natuurherstel: van standplaats naar landschap. De Levende Natuur 110: 105-110.

Ontvangen: 2 oktober 2008
Geaccepteerd: 15 maart 2009

Summary

Using life-history strategies to match species to their landscape

Explaining spatial and temporal differences in species assemblages is the central aim of ecology. This requires a sound understanding of the causal mechanisms underlying the relationship of species with their environment. Causal mechanisms explaining a species' environmental requirements are rooted in species traits (e.g., diapausing eggs, parental care, development time). By investigating interrelations between traits and interpreting their function, it was possible to define 'sets of co-adapted species traits designed by natural selection to solve particular ecological problems', which are termed life-history strategies. Aquatic macroinvertebrate species with alternative suites of traits that solved environmental problems in a similar way were assigned to the same strategy. This provided a functional classification spanning species from different systematic groups. Applying life-history strategies reduces the vast complexity of many species belonging to many different systematic groups to a small number of strategies with clear functional relations to the environment. Life-history strategies were successfully applied to a fundamental problem (abundance-occupancy relationship in macroecology) and an applied one (effects of management in restoration ecology). Life-history strategies can aggregate information over many different species without sacrificing information on the causal mechanisms underlying a species' presence or absence. Based on mechanistic explanations, life-history strategies may generate testable predictions and guide future research. Further research may focus on expanding life-history strategies to include other species groups and ecosystems.



W.C.E.P. (Wilco) Verberk
Stichting Bargerveen / Afdeling Dierecologie
Radboud Universiteit Nijmegen
Postbus 9010
6500 GL Nijmegen
w.verberk@science.ru.nl