

Biodiversiteit in het landelijk gebied

Habitatfragmentatie
Metapopulatie
Biotische interacties
Dispersie

Fragmentatie van het landschap heeft grote effecten op de overlevingskansen van planten en dieren. Hoe komt dat? Welke mechanismen liggen daaraan ten grondslag? In dit artikel proberen we dat te ontrafelen, waarbij de nadruk ligt op de rol van het actieve dispersievermogen van organismen.

Het Nederlandse landschap heeft in de afgelopen eeuw veranderingen ondergaan die haar weerga niet kennen. De kleinschalige agrarische mozaïekstructuur is naar een megaschaal getild. Datzelfde geldt voor de urbanisatie: kleine bevolkingskernen zijn uitgegroeid tot stedelijke gebieden. Het landelijke verkeersnetwerk is van een ijl haarvatennet uitgegroeid tot een dicht aderstelsel. Het totale oppervlak aan halfnatuurlijk landschap is daarmee sterk teruggelopen. Het veel intensievere agrarische grondgebruik heeft bovendien de leefmogelijkheden van, vooral, cultuurvolgende organismen in deze halfnatuurlijke landschappen sterk gereduceerd.

In biologische termen gaat het om habitatreductie – vermindering van het oppervlak halfnatuurlijk landschap –, kwaliteitsverlies van habitat – door generieke processen als verdroging en vermesting –, habitatfragmentatie – de opdeling van de leefgebieden van veel organismen in kleinere eenheden – en habitatisolatie – door grotere afstanden of ‘hardere’ barrières (asfalt, wegverlichting enzovoorts) is het lastiger om vanuit het ene leefgebied het andere te bereiken.

In dezelfde periode is de biodiversiteit in ons land dan ook zeer sterk nadelig beïnvloed. Zonder volledig te willen zijn noemen we twee representatieve publicaties die dat proces illustreren en analyseren. De veranderingen in de Nederlandse flora zijn in kaart gebracht door Tamis (2005); de veranderingen in de Nederlandse dagvlinderfauna door Bos *et al.* (2006). Verlies van habitat, habitatfragmentatie en isolatie worden niet alleen gezien als de belangrijkste factoren die hebben geleid tot die veranderingen en tot dat verlies van biodiversiteit, maar ook als bedreigingen voor de toekomst.

Mechanismen van soortdynamiek

In specifieke gevallen is het vaak moeilijk om onomstotelijk vast te stellen wat de oorzaak is van een reductie in aantal of zelfs het uitsterven van een soort. Daar zijn twee verklaringen voor. In de eerste plaats worden de overlevingskansen van veel soorten niet alleen bepaald door wat er zich op één locatie afspeelt, maar ook door wat er zich binnen een groep van locaties afspeelt waartussen de betreffende soort dispersiegedrag vertoont. Lokaal uitsterven kan in dergelijke systemen worden gecompenseerd door nieuwe vestiging via dispersie (kolonisatie). Een dergelijke groep samenhangende deelpopulaties wordt een metapopulatie genoemd (Hanski & Gilpin, 1997; Hanski, 1999). In de tweede plaats maken alle levende organismen deel uit van complexen van interacterende soorten. Dergelijke biotische interacties zijn in veel gevallen bepalend voor het succes van een soort binnen de grenzen die door het abiotische milieu worden gesteld. Zelfs als dat abiotische milieu aan alle voorwaarden voldoet geven concurrenten, parasieten, predatoren, herbivoren, pathogenen en symbionten uiteindelijk de doorslag.

Metapopulaties en habitatfragmentatie

Al in de zestiger jaren van de vorige eeuw toonde den Boer (1968, 1977) aan dat loopkevers in het gecultiveerde landschap van Drenthe overleefden op metapopulatieschaal en dat dispersiegedrag ertoe leidde dat hun diversiteit op peil bleef. Succesvolle metapopulaties verkeren in een situatie waarbij uitsterven en koloniseren met elkaar in evenwicht zijn.

Habitatfragmentatie heeft twee effecten op een metapopulatie. Enerzijds zal de gemiddelde grootte van de lokale

**EDDY VAN DER
MEIJDEN, JAN VAN
GROENENDAEL &
PETER KLINKHAMER**

Prof. Dr. E. van der Meijden
Instituut Biologie Leiden,
Universiteit Leiden, Postbus
9516, 2300 RA Leiden
e.van.der.meijden@biology.
leidenuiv.nl

Prof. Dr. J.M. van Groenendael
Institute for Water and Wetland
Research, Radboud Universiteit,
Heyendaalseweg 135, 6525 AJ
Nijmegen

Dr. P.G.L. Klinkhamer
Instituut Biologie Leiden

Foto **Niels Gilissen**, miratio.nl
Wilgen in natuurgebied de
Blauwe Kamer, Utrecht.

populaties afnemen, en anderzijds zal de afstand tussen de lokale populaties toenemen. Beide effecten kunnen ertoe leiden dat de overlevingskansen van zowel de lokale populatie als de totale metapopulatie worden gereduceerd. Kleine populaties lopen immers grotere risico's, niet alleen door toevalsfluctuaties, maar ook door het kleinere aantal partners voor voortplanting en de daarmee samenhangende risico's van inteelt (Mix, 2006). Zeker als beide risico's elkaar versterken, bijvoorbeeld doordat inteelt het dispersievermogen aantast, dreigen soorten in een uitsterfspiraal terecht te komen (Gilpin & Soule, 1986). Of het betreffende organisme de grotere afstanden tussen lokale populaties kan afleggen en daarmee de twee risico's weet in te perken, hangt af van zijn of haar dispersievermogen. Naast informatie over lokaal uitsterven is inzicht in het dispersievermogen dus cruciaal om te begrijpen waardoor soorten er wel of niet goed van af komen. Dat inzicht is vanzelfsprekend ook van belang bij het zoeken van oplossingen voor het biodiversiteitsprobleem en vormde daarom een belangrijk thema van onderzoek in het Stimuleringsprogramma Biodiversiteit.

Interacties en habitatfragmentatie

Zoals eerder aangegeven maken alle levende organismen deel uit van complexen van interacterende soorten. Na een lange periode van studies gericht op een enkele soort, is recent een revival opgetreden van onderzoek naar die interacties. Modern onderzoek werpt een heel nieuw licht op de structuur van plant-bestuivernetwerken (onder andere Stang *et al.*, 2007). Onderzoek aan ondergrondse aantasting van planten door herbivoren en/of micro-organismen laat spectaculaire veranderingen zien in de bovengrondse defensie van die planten (onder andere Bezemer & Van Dam, 2005). Onderzoek aan multitrofe systemen (plant, herbivoor, parasiet, predator, enzovoorts) heeft een geweldig inzicht gegeven in de mechanismen en de

effectiviteit van informatiestromen die planten via vluchtige chemische stoffen produceren (Vet & Dicke, 1992) en die een belangrijke rol spelen bij hun overlevingskansen. Ongeveer 80% van de plantensoorten in West-Europa is voor reproductie (bestuiving) afhankelijk van insecten (Kwak, 1994; Hoffmann & Kwak, dit nummer). Plant-herbivoor-parasietrelaties omvatten meer dan de helft van alle momenteel bekende soorten organismen (Hawkins, 1994). En niet te vergeten, naast wind en water, spelen dieren ook een belangrijke rol bij het verspreiden van zaden met name als het gaat om de verspreiding over lange afstanden (Soons & Ozinga, 2005; Ozinga, dit nummer). Al deze aspecten hebben ertoe geleid dat momenteel het belang van die interacties veel sterker wordt ingeschat dan voorheen.

Habitatfragmentatie en isolatie kunnen ertoe leiden dat vitale interacties worden beïnvloed of zelfs verbroken. Dit kan tot gevolg hebben dat soorten die geen enkel dispersieprobleem hebben binnen hun eigen metapopulatiestructuur uiteindelijk toch het loodje leggen, omdat soorten waarmee ze een cruciale interactie hebben, verdwijnen.

Doel en vraagstelling

Dit specifieke programmaonderdeel van het Stimuleringsprogramma Biodiversiteit had als doel inzicht te verwerven in de effecten van habitatfragmentatie op de overlevingskansen van (interacterende) soorten: planten en bestuivers, planten en zaadverspreiders, planten, planteneters en parasitoiden van planteneters. Het ultieme doel was om basisinformatie te verzamelen voor het (op langere termijn) analyseren van scenario's voor landschapontwikkeling waarmee een bijdrage kan worden geleverd aan het behoud van biodiversiteit in het landelijke gebied.

Binnen het programma is een viertal projecten uitge-

voerd. Eén project had betrekking op habitatfragmentatie en plant-bestuiverrelaties, twee projecten onderzochten de effecten van habitatfragmentatie op de relaties tussen planten, herbivoren en hun parasieten (tritrofe of multi-trofe relaties). Daarnaast is gekeken naar het dispersievermogen van planten over lange afstanden.

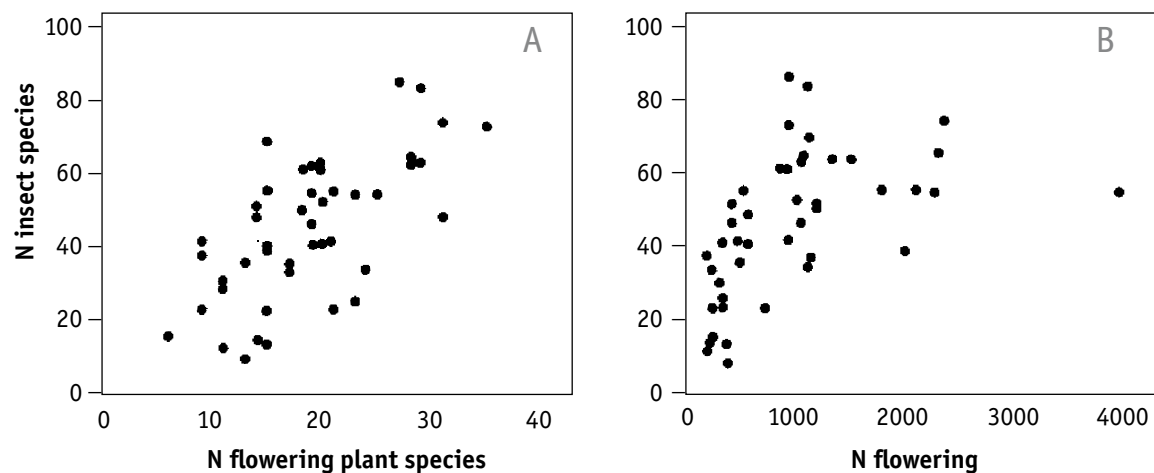
Plant-bestuiverrelaties

Is een hoge biodiversiteit van belang voor succesvolle bestuiving (en zaadzetting, en reproductie, en dus overleving) van planten in een gefragmenteerd landschap? Het antwoord is ja, zie Hoffmann en Kwak (dit nummer) en Hoffmann (2005). Hoewel sommige, veelal algemene, planten bestuivingsrelaties kunnen aangaan met heel veel insectensoorten, beschikken andere slechts over een zeer beperkt arsenaal aan potentiële bestuivers. Deze laatste groep van specialistische, vaak minder algemene, plantensoorten is kwetsbaar. Naarmate de fragmentatie toeneemt en de populatiegrootte van dergelijke plantensoorten slinkt, wordt bovendien het risico groter dat hun potentiële bestuivers zich gaan oriënteren op meer

algemene soorten. Interessant is dat de insectendiversiteit hoger is naarmate ook de plantendiversiteit hoger is (figuur 1). Dit lijkt er op te wijzen dat binnen het huidige niveau van habitatfragmentatie bestuivers niet sterk geremd worden in het koloniseren van gebieden.

Dispersie van gastheer en parasiet

Zijn er verschillen in dispersievermogen tussen herbivoren en hun parasitoïden? Er bestaat een theoretisch stevig onderbouwde hypothese dat hogere trofieniveaus – parasieten en hyperparasieten – sterker worden beïnvloed door habitatfragmentatie dan lagere trofieniveaus – herbivoren (Kareiva, 1987, Kruess & Tschardtke, 2000). Elzinga (2005) onderzocht deze hypothese aan de hand van het tritrofische systeem: avondkoekoeksbloem (*Silene latifolia*), de nachtvlinder anjeruultje (*Hadena bicruris*), en de parasieten hiervan (onder andere *Microplitis tristis*, *Eurylabus tristis* en *Bracon variator*). Hij vond dat vrijwel alle onderzochte parasieten (in totaal 14) weinig last hebben van de toeneemende isolatie in Nederland. Ze kunnen zich minstens zo goed verspreiden als hun gastheer. De meest algemene pa-



Figuur 1 De relatie tussen plantendiversiteit en insectendiversiteit (A) en tussen bloemenrijkdom en insectendiversiteit (B). Elke stip geeft het jaartotaal weer dat werd waargenomen op een lineaire monsterplaats in een wegberm of slootrand met een lengte van 100 meter en een breedte van 1 tot 2 meter in de provincie Drenthe (Hoffmann, 2005).

Foto Jan van der Straaten,
saxifraga.nl
Noord-Brabant, Oirschot,
A 58.



rasiet *Microplitis tristis* (vleugelwijdte slechts 3,5 mm) kan als individu gemakkelijk twee kilometer afleggen. Slechts één soort bleek wel last te hebben van isolatie. Hij concludeert dan ook dat invloed van habitatfragmentatie geen belangrijke gevolgen heeft voor het parasietencomplex van de anjeruiltjerupsen, en dus ook niet voor de hoeveelheid vraatschade en de kans op overexploitatie.

Esch et al. (in voorbereiding) bestudeerde het multitrofische systeem: jacobskruiskruid (*Senecio jacobaea*), de sint-jacobsvlinder (*Tyria jacobaeae*), een parasitoïd (*Cotesia popularis*) en een hyperparasitoïd (*Mesochorus facialis*). Zij hebben met moleculaire technieken, op een schaal die geheel Nederland omvat, de genetische verwantschap en de differentiatie van de door hen bemonsterde populaties geanalyseerd. Als de verwantschap toeneemt en de lokale differentiatie afneemt betekent dat een beter dispersievermogen van het betrokken organisme. Tegen de theoretische verwachting in bleken de hyperparasiet en de her-

bivoor de laagste differentiatie binnen hun populaties te vertonen, hetgeen wijst op een goed dispersievermogen. De genetische variatie binnen de populaties van de drie betrokken soorten bleek geen enkele relatie te vertonen met maten voor de ruimtelijke isolatie.

Beide onderzoeken ondersteunen elkaar dus in de bevinding dat het dispersievermogen van parasieten over het algemeen niet slechter is dan dat van hun gastheren. Als beide systemen representatief zijn voor het onderzochte probleem lijkt het er dus op dat zich bij het huidige niveau van habitatfragmentatie geen ingrijpende veranderingen zullen voordoen die leiden tot destabilisatie en overexploitatie van voedselbronnen door herbivore insecten.

Dispersie over lange afstanden

Een analyse van het dispersievermogen van planten laat zien dat de soorten die de laatste 50 jaar het sterkst achteruit zijn gegaan, afhankelijk zijn van met name dieren



Foto links **Universiteit Leiden** Rupsen van de sint-jacobsvlinder op jacobskruiskruid (*Senecio Jacobea* L)

Foto **Jelmer Elzinga** rechtsboven avondkoekoeksbloem (*Silene latifolia* subsp. alba)

Foto rechtsonder **Bas van de Riet** Gele morgenster (*Tragopogon pratensis*) windverspreiding

en water voor het transport van hun zaden over grotere afstanden (Ozinga 2008). Juist de effectiviteit van deze twee transportmiddelen is de laatste decennia sterk afgenomen door verregaande beheersing van overstromingsrisico's en door beperking van de bewegingsvrijheid van grote zoogdieren, inclusief migrerende kuddes. Daar komt bovenop dat de looppatronen van onze grote grazers doorgaans tegen de wenselijke richting in gaan, van schrale naar voedselrijke plekken waar eventueel meegenomen zaden van bedreigde soorten uit schrale milieus weinig kans maken (Mouissie, 2004). Voor transportgevoelige bedreigde plantensoorten moet daarom herintroductie als middel tot beheer en behoud serieus worden overwogen.

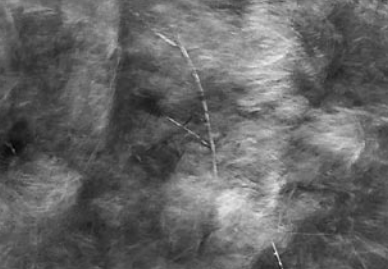
Conclusies en aanbevelingen

De conclusie van al deze studies is dat biotische interacties betrekkelijk robuust zijn als het gaat om het dispersiemogelijk van soorten. Bij het huidige niveau van ha-

bitatfragmentatie en isolatie hebben ze beslist nog steeds overlevingskansen.

Dat is een sterke aanwijzing dat de andere aspecten van landschapsverandering een sterker effect hebben op de achteruitgang van de biodiversiteit. Het gaat dan om de reductie van het oppervlak geschikt habitat en om de verslechtering van de kwaliteit daarvan. Vooral die elementen zullen dus aan de basis moeten liggen van de langetermijnsenario's voor landschapsbehoud en ontwikkeling. Op lokaal niveau speelt het risico van reductie van habitat inderdaad een belangrijke rol. De studies van Hoffmann (2005; en dit nummer) laten zien dat het daarbij zeker niet alleen maar gaat om verdere urbanisatie. De nadelige gevolgen van isolatie worden met name zichtbaar bij het wegvallen van de bewegende infrastructuur die juist transport over lange afstanden mogelijk maakt.

Om het huidige niveau van biodiversiteit te behouden willen we daarom in de eerste plaats pleiten voor beheervor-



men van natuur en landschap die leiden tot het voorkomen van verdergaande achteruitgang (reductie en kwaliteitsverlies) van de halfnatuurlijke landschapselementen. Daarnaast vragen we om een sterke kwaliteitsverbetering van het lokale beheer, direct gericht op verhoging van de overlevingskansen van de lokale soortenpool. Dat betekent dat kennis over de levenscycli van die soorten aan de basis ligt van (de uitvoering) van de beheermaatregelen. Aangezien zeer belangrijke elementen van de nog resterende natuurwaarden te vinden zijn in onze wegbermen en akkerranden moet daarmee voorzichtig worden om-

gegaan. Beheer dat erop gericht is om de bermvegetaties zo kort mogelijk te houden, is de dood in de pot voor die waarden. Kwaliteitsverbetering betekent ook dat lokaal niet één uniform beheer plaatsvindt, maar dat risicospreiding wordt ingebouwd door variatie.

Literatuur

- Bezemer, T.M. & N.M. van Dam, 2005.** Linking above-ground and below-ground interactions via induced plant defences. *Trends in Ecology and Evolution* 20:617-624.
- Boer, P.J. den, 1977.** Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. *Miscellaneous Papers* 14. Wageningen. Wageningen Universiteit.
- Boer, P.J. den, 1986.** Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica* (Leiden) 18: 165-194.
- Bos F., M. Bosveld, D. Groenendijk, C. van Swaay & I. Wynhof, 2006.** De Dagvlinders van Nederland. Verspreiding en Bescherming. Nederlandse Fauna 7. De Vlinderstichting.
- Elzinga, J.A., 2005.** The effects of habitat fragmentation on a tri-trophic system: *Silene latifolia*, *Hadena bicurris* and its parasitoids. Proefschrift Universiteit Utrecht.
- Esch S., K. Vrieling, J.A. Kooren, G. Korbecka & E. van der Meijden, in voorbereiding.** The differential impact of a patchy environment on genetic diversity in a multi-trophic system.
- Gilpin, M.E. & M.E. Soule, 1986.** Minimum viable populations: processes of species extinctions. In: M.E. Soule (ed.). *Conservation Biology; the Science of Scarcity and Diversity* 19-34.
- Hanski, I., 1999.** *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press.
- Hanski, I. & M.E. Gilpin, 1997.** *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press.
- Hawkins, B.A., 1994.** *Pattern and Processes in Host-Parasitoid Interactions*. University of Cambridge Press.
- Hoffmann, F., 2005.** *Biodiversity and Pollination. Flowering plants and flower-visiting insects in agricultural and semi-natural landscapes*. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Kareiva, P., 1987.** Habitat fragmentation and the stability of predator prey interactions. *Nature* 326:388-390.
- Kruess, A. & T. Tschardt, 2000.** Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122:129-137.
- Kwak, M.M., 1994.** Planten en bestuivers: Achteruitgang leidt tot verschuivende relaties. *Landschap* 11/1:29-39.
- Mix, C., 2006.** *The Population Genetics of Plant Species in Fragmented Landscapes*. Proefschrift Radboud Universiteit Nijmegen.
- Mouissie, A.M., 2004.** *Seed Dispersal by Large Herbivores. Implications for the Restoration of Plant Biodiversity*. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Ozinga, W.A., 2008.** *Assembly of Plant Communities in Fragmented Landscapes. The Role of Dispersal*. Proefschrift Radboud Universiteit Nijmegen.
- Soons, M.B. & W.A. Ozinga, 2005.** How important is long-distance dispersal for the regional survival of plant species? *Diversity and Distributions* 11:165-172.
- Stang, M., P.G.L. Klinkhamer & E. van der Meijden, 2007.** Asymmetric specialization and extinction risk in plant-flower visitor webs: a matter of morphology and abundance? *Oecologia* 51:442-453.
- Tamis, W., 2005.** Changes in the flora of the Netherlands in the 20th Century. *Gorteria supplement* 6. pp. 1-233.
- Vet, L.E.M. & M. Dicke, 1992.** Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* 37:141-172.