

Natuur.focus

Vleermuizenonderzoek
in bossen

Ecologische gevolgen
van verbindingen tussen
leefgebieden

Heide-areaal in het noorden
van West-Vlaanderen



Ecologische gevolgen van verbindingen tussen leefgebieden: de vijvers van het natuurreservaat De Maten (Genk)

ERIK MICHELS, KARL COTTENIE, FRANK VAN DE MEUTTER, STEVEN DECLERCK & LUC DE MEESTER

De mate van verbondenheid tussen leefgebieden en de hiermee gepaard gaande uitwisseling van individuen hebben belangrijke gevolgen voor de biodiversiteit van gemeenschappen en populaties. De vijvers in het natuurreservaat De Maten vormen een ideaal modelsysteem om de effecten hiervan op strikt aquatische organismen te bestuderen. In deze bijdrage lichten we de resultaten toe van twee studies die er door onderzoekers van het Laboratorium voor Aquatische Ecologie (K.U.Leuven) werden verricht op het zoöplankton. Enerzijds bestudeerden we de effecten op het niveau van de samenstelling van gemeenschappen in de vijvers (d.i. lokale en regionale soortendiversiteit) en anderzijds op het niveau van populaties van twee specifieke soorten (d.i. genetische samenstelling en structuur). Dit laat toe om een aantal algemene vaststellingen te formuleren over het belang van verbondenheid en het beheer van gefragmenteerde leefgebieden voor het natuurbehoud.

Verbondenheid, diversiteit en natuurbehoud

In het dicht bevolkte Vlaamse landschap is het beheer van versnipperde leefgebieden een centraal aandachtspunt in het natuurbehoud (Dumortier et al. 2003). Fragmentatie of versnippering leidt tot minder leefgebied dat bovendien minder verbonden is (hogere graad van isolatie – Meffe & Carroll 1997). Vele soorten komen dan ook steeds vaker voor in kleine, van elkaar gescheiden populaties. Het geheel van lokale populaties waartussen uitwisseling gebeurt duidt men aan met de term *metapopulatie*. Tijdens de laatste decennia heeft het wetenschappelijk concept van *metapopulaties* (Hanski & Gilpin 1997) snel aan belang gewonnen als kader waarin populaties in een versnipperd land-

schap worden bestudeerd. Recenter werd op die manier niet alleen naar populaties van een bepaalde soort gekeken, maar ook naar gemeenschappen ('metagemeenschappen' – Leibold et al. 2004), een denkkader dat voor het natuurbehoud veel geschikter is dan de vaak nog gehanteerde eilandtheorie van MacArthur & Wilson (1967).

De mate van uitwisseling tussen leefgebieden speelt een centrale rol bij het duurzaam behoud van *metapopulaties* en -gemeenschappen (Harrison & Hastings 1996; Hanski & Gilpin 1997; Leibold et al. 2004). Het aantal individuen dat wordt uitgewisseld tussen bepaalde leefgebieden hangt samen met de mate van verbondenheid tussen de gebieden en met het verbreidings- of dispersievermogen van de soort(en).

De mate van verbondenheid tussen aparte leefgebieden heeft belangrijke gevolgen voor het behoud van biodiversiteit. Enerzijds heeft verbondenheid een positief effect op de biodiversiteit, omdat lokale populaties makkelijker kunnen worden aangevuld (of eventueel geherkoloniseerd) vanuit naburige lokale populaties, waardoor het geheel van populaties op regionaal niveau betere overlevingskansen heeft. Wanneer het uitsterven van lokale populaties niet langer gecompenseerd wordt door herkolonisatie is de meta- of netwerkpopulatie niet langer in evenwicht. Als deze situatie aanhoudt, is zo'n *metapopulatie* gedoemd om op termijn uit te sterven. Deze vaststelling mag zeker in de Vlaamse context van vaak kleine en sterk geïsoleerde natuurreservaten niet uit het oog worden

verloren. Het Vlaams Ecologische Netwerk (VEN) heeft dan ook de bedoeling om de verbinding tussen natuurgebieden in stand te houden of te versterken (bv. Hermy & De Blust 1997). Anderzijds kan een sterke verbondenheid ook een negatief effect hebben

op de regionale biodiversiteit, omdat het een homogeniserend effect kan hebben en derhalve de eigenheid van individuele gebieden kan aantasten (Chase & Ryberg 2004). Het aanleggen van corridors tussen habitats kan ook resulteren in kanalen waarlangs vooral

opportunistische soorten, exoten en ziektes zich verspreiden. Het beheer van gefragmenteerde landschappen is een complex probleem, niet in het minst omdat het relatief belang van zowel de positieve als negatieve effecten van verbondenheid sterk afhangen van soortspecifieke eigenschappen als verspreidingscapaciteit en areaalgrootte. Een bijkomend praktisch probleem is dat verbreding of dispersie van organismen – en dus de verbondenheid tussen gebieden – vaak moeilijk in het veld te meten is (Bilton *et al.* 2001), en dus zelden als een leidraad voor beheer kan worden toegepast.

Stilstaande wateren zoals vijvers en meren zijn voor strikt watergebonden organismen als eilanden in een ongeschikte landschapsmatrix. Bovendien zijn de grenzen van dit type habitat en dus van lokale populaties duidelijk vast te stellen. In die zin vormen geïsoleerde poelen en vijvers goede modelsystemen voor de studie van metapopulaties en -gemeenschappen (Michels *et al.* 2001b; Cottenie *et al.* 2003; Cottenie & De Meester 2004). Ook in deze systemen is het evenwel moeilijk om dispersie in het veld te kwantificeren, tenzij in rechtstreeks met elkaar verbonden vijvers en meren (Michels *et al.* 2001a). Het vijvercomplex van het natuurreservaat De Maten bestaat uit een groot aantal onderling verbonden vijvers en vormt aldus een ideaal modelsysteem om de invloed van veel uitwisseling tussen habitats op de samenstelling van gemeenschappen en populaties te bestuderen.

Natuurhistorische geschiedenis van het vijvercomplex De Maten

Het vijvercomplex De Maten maakt deel uit van het vijvergebied Midden Limburg. Het is gelegen op het grondgebied van Genk en Diepenbeek. Het gebied is sinds 1956 een beschermd natuurreservaat, en werd opgericht door de toenmalige Natuur- en Vogelreservaten. Momenteel wordt dit reservaat beheerd door Natuurpunt VZW en is – inclusief de bufferzone van de omliggende akkers en weilanden – ca. 300 ha groot. De Maten bevat een breed scala aan biotopen, gaande van veenmoeras, vijvers met rietkragen, natte ruigtevegetaties, elzenbosjes tot landduinen en diverse heidevarianten (Daniëls 1998; Aerts 2004) (Fig. 1).

Het ontstaan van het vijvercomplex in De Maten dateert reeds van vóór de 15de eeuw. Ten behoeve van visteelt werd de toenmalige beek omgeleid en werden er dijkes aangelegd, dwars op de Oost-West gerichte vallei



Figuur 1a: Vijver 34 (0,07ha) in het vijvercomplex De Maten te Genk
(Foto Frank Van de Meutter).

De ligging van de vijvers in het vijvercomplex is weergegeven in Figuur 2.



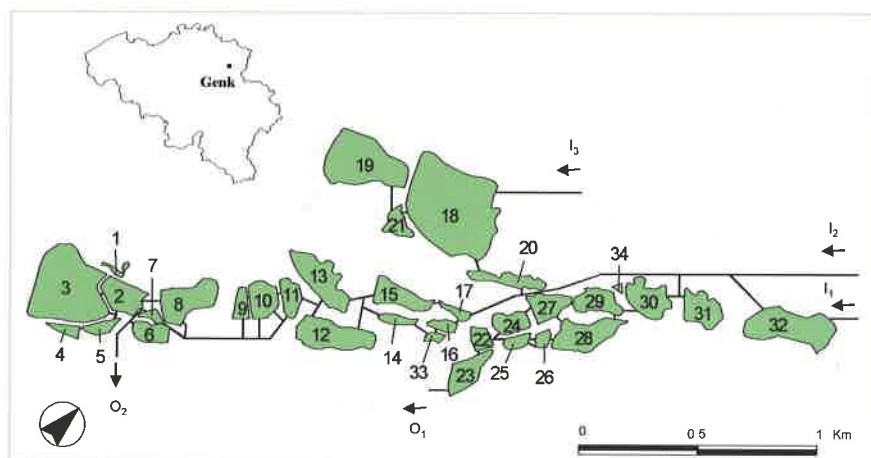
Figuur 1b: Vijver 15 (Grote Duivekuil; 1,41ha) in het vijvercomplex De Maten te Genk
(Foto Frank Van de Meutter).

De ligging van de vijvers in het vijvercomplex is weergegeven in Figuur 2.

langsheen de zuidhelling van het Kempisch plateau. Hierdoor ontstond over een afstand van ongeveer 3 kilometer een keten van een 30-tal vijvers ("Weyers") die kenmerkend zijn voor dit reservaat (Daniëls 1998). De vijvers worden gevoed door de Stiemerbeek, de Heiweybeek en de Achterbeek, en staan onderling met elkaar in verbinding door een systeem van beekjes en overlopen (Fig. 2). Gedurende eeuwen werden de vijvers in De Maten gebruikt voor visteelt. Hierbij werd na het leeglaten van een vijver voor de afwissing dikwijls nog haver ingezaaid op de natuurlijk bemeste vijverbodem, zodat de vijvers ook deel uitmaakten van het lokale landbouwsysteem. Deze afwisseling van visteelt en periodes van regelmatige drooglegging en het bewerken van de vijverbodem stond gedurende lange tijd garant voor het behoud van een relatief geringe voedselrijkdom van de vijvers en het behoud van uitgebreide rietkragen en onderwatervegetatie. De grote verscheidenheid aan biotopen zorgde voor een zeer rijke, waardevolle fauna en flora in de vijvers van dit reservaat (Daniëls 1998; Van de Meutter 2003). Door de intensifiëring van de viskweek en het toenemend gebruik van kunstmest raakte dit typisch gebruikspatroon echter in verval. Dit leidde tot een toename van de voedselrijkdom (eutrofiëring) en troebelheid van de vijvers, met een achteruitgang van de onderwatervegetatie tot gevolg. In de loop van de jaren 1990 kwam er een einde aan de viskweek en werd gestart met een verruimd beheersplan. Hierbij stonden het herstel van het vijver-ecosysteem en het evenwicht water-heide centraal. Er werd gestreefd naar een beheer waarbij de vijvers opnieuw

om de 2-3 jaar worden leeg gelaten. Ieder jaar in de herfst worden een aantal vijvers drooggelegd met het oog op de bescherming van zeldzame pioniervegetaties uit de oeverkruiden- en biesvarenklasse en de dwergbiezenorde (*Littorelletalia uniflorae*, *Isoëto-Nanojuncetea*, *Nanocyperetalia*) en het creëren van een geschikt voedsel- en broedgebied voor steltlopers. Door de aanleg van collectoren nam ook de kwaliteit van het aangevoerde water opnieuw toe (Dewyspelaere 1994; Daniëls 1998).

Het natuurreservaat is dan ook opvallend rijk aan zoöplanktonsoorten: sinds de start van het onderzoek in 1996 werden in het vijvercomplex door onze onderzoeksgroep 65 soorten watervlooien waargenomen (Tabel 1), waaronder een nieuwe soort voor België (*Simocephalus serrulatus*). Het totaal aantal in België gerapporteerde soorten watervlooien is 83 (Dumont 1989, aangevuld door Forro et al. 2003 en Louette & De Meester 2004). In De Maten treft men dus 78% van de gekende Belgische watervlooienfauna



Figuur 2: Situering van het natuurgebied De Maten te Genk. Kaart van het vijvercomplex met nummering van de vijvers. De traditionele benamingen voor de vijvers zijn (3) Augustijnenvijver; (8) Olewijer; (11) Kleine Olewijer; (12) Schreywijer; (13) Grooten Dilikenswijer; (14) Kleine Dilikenswijer; (15) Grootte Duivekuil; (16) Slesseweyer; (17) Kleine Duivekuil; (18) Grooten Huiskensweyer; (19) Rockxweyer; (20) De Streep; (21) Kleinen Huiskensweyer; (22) Schuitweyer; (23) Hommelaer; (24) St-Jansweyer; (25) Aen den Hommelaer; (28) Den Drijtap; (29) Middelsten Schreursweyer; (30) Bovenste Schreursweyer; (31) Het Holeven; (32) Homelsweyer. I1: instroom Stiemerbeek; I2: Achterbeek; I3: Instroom van Heiweybeek O1 en O2: uitstroom naar Stiemerbeek. De groepen geven de 3 verschillende hydrologische clusters in de vijvers aan (Michels et al. 2001b).

Tabel 1: Soortenlijst van cladoceren die werden waargenomen in de vijvers van De Maten te Genk.

<i>Acantholeberis curvirostris</i>	<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	<i>Graptoleberis testudinaria</i>
<i>Acroperus elongatus</i>	<i>Chydorus gibbus</i>	<i>Leptodora kindti</i>
<i>Acroperus harpae</i>	<i>Chydorus latus</i>	<i>Leydigia acanthocercoides</i>
<i>Alona affinis</i>	<i>Chydorus ovalis</i>	<i>Leydigia leydigi</i>
<i>Alona costata</i>	<i>Chydorus piger</i>	<i>Macrothrix rosea</i>
<i>Alona guttata</i>	<i>Chydorus sphaericus</i>	<i>Megafenestra aurita</i>
<i>Alona intermedia</i>	<i>Daphnia ambigua</i>	<i>Pleuroxus aduncus</i>
<i>Alona quadrangularis</i>	<i>Daphnia cucullata</i>	<i>Pleuroxus denticulatus</i>
<i>Alona rectangularis</i>	<i>Daphnia galeata</i>	<i>Pleuroxus laevis</i>
<i>Alona rustica</i>	<i>Daphnia hyalina</i>	<i>Pleuroxus striatus</i>
<i>Alonella excisa</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Pleuroxus trigonellus</i>
<i>Alonella exigua</i>	<i>Daphnia magna</i>	<i>Pleuroxus truncatus</i>
<i>Alonella nana</i>	<i>Daphnia obtusa</i>	<i>Pleuroxus uncinatus</i>
<i>Bosmina coregoni</i>	<i>Daphnia parvula</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>
<i>Bosmina longirostris</i>	<i>Daphnia pulex</i>	<i>Pseudochydorus globosus</i>
<i>Camptocercus liljeborgi</i>	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	<i>Rhynchotalona falcata</i>
<i>Camptocercus rectirostris</i>	<i>Disparalona rostrata</i>	<i>Scapholeberis mucronata</i>
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Dunhevedia crassa</i>	<i>Sida crystallina</i>
<i>Ceriodaphnia laticaudata</i>	<i>Iliocryptus agilis</i>	<i>Simocephalus expinosus</i>
<i>Ceriodaphnia megops</i>	<i>Iliocryptus sordidus</i>	<i>Simocephalus serrulatus</i>
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	<i>Lathonura rectirostris</i>	<i>Simocephalus vetulus</i>
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	<i>Eurycercus lamellatus</i>	

aan. Niet enkel de regionale soortendiversiteit van het gebied, maar ook de gemiddelde soortenrijkdom in de vijvers is hoog. Een vergelijking van de soortenrijkdom in deze vijvers met literatuurgegevens over de soortenrijkdom in vijvers die geïsoleerd of althans minder sterk met elkaar verbonden zijn, leert dat de lokale diversiteit gemiddeld bijna dubbel zo hoog is in de vijvers van De Maten dan elders (Cottenie & De Meester 2003).

Situering van de studie en werkwijze

In 1996 werd door onze onderzoeksgroep gestart met een onderzoek naar de ecologische kenmerken van de vijvers in De Maten. Een van de centrale doelen was en is het inzicht krijgen in de mate waarin de sterke verbondenheid van de vijvers een invloed heeft op de ecologie van het systeem. Ons

startpunt was een ecologische karakterisatie van de 34 vijvers van de Maten. Naast abiotische karakteristieken werden jaarlijks ook verschillende taxonomische groepen (algen, zoöplankton, macro-invertebraten, vis, waterplanten) onderzocht. Met behulp van een geografisch informatiesysteem (GIS) werd de werkelijke afstand tussen de vijvers berekend. We bemonsterden vervolgens de zoöplanktongemeenschappen van alle vijvers, en van twee specifieke soorten werden ook een aantal populaties op hun genetische structuur onderzocht (*Daphnia ambigua* Fig. 3b en *Polyphemus pediculus* – Fig. 3a). Tenslotte bestudeerden we ook bepaalde aspecten van de visgemeenschap m.b.t. uitwisseling tussen de vijvers.

Zoöplankton is zeker geen traditioneel modelorganisme in het natuurbehoud. Toch zien we enkele goede redenen om ze voor onze onderzoeksvraag te gebruiken: (1) zoöplankton vervult een belangrijke ecologische scharnierfunctie (de graasdruk op algen door het zoöplankton is een sleutelproces in de omslag van troebel naar helder water in ondiepe vijvers – Scheffer 1998); (2) het betreft strikt watergebonden organismen, zodat de uitwisseling bijna uitsluitend via de directe verbindingen tussen de vijvers kan verlopen (3) de lokale populaties (m.a.w. de individuele vijvers) zijn goed af te bakenen; (4) het zijn kleine organismen zodat met

gestandaardiseerde bemonsteringstechnieken grote aantallen kunnen worden onderzocht, en met relatief kleinschalige experimenten in het veld ecologisch relevante gegevens kunnen worden bekomen.

Kwantificeren van de verbondenheid tussen de vijvers

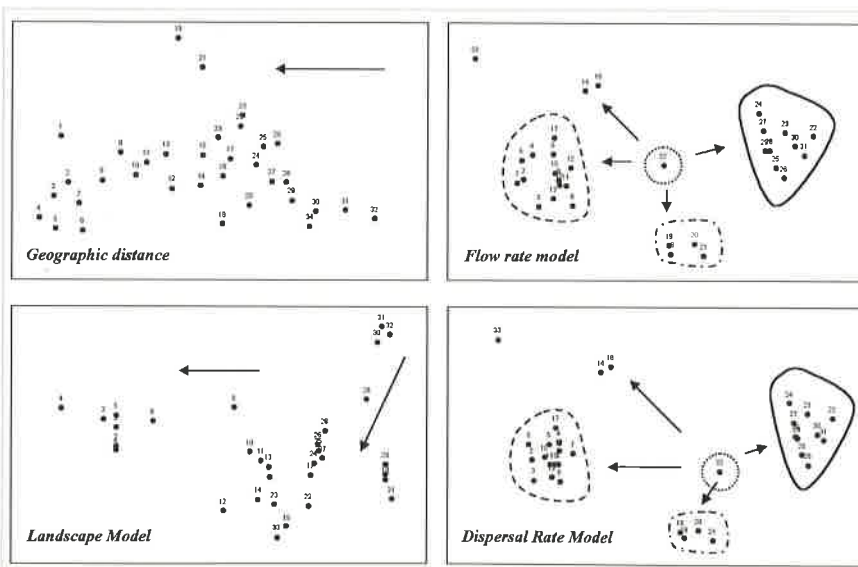
Hoewel zoöplankton en visbroed ook wel eens via watervogels kunnen worden verspreid, gebeurt de uitwisseling tussen de vijvers voor vissen en zoöplankton bijna uitsluitend via de overlopen tussen de vijvers. De afstand in vogelvlucht tussen de vijvers is dan geen goede maat om de interacties tussen vijvers te bestuderen. De verbondenheid tussen de vijvers wordt immers bepaald door een combinatie van de lengte van de verbindingselementen (de overlopen) en de eigenschappen van deze verbindingen (stroomrichting, stroomsterkte, dispersiesnelheid van het zoöplankton). Een veldstudie waarbij alle overlopen gedurende een uur op zoöplankton werden bemonsterd, toonde aan dat de dispersie meestal zeer hoog is, maar wel sterk verschilt tussen de overlopen; in de meeste overlopen ging het om >700 individuen/uur, variërend van 15-38.580 individuen/uur (Michels et al. 2001a). Aan de hand van een GIS-computermodel werd de werkelijke verplaatsingsafstand tussen vijvers (i.p.v. de afstand in vogel-



Figuur 3a: De carnivore watervlo *Polyphemus pediculus* (foto: Wim van Egmont).



Figuur 3b: Zoöplanktonsoorten: De watervlo *Daphnia ambigua* (foto: Jochen Vandekerhove)



Figuur 4: Visuele weergave van de afstandmatrices van de werkelijke geografische afstand tussen vijvers zoals berekend in een GIS. (1) 'Geographic Distance': afstanden in vogelvlucht tussen vijvers; (2) 'Landscape Model': geografische afstand tussen vijvers gecorrigeerd voor de lengte van de verbindingselementen; (3) 'Flow Rate Model': geografische afstand tussen vijvers gecorrigeerd voor de lengte van de verbindingselementen en de werkelijke stroomsnelheid; (4) 'Dispersal Rate Model': geografische afstand tussen vijvers gecorrigeerd voor lengte van de verbindingselementen en de werkelijke dispersiesnelheid van zoöplanktonorganismen.

vlucht) berekend (Michels et al. 2001b). Bij deze berekening werd rekening gehouden met de topografie van de vijvers, het netwerk van overlopen, en de stroomrichting. Door gradueel meerdere factoren in rekening te brengen, kunnen we verschillende modellen van verbondenheid tussen de vijvers genereren. In het meest eenvoudige model werd enkel de lengte en stroomrichting van de overlopen opgenomen (Fig. 4). Dit model veronderstelt dat alle overlopen even efficiënt zijn als dispersiewegen. In twee bijkomende modellen werd ook de efficiëntie van de overlopen voor dispersie in rekening gebracht. In het ene model werden de in het veld gemeten, overloop-specifieke stroomsnelheden gebruikt als maat voor de efficiëntie van de overloop voor verplaatsingen. In het andere model gebruikten we de effectief in het veld gemeten aantallen disperserende individuen van het zoöplankton/uur in de verschillende overlopen.



Figuur 5: Typisch aspect van een troebele en een heldere vijver in De Maten
(Foto's Luc De Meester).

Figuur 4 toont dat deze laatste twee modellen een zeer vergelijkend patroon van onderlinge verbondenheid genereren. De onderling verbonden vijvers van De Maten vormen drie hydrologische clusters, en dit patroon is sterk verschillend van het patroon bekomen door louter de afstand in vogelvlucht tussen de vijvers in rekening te brengen. Zo liggen bijvoorbeeld vijvers 22 en 17 dicht bijeen, maar ze hebben geen directe verbinding via een overloop, zodat het uitwisselen van zoöplankton tussen beide vijvers minimaal is.

Sterke ecologische verschillen tussen de vijvers

Gedurende verschillende opeenvolgende jaren werden alle vijvers van het complex bemonsterd voor een ecologische karakterisering (Cottenie et al. 2001). De meeste abiotische variabelen vertoonden weinig variatie tussen de vijvers. De vijvers verschilden wel sterk in waterhelderheid, in densiteit aan eencellige planktonische algen en in bedekkingsgraad door hogere planten. Ondanks de sterke verbondenheid vertonen de vijvers ook zeer grote verschillen in visdensiteit. Het ecologisch profiel dat we aldus bekomen is in overeenstemming met het voorkomen van twee alternatieve evenwichtstoestanden in de ondiepe vijvers van De Maten: sommige vijvers zijn troebel (geringe waterhelderheid, hoge densiteit planktonische eencellige algen, lage bedekkingsgraad waterplanten, veelal hoge densiteit aan vissen), terwijl andere vijvers zich in een helderwater toestand bevinden (hoge waterhelderheid, lage densiteit ééncellige algen, hoge bedekkingsgraad waterplanten, meestal lagere densiteit aan vissen; Fig. 5). Ondiepe meren met een niet te hoge of te lage voedselrijkdom kunnen in zowel een troebele als een heldere toestand voorkomen. Beide toestanden worden gestabiliseerd door een

aantal terugkoppelingsmechanismen tussen vis, waterplanten, zoöplankton, en algen (Scheffer 1998). Zeer voedselarme en zeer voedselrijke vijvers hebben echter een grote kans een heldere, respectievelijk troebele toestand te vertonen. De meeste ondiepe vijvers in Vlaanderen bevinden zich momenteel in de troebele toestand wegens verregaande aanrijking of eutrofiëring. De heldere toestand hangt voor verschillende groepen van organismen samen met een hogere biodiversiteit. Dit is onder meer te verklaren door de structurele diversiteit die door een uitgebreide onderwatervegetatie in de waterkolom wordt gecreëerd (Declerck et al. in druk). Het natuurbeheer van ondiepe vijvers is in onze streken en elders in West-Europa dan ook vaak gericht op het opnieuw verkrijgen van de heldere toestand (cfr. zogenaamd Actief Biologisch Beheer – Hospers et al. 1992). Ondanks de hoge verbondenheid kunnen de vijvers in het complex van De Maten dus ecologisch sterk van elkaar verschillen. Belangrijk is dat deze verschillen niet samenhangen met de afstand. Naburige vijvers bevinden zich soms in een verschillende evenwichtstoestand.

Zoöplankton-gemeenschappen

Wat is het relatief belang van lokale processen (d.i. de ecologische eigenschappen van een vijver) versus regionale processen (d.i. de mate van verbondenheid tussen vijvers) bij het bepalen van de structuur van de lokale gemeenschappen van watergebonden organismen in een systeem met veel uitwisseling zoals in De Maten? Zorgen de sterke ecologische verschillen tussen de vijvers voor verschillen in de lokale gemeenschappen van zoöplankton ondanks de hoge mate van uitwisseling tussen de vijvers? We analyseerden dit door na te gaan in hoeverre vijvers met eenzelfde zoöplanktongemeenschap ofwel

een grotere verbondenheid dan wel meer gelijke ecologische eigenschappen vertoonden (zie Cottenie et al. 2003).

Tijdens de 3 jaar durende studie vonden we dat zowel regionale factoren (d.i. verbondenheid tussen vijvers) als lokale factoren (d.i. ecologische eigenschappen van een vijver) een belangrijke rol spelen. In het algemeen blijkt de impact van lokale factoren op de samenstelling van de gemeenschapsstructuur van het zoöplankton in De Maten ($\pm 40\%$) ongeveer tweemaal hoger dan de impact van regionale factoren ($\pm 20\%$). Ondanks de grote mate van uitwisseling behouden de vijvers dus grotendeels hun eigen zoöplanktongemeenschap. De lokale factoren die een significante relatie vertonen met de verschillen tussen de gemeenschappen zijn bijna alle vijvereigenschappen die samenhangen met de theorie van de alternatieve evenwichtstoestanden (d.i. heldere vs. troebele vijvers).

Daarnaast voerden we ook een veldexperiment uit waarbij we de kracht van de relatie tussen twee van die vijvereigenschappen – nl. roefdruk door vissen en bedekking door waterplanten – en de variatie in de zoöplanktongemeenschap testten. Dit experiment werd uitgevoerd in grote polyethyleen zakken (enclosures) gevuld met 600 liter gefilterd vijverwater, die werden opgesteld op een beschutte plaats in een troebele vijver (Vijver 12, Fig. 2). Er waren vier behandelingen die bestonden uit de combinaties van vis/geen-vis en waterplanten/geen-waterplanten (Fig. 6). Om de natuurlijke vijvereigenschappen na te bootsen werden in de enclosure met vis telkens twee Zonnebaarsen (*Lepomis gibbosus*) geplaatst, en werd aan de enclosures met waterplanten eenzelfde volume Veenwortel (*Polygonum amphibium*) toegevoegd. Bij de start van het experiment werd in de enclosures een gelijk-

ke densiteit van het zoöplankton uit de lokale gemeenschap uit de troebele vijver (Vijver 12) en de zoöplanktongemeenschap uit een verbonden, heldere vijver (Vijver 13) geënt. Drie enclosures werden gebruikt als controle waarbij enkel de residente zoöplanktongemeenschap werd geënt. Na 25 dagen werden de enclosures bemonsterd waarna het zoöplankton uit iedere enclosure werd geteld. De resultaten van dit enclosure-experiment zijn opvallend: reeds na 25 dagen blijken de gemeenschappen van zoöplankton sterk verschillend tussen de experimentele behandelingen. Bovendien zijn de resulterende gemeenschappen in overeenstemming met de gemeenschappen uit de oorspronkelijke habitats. Vijver 12 is visrijk en heeft geen onderwaterplanten, terwijl Vijver 13 een matige densiteit aan vissen heeft en een rijke onderwatervegetatie. Dit resultaat illustreert dus inderdaad de kracht van lokale omgevingsfactoren, zoals roofdruk door vis en de bedekkingsgraad door waterplanten. Dit zijn belangrijke sleutelfactoren die de soortensamenstelling van de zoöplanktongemeenschappen bepalen.

De grote verbondenheid tussen de vijvers leidt dus niet tot een vervlakking van de soortensamenstelling. De verschillen in lokale ecologie tussen de vijvers blijken sterk genoeg om een volledige menging of homogenisatie

door massale instroom van individuen en soorten te voorkomen. Dit wil evenwel niet zeggen dat de dispersie tussen de vijvers niet belangrijk is. De resultaten van het veldexperiment geven aan dat wanneer enkel de zoöplanktongemeenschap van Vijver 12 wordt geënt, een minder duidelijke respons op de experimentele omgevingsconditie wordt bekomen. De verbondenheid is dus noodzakelijk om de soorten aan te voeren die het meest geschikt zijn voor de omgevingscondities die heersen in een individuele vijver. In de praktijk betekent dit dat de verbondenheid voor de vijvers van De Maten gunstig is, omdat de zoöplanktongemeenschappen daardoor sneller en adequater kunnen reageren op veranderende omgevingskarakteristieken.

Uit het bovenstaande blijkt dat, voor zoöplanktongemeenschappen in een systeem van ecologisch sterk verschillende ondiepe vijvers, een hoog niveau van dispersie (rechtstreekse verbinding met overlopen) niet leidt tot een verlies van eigenheid van de lokale gemeenschappen, maar zelfs gunstig is om de selectie tussen de soorten ten volle te laten werken.

Genetische variatie en metapopulatiestructuur

Parallel met het onderzoek naar de gemeenschapsstructuur van het zoöplankton heb-

ben we ook de invloed van de verbondenheid en ecologische verschillen tussen de verschillende vijvers op de genetische structuur van de populaties van de watervlo *Daphnia ambigua* onderzocht. De vraag luidt hier: in welke mate kunnen in een dergelijk systeem met hoge uitwisseling de lokale populaties nog genetisch van elkaar verschillen? De uitwisseling van individuen tussen populaties kan leiden tot migratie of uitwisseling van genen, maar dit geldt enkel wanneer de individuen zich in de nieuwe habitat vestigen en er zich ook voortplanten. Op basis van de sterke verbondenheid tussen de vijvers verwacht men een sterke homogenisatie van de genetische variatie of m.a.w. weinig of geen genetische differentiatie tussen de vijvers.

Bij een studie van de genetische variatie voor neutrale kenmerken in een tiental watervlopopulaties in verschillende vijvers van De Maten bleek dat er betekenisvolle genetische verschillen konden worden waargenomen tussen de verschillende populaties. Neutrale kenmerken zijn genetische kenmerken die geen invloed hebben op de geschiktheid van een individu in een bepaalde omgeving, zoals variatie in het voorkomen van een bepaalde eiwit (zgn. allozymes). Dit was bovendien gerelateerd met het patroon van verbondenheid tussen de populaties binnen dit vijver-



Figuur 6: (a) Opstelling van het experiment waarin het effect van de aan- en afwezigheid van vis en waterplanten op de gemeenschapsstructuur van het zoöplankton werd onderzocht (Foto: Karl Cottenie). **(b)** Sterk verschillende zoöplanktongemeenschappen in de vier verschillende experimentele behandelingen. De vis/waterplant behandeling (links boven) worden gekenmerkt door kleine vegetatiegebonden soorten; de geen vis/waterplant behandeling (rechts boven) wordt gekenmerkt door relatief grote vegetatiegebonden soorten (zoals bijvoorbeeld *Polyphemus pediculus*); de geen vis/geen waterplant behandeling (rechts onder) wordt gedomineerd door grote, open-water soorten; de vis/geen waterplant behandeling (links onder) tenslotte wordt gedomineerd door kleine soorten die typisch zijn voor open water (Foto's: Karl Cottenie).

complex, maar niet wanneer we louter de geografische afstand tussen de vijvers in rekening brengen. Vijvers die direct onderling verbonden zijn vertonen een geringere genetische differentiatie dan vijvers die verder uit elkaar gelegen zijn (Fig. 4; Michels et al. 2001b). Deze resultaten mogen echter niet veralgemeend worden naar andere soorten. We hebben ook een andere minder wijd verspreide, carnivore watervlo (*Polyphemus pediculus*; zie Fig. 3a) onderzocht, met duidelijke verschillen in levenswijze (o.a. striktere habitatvoorkeur) ten opzichte van *Daphnia*. Bij deze soort vonden we een minder sterk patroon van genetische differentiatie in relatie tot de werkelijke dispersie-afstand. Dit illustreert een belangrijk concept voor het natuurbehoud, namelijk dat de invloed van landschapsstructuur op de metapopulatiestructuur van soorten in sterke mate soortafhankelijk is.

In een studie naar het patroon van genetische variatie voor enkele ecologisch relevante sleutelkenmerken (bv. gedrag om predatie door vissen te vermijden) stelden we duidelijke genetische verschillen vast tussen *D. ambigua* afkomstig uit verschillende populaties van De Maten. In tegenstelling met de gegevens voor neutrale genetische variatie uit vorige paragraaf, is er voor de kenmerken die onder natuurlijke selectiedruk staan (ecologisch relevante kenmerken) mogelijk wel een relatie tussen genetische en ecologische verschillen in de vijvers. Onze resultaten suggereren dat de aan- of afwezigheid van vis van doorslaggevend belang is voor de genetische structuur van de populaties met betrekking tot de bestudeerde antipredatiekenmerken. Deze waarnemingen suggereren dus dat de lokale populaties, ondanks de continue uitwisseling van individuen, genetisch toch zijn aangepast aan de lokale condities (Michels & De Meester 2004). Dit laat vermoeden dat het heel sterke selectiekrachten betreft, waarbij vermoedelijk slechts een kleine fractie van de individuen die zich verplaatst, overleeft in de nieuwe habitat. Net als in de studie op gemeenschapsniveau is het ook hier de zeer uitgesproken gradiënt in omgevingscondities (gradiënt in predatiedruk door vissen, waterhelderheid, ontwikkeling van waterplanten) die de motor vormt voor de waargenomen genetische differentiatie. Maar net zoals in de studie naar gemeenschapsstructuur suggereert de analyse van de neutrale genetische variatie dat de verbondenheid ook een belangrijk effect heeft.

Andere aquatische organismen

Naast het onderzoek op zoöplankton werd meer recent ook onderzoek opgestart naar de structuur van de gemeenschappen van een aantal andere groepen, met name vis- en macro-invertebratengemeenschappen. I.s.m. de onderzoeksgroep Protistologie en Aquatische Ecologie van de Universiteit Gent worden ook de gemeenschappen van het fytoplankton (P. Vanormelingen, niet gepubliceerde gegevens) en het bacterioplankton (K. Van der Gucht en K. Muylaert, niet gepubliceerde gegevens) bestudeerd. De dynamieken van de gemeenschappen van deze organismen zijn verschillend, omdat zowel de verspreidingspatronen als de relaties tot omgevingskenmerken in de vijvers anders zijn.

Veel macro-invertebraten kunnen zich als adult ook actief vliegend verspreiden. Dit zorgt voor een verschillend patroon van verbondenheid tussen de vijvers. Bij deze organismen dient derhalve ook rekening te worden gehouden met de karakteristieken van het terrestrische landschap dat tussen de vijvers gelegen is. Bovendien kan bij dieren met een actieve dispersie ook actieve habitatkeuze optreden. Dispersie bij vissen beperkt zich tot de overlopen, maar in tegenstelling tot zoöplankton kunnen vissen ook stroomopwaarts migreren van vijver tot vijver. Uit een pilootonderzoek met fuis die de overlopen bemonsterden bleek inderdaad dat verschillende vissoorten van de verbindingen tussen de vijvers gebruik maken om zich tussen de vijvers van De Maten te verplaatsen (Knaepkens 1999). Hierdoor is het mogelijk dat vissen, afhankelijk van hun behoeften (kuit schieten, het opgroeien van de vislarven, foerageren, schuilen voor predatie) en het tijdstip van het jaar tussen de verschillende vijvers migreren. Dit is natuurlijk in belangrijke mate mede bepalend voor de samenstelling van de visgemeenschap zoals die op een gegeven ogenblik in een vijver wordt vastgesteld. Een ander gevolg van de hoge graad van verbondenheid tussen de vijvers is dat niet-inheemse vissoorten – o.a. de zonnebaars (*Lepomis gibbosus*), de Bruine Amerikaanse dwergmeerval (*Ameiurus nebulosus*), het Amerikaanse hondsvijsje (*Umbra pygmaea*) en de blauwbandgrondel (*Pseudorasbora parva*) – zo goed als alle vijvers van De Maten via het beekstelsel hebben kunnen bereiken en de visgemeenschappen zijn gaan domineren (Declerck et al. 2002, Louette & Declerck niet-gepubliceerde gegevens, Louette et al. 2004). Beheermaatregelen die op de verwijdering van deze soorten zijn gericht (zoals tijdelijk droogzetten, selectief wegvangen) blij-

ken nutteloos vanwege een snelle herkolonisatie vanuit andere vijvers of vanuit de Stiemerbeek. Dit vormt een typische illustratie van een van de negatieve aspecten van een hoge verbondenheid, namelijk het vergemakkelijken van de verspreiding van exoten.

Conclusies

Onze resultaten tonen aan dat de verbondenheid van de vijvers van De Maten door overlopen leidt tot een hoge mate van uitwisseling van organismen tussen de vijvers. Deze hoge dispersie heeft een belangrijke invloed op de structuur en de soortendiversiteit van de lokale zoöplankton- en visgemeenschappen. Doordat de ecologische verschillen tussen de vijvers groot zijn, behouden de lokale vijverspecifieke zoöplanktongemeenschappen toch hun eigenheid. Dit resulteert in een zeer diverse totale gemeenschap voor het reservaat. De sterke verbondenheid is voor dit zoöplanktonstelsel derhalve een voor het natuurbehoud zeer positieve zaak. We willen echter benadrukken dat deze positieve gevolgen in belangrijke mate afhankelijk zijn van het feit dat de ecologische verschillen tussen de vijvers niet worden tenietgedaan door de verbondenheid, en van het feit dat selectie tussen soorten door lokale omgevingsfactoren (vooral biotische componenten zoals vispredatie en de aanwezigheid van onderwatervegetatie) zeer efficiënt verloopt in zoöplankton. Onze analyse van de genetische structuur van specifieke soorten geeft eenzelfde beeld, met een duidelijke impact van migratie, maar met behoud van lokale genetische verschillen.

Het onderzoek op vissen geeft dan weer aan dat de verbondenheid ook nadelige effecten heeft. De visgemeenschappen in de vijvers van De Maten worden gedomineerd door niet-inheemse vissoorten. Deze zullen een lokale vijver na beheermaatregelen onmiddellijk opnieuw kunnen koloniseren. De verbondenheid van de vijvers in het systeem maakt het een bijna onmogelijke taak om de niet-inheemse soorten efficiënt te bestrijden. Ondanks de mogelijkheid voor de vissen om zich actief te verspreiden, vertonen ze toch belangrijke verschillen in densiteiten tussen de verschillende vijvers. Zo wordt toch de diversiteit in habitats behouden, wat op zijn beurt van belang is voor de diversiteit in de gemeenschappen van zoöplankton. Samenvattend heeft het onderzoek naar de relatie tussen verbondenheid en groepen van organismen geleid tot de volgende aanbeveling voor het behoud van de natuurwaarde van de vijvers in De Maten. Het unieke karak-

ter van deze vijvers wordt veroorzaakt door de interactie tussen verbondenheid en verscheidenheid in omgevingskenmerken van de

vijvers. Het is dan ook essentieel dat het beheer van het regelmatig droogleggen van vijvers systematisch wordt voortgezet, omdat

dit een belangrijke garantie is dat er in het systeem steeds vijvers in de helder-water toestand zullen voorkomen.

SUMMARY BOX:

MICHEL, E., COTTENIE K., VAN DE MEUTTER F., DECLERCK S. & DE MEESTER L. (2005). Ecological consequences of connections among habitats: the ponds of the nature reserve De Maten (Genk). *Natuur.focus* 4 (1): 16-23.

Here, we report on the results of two studies that focused on the effect of strong connectivity on the community composition and the genetic structure of zooplankton in De Maten nature reserve (Genk, Belgium).

From a landscape point of view, the pond complex in the nature reserve De Maten is a system with well-defined pathways for the passive exchange of zooplankton due to the presence of direct connections among ponds. Despite their connectivity, the ponds in De Maten are ecologically very diverse. Due to the pronounced ecologi-

cal differences among ponds in this system, individual ponds maintain their typical zooplankton communities despite the ongoing exchange of individuals among ponds. This results in a very diverse zooplankton community (78% of the Belgian cladoceran fauna is found in De Maten). The analysis of the genetic structure of populations of two *Daphnia* species revealed a similar picture. The presence of direct connections among ponds has a significant impact on the genetic structure of the *Daphnia* metapopulation, but local populations are still genetically differentiated.

The unique character of the ponds in De Maten can be explained by the interaction between the strong connectivity and the wide variety of ecological characteristics among ponds. In order to conserve this unique system in the future and to guarantee the presence of ponds in the clear-water state in De Maten, it is crucial to maintain the process of emptying ponds on a systematic and regular basis (e.g., every five years).

DANKWOORD:

Dit onderzoek werd in eerste instantie mogelijk door de bereidwillige medewerking van Natuurpunt vzw en de conservator Willy Peumans. We danken de talrijke enthousiaste medewerkers en studenten die hebben deelgenomen aan het veldwerk en Wim van Egmont (www.micropolitan.org) voor het ter beschikking stellen van de foto van *Polyphemus*. Het onderzoek werd mede gefinancierd door project G.0358.0 van het FWO.

AUTEURS:

Luc De Meester is hoogleraar aan de K.U.Leuven, verbonden aan het Laboratorium voor Aquatische Ecologie. *Frank Van de Meutter* is aspirant bij het FWO *Steven Declerck* en *Erik Michels* zijn postdoctoraal onderzoeker bij het FWO *Karl Cottenie* is als postdoctoraal onderzoeker verbonden aan het National Center for Ecological Analysis and Synthesis in Santa Barbara (California, USA).

CONTACT:

L. De Meester, Laboratorium voor Aquatische Ecologie,
K.U.Leuven, Ch. de Bériotstraat 32, B-3000 Leuven.
luc.demeester@bio.kuleuven.ac.be
<http://www.kuleuven.ac.be/bio/eco>

Referenties:

Aerts N. 2004. Vegetatiesuccessie in het natuureservaat "De Maten" (Genk). Licentiaatsverhandeling K.U.Leuven.
Bilton D.T., Freeland J.R. & Okamura B. 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 159-181.
Chase J.M., Ryberg W.A. 2004. Connectivity, scale-dependence, and the productivity-diversity relationship. *Ecology Letters* 7: 676-683.
Cottenie, K. & De Meester, L. 2003. Connectivity and cladoceran species richness in a meta-community of shallow lakes. *Freshwater Biology* 48: 823-832.
Cottenie K. & De Meester L. 2004. Metacommunity structure: synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. *Ecology* 85: 114-119.
Cottenie K., Nuytten N., Michels E. & De Meester L. 2001. Zooplankton community structure and environmental conditions in a set of interconnected ponds. *Hydrobiologia* 442: 339-350.

Cottenie K., Michels E., Nuytten N. & De Meester L. 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional versus local processes in highly interconnected ponds. *Ecology* 84: 991-1000.
Daniëls L. 1998. Kansen voor Natuurbehoud- en herstel. *Natuureservaten* 4-7.
Declerck S., Louette G., De Bie T. & De Meester L. 2002. Patterns of diet overlap between populations of non-indigenous and native fishes in shallow ponds. *Journal of Fish Biology* 61: 1182-1197.
Declerck S., Vandekerckhove J., Johansson L., Muylaert K., Conde-Porcuna J.M., Van der Gucht K., Martinez C.P., Lauridsen T., Schwenk K., Zwart G., Rommens W., Lopez-Ramos J., Jeppesen E., Vyverman W., Brendonck L. & De Meester L. in druk. Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology*.
Dewyspelare J. 1994. Nieuw beheersplan voor De Maten: ruimte voor boomkijkers en woud-aapjes ! *Natuureservaten* Januari, 18-21.
Dumont H.J. 1989. The free-living fresh- and brackish-water Copepods of Belgium. In: Wouters K. & Baert L. (ed.), *Proceedings of the Symposium "Invertebrates of Belgium"*, pp. 147-151.
Dumortier M., De Bruyn L., Peymen J., Schneiders A., Van Daele T., Weyembergh G., van Straaten D. & Kuijken E. 2003. *Natuurrapport 2003. Toestand van de natuur in Vlaanderen: cijfers voor het beleid. Mededeling van het Instituut voor Natuurbehoud nr. 21*, Brussel.
Forro L., De Meester L., Cottenie K. & Dumont H.J. 2003. An update on the inland cladoceran and copepod fauna of Belgium, with a note on the importance of temporary waters. *Belgian Journal of Zoology* 133: 31-36.
Hanski I. & Gilpin M.E. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*, Academic press, San Diego.
Harrison S. & Hastings A. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 180-183.
Herry M. & De Blust G. 1997. Punten en lijnen in het landschap. *Uitg. Stichting Leefmilieu & Schuyt, Antwerpen/Haarlem*.
Hosper S.H., Meijer M.-L. & Walker P.A. 1992. Handleiding actief biologisch beheer: beoordeling van de mogelijkheden van visstandsbeheer bij het herstel van meren en plassen. *Uitgave van Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling (RIZA) en Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij (OVV)*.
Knaepkens G. 1999. Onderzoek naar de ruimtelijke verdeling, dispersie en migratie van inheemse en niet-inheemse vissoorten in het vijvercomplex 'De Maten' (Genk). *Licentiaatsverhandeling K.U.Leuven*.
Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., Shurin J. B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601-613.
Louette G. & De Meester L. 2004. Rapid colonization of a newly created habitat by cladocerans and the initial build-up of a *Daphnia*-dominated community. *Hydrobiologia* 513: 245-249.
Louette G., Declerck S., De Bie T., Van Thuyne G. & De Meester L. 2004. De Bruine Amerikaanse dwergmeerval in Vlaanderen: historie, ecologie en beheer. *Natuur.focus* 3: 46-50.
MacArthur R. & Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
Meffe G.K. & Carroll C.R. 1997. *Principles of conservation biology* (2nd edition). Sinauer Associates, Sunderland.
Michels E., Cottenie K., Neys L. & De Meester L. 2001a. Zooplankton on the move: first results on the quantification of dispersal of zooplankton in a set of interconnected ponds. *Hydrobiologia* 442: 117-126.
Michels E., Cottenie K., Neys L., De Gelas L., Coppin P. & De Meester L. 2001b. Modelling the effective geographic distance between zooplankton populations in a set of interconnected ponds: a validation with genetic data. *Molecular Ecology* 10: 1929-1938.
Michels E. & De Meester L. 2004. Inter-clonal variation in phototactic behaviour and key life-history traits in a metapopulation of the cyclical parthenogen *Daphnia ambigua*: the effect of fish kairomones. *Hydrobiologia* 522: 221-233.
Scheffer M. 1998. *Ecology of shallow lakes*, Chapman & Hall.
Van de Meutter F. 2003. 150 jaar libellengeschiedenis in De Maten (Genk): een reis doorheen de tijd. *Gomphus* 19/2:79-85.