



Themanummer

Wat doet verstedelijking met fauna en flora?

Verstedelijking verandert levensgemeenschappen •

Hot in de city, lessen van een watervlo • Parasitisme en symbiose **in de stad**

Verstedelijking en biodiversiteit door een ecologische en evolutionaire bril

Hans Van Dyck, Thomas Merckx, Luc Lens, Dries Bonte, Ellen Decaestecker, Frederik Hendrickx, Erik Matthysen, Robby Stoks, Filip Volckaert, Caroline Souffreau & Luc De Meester

Biologen verwacht je in het bos, op de hei of langs een rivier. Toch duiken ze de jongste tijd vaak op in de stad. Wat doet de stad met fauna en flora? Een consortium biologen werkte in ons land samen aan een onderzoek naar de ecologische en evolutionaire invloed van verstedelijking op een rist soorten. Ook de internationale vakliteratuur staat bol van nieuwe inzichten. Een inleidend overzicht.

Verstedelijking: toestand en proces

De wereld verstedelijkt in hoog tempo. Bestaande steden dijen verder uit en nieuwe stedelijke kernen duiken op in het buitengebied. In 1900 woonde amper 10% van de wereldpopulatie in de stad. In 2008 kantelde het aandeel bewoners in het voordeel van de stad. Nu zijn er wereldwijd beduidend meer stadsbewoners

dan bewoners in het buitengebied. Volgens de Verenigde Naties zal die trend nog doorgaan. Zo wordt verwacht dat in 2030 ongeveer 70% van de bevolking in stedelijk gebied zal leven. Een verdere uitbreiding van dit type omgeving lijkt dus onvermijdelijk. Hoewel het stedelijk gebied op wereldschaal maar enkele procenten van het landoppervlak beslaat, reikt de invloed ervan tot ver buiten de stadsgrenzen (Bai et al. 2017). Verstedelijking



Verstedelijking verandert het milieu in verschillende opzichten. Reacties van fauna en flora blijven niet uit. (© Pieter Vantiegheem)

Box 1: Biodiverse samenwerking – het SPEEDY-netwerk

De invloed van verstedelijking op biodiversiteit onderzoeken vormt een complex vraagstuk. Dan loont het om expertise te bundelen. De ene soortengroep is immers de andere niet. Een dergelijke samenwerking tussen Belgische onderzoeksgroepen werd de jongste jaren mogelijk gemaakt door middelen vanuit het federale wetenschapsbeleid (Programma Interuniversitaire attractiepolen, Belspo). Het consortium dat zich affilieerde met het acroniem 'SPEEDY' (SPatial and environmental determinants of Eco-Evolutionary DYnamics: anthropogenic environments as a model) bestaat uit de volgende onderzoeksteams: KU Leuven (teams Luc De Meester, Ellen Decaestecker, Olivier Honnay, Robby Stoks en Filip Volckaert), KBIN (teams Frederik Hendrickx, Thierry Backeljau en Koen Martens/Isabelle Schön), UAntwerpen (team Erik Matthysen), UCL (team Hans Van Dyck) en UGent (teams Dries Bonte, Luc Lens en Wim Vyverman) en vier internationale partners (Steven Declerck, Nederlands Instituut voor Ecologie; Justin Travis, Universiteit van Aberdeen; Pedro Peres-Neto,



Ook minder populaire groepen zoals raderdier (Rotifera) werden bestudeerd. (© Frank Fox www.mikro-foto.de)

Universiteit van Concordia en Diego Fontaneto, Italiaans Institute of Ecosystem Study). Er werd ook samengewerkt met de Universiteit van Namen (Karine Van Doninck). KU Leuven coördineerde het geheel. Taxonomische groepen die onderzocht werden in het SPEEDY-project omvatten: planten/vegetaties, bacterieel plankton, fytoplankton, raderdier, watervlooien (en hun parasieten en symbiotische soorten), mosselkreeftjes, waterjuffers, vissen (in het bijzonder stekelbaarsjes), landslakken, sprinkhanen, dag- en nachtvlinders, webspinnen, bodemjachtspinnen, loopkevers, snuitkevers en vogels (en hun parasieten en symbiotische soorten). Bij de vogels ging er bijzondere aandacht naar de Huismus (en de microfauna in hun darmen) en de Koolmees (en hun nestparasieten). We overspanden hiermee een grote diversiteit van organismen die sterk verschilden in grootte, mobiliteit en andere biologische kenmerken, en dit zowel in het land- als watermilieu.



Ook in de stad treffen we waterjuffers aan zoals de Azuurwaterjuffer *Coenagrion puella*. Hier een gemerkt exemplaar. (© NedimTuzun)

gaat gepaard met complexe sociale en economische transformaties, maar uiteraard ook met belangrijke milieuveranderingen. Ecologische invloeden op fauna en flora blijven niet uit.

België, en Vlaanderen in het bijzonder, kent een zeer hoge mate van verstedelijking. Naar Europese normen scheert onze bevolkingsdichtheid erg hoge toppen: België moet met 377 inwoners per km² enkel Nederland (411 per km²) laten voorgaan en laat andere landen ver achter zich (bv. Duitsland 225 per km² en Frankrijk 118 per km²) en Vlaanderen scoort nog veel hoger (484 per km²). Open ruimte is in Vlaanderen dus een schaars goed geworden, temeer omdat onze versnipperde ruimtelijke ordening heeft geleid tot een mozaïek van grotere en kleinere steden maar ook woonkernen en -linten die verspreid liggen in het buitengebied en ook daar een zekere mate van verstedelijking met zich meebrengen. Wat doet verstedelijking met fauna en flora? Een consortium Belgische biologen sloeg zes jaar lang de handen in elkaar om die actuele vraag grondig aan te pakken in het SPEEDY-project (**Box 1**). Hun overkoepelend doel was om de

kennis en de inzichten vanuit diverse soortengroepen te vergroten en samen te brengen. Het betreft fundamenteel onderzoek, maar beleidsrelevantie is nooit ver weg met een thema als verstedelijking en biodiversiteit. In dit themanummer maak je kennis met een greep uit de onderzoeksresultaten.

Wanneer spreek je over 'stedelijk milieu'? In de vakliteratuur is er geen universele definitie, maar criteria hangen samen met bebouwingsgraad en bevolkingsdichtheid. Gradiënten van verstedelijking vormen een interessante benaderingswijze om na te gaan hoe fauna en flora hierop reageren, bijvoorbeeld in soortenrijkdom, talrijkheid of 'ecologisch profiel'. Bovendien kan de ruimtelijke schaal van verstedelijking waarop soorten reageren variëren (zie p. 62 in dit themanummer). Daarom werd bij de aanvang van het project erg veel aandacht besteed aan de selectie van studiegebieden en relevante ruimtelijke schalen om de effecten van verstedelijking te analyseren (**Box 2**). Van zodra deze selectie gebeurd was, gingen alle onderzoeksgroepen aan de slag, telkens met de meest geschikte bemonsteringsmethode

om hun specifieke soortengroep te onderzoeken (bodenvallen voor loopkevers, transecttellingen voor sprinkhanen, waterstalen voor zoöplankton, enz. Voor details zie Merckx et al. 2018).

De stad, een milieu als (g)een ander?

Verstedelijking leidt tot een complexe cocktail van veranderingen in lokale milieuomstandigheden. Dit maakt dat de leefomstandigheden binnen en buiten stedelijk gebied erg kunnen verschillen. Die veranderingen hebben betrekking op onder andere luchtkwaliteit, aanwezigheid van pesticiden en zware metalen, microklimaat (temperatuur en relatieve vochtigheid), de watercyclus en de cycli van diverse chemische elementen, licht- en geluidsvervuiling en doordringbaarheid van het landschap voor de verplaatsing van planten en dieren. De combinatie van deze factoren maakt dat verstedelijking een complexe en gevarieerde invloed kan hebben op fauna en flora.

Chemische vervuiling en verandering van biogeochemische processen

Luchtvervuiling staat bekend als een belangrijk knelpunt voor steden. Die bezorgdheid leidde recent nog tot grootschalige projecten van burgerwetenschap (AIRbezen, Mijn Lucht Mijn School, CurieuzeNeuzen Vlaanderen). Hoewel grote steden voor luchtvervuiling vaak slechter scoren dan het buitengebied, is dat niet altijd zo voor andere vormen van vervuiling. Zo gebruiken steden steeds meer alternatieven voor het gebruik van pesticiden voor het onderhoud van groen en parkings. Recent Brits studiewerk toonde zelfs aan dat hommels in stadsparken minder restanten van bestrijdingsmiddelen op hun lijfje meedragen dan soortgenoten in landbouwgebieden (Botias et al. 2017). Stedelijke vijvers kunnen chemisch sterker (of anders) vervuild zijn dan vijvers in natuurgebied. Terwijl dieren dus

zowel in stedelijk als landbouwgebied blootgesteld kunnen worden aan chemische vervuiling, betreft het vaak verschillende componenten in deze door de mens gedomineerde milieus. Zo pieken polycyclische aromatische koolwaterstoffen die vrijkomen bij onvolledige verbranding en stoffen als bisphenol-A (in o.a. plastics en blikjes) het vaakst in stedelijk milieu, terwijl organische chloorverbindingen en andere pesticiden dominant zijn in landbouwgebied. Die vormen van vervuiling kunnen zelfs algemeen voorkomende soorten parten spelen (bv. de Gewone pad, Bokony et al. 2018). Ook groeit de bezorgdheid over vervuiling door residu's van medicatie. Medicatie omvat actieve moleculen die ook op andere dieren dan enkel de mens invloed kunnen hebben (anticonceptiva, antidepressiva, enz.) wanneer ze via overstorten of directe lozing in het milieu belanden. Met verstedelijking en vergrijzing neemt het medicatiegebruik toe. Ook andere chemische stoffen, afkomstig van bijvoorbeeld verfproducten, siliconen of reinigingsproducten, worden frequent aangetroffen in het stedelijk milieu (Howard et al. 2010). Het stedelijk milieu verandert ook natuurlijke kringlopen van water (bv. de verhouding tussen infiltratie in de grond en waterafvoer) en chemische sleutelcomponenten (bv. hoge lokale atmosferische doses stikstof en koolstof) (Bai et al. 2017).

Landgebruik, gebouwen en infrastructuur

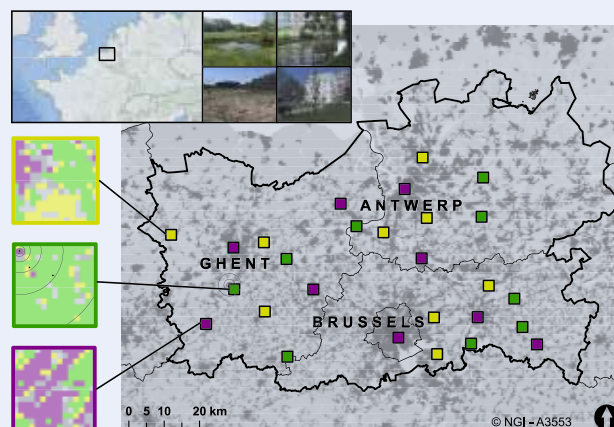
Steden worden uiteraard gekenmerkt door een hoge bebouwingsgraad en veel wegeninfrastructuur. Dat staat samen garant voor veel verharding. Groene elementen liggen vaak als eilanden in een zee van steen en beton. Dat maakt dat dezelfde eik of eenzelfde graslandje voor organismen minder bereikbaar is in de stad dan in half-natuurlijk buitengebied. Verstedelijkt gebied kan een rem zetten op de mobiliteit van soorten. Dat is niet alleen van belang voor het koloniseren van groene gebieden in de stad. Het barrière-effect kan ook op een

Box 2: Hoe bestudeer je verstedelijking?

Het belang van ruimtelijke schaal en statistische aanpak

De effecten van verstedelijking op biodiversiteit werden onderzocht in een set van 27 studieplots van 3 x 3 km gespreid over de provincies Oost-Vlaanderen, Antwerpen, Vlaams-Brabant en het Brussels hoofdstedelijk gewest: 9 verstedelijkte gebieden (rood), 9 semi-verstedelijkte gebieden (geel) en 9 niet-verstedelijkte gebieden (groen). Het criterium voor deze categorieën werd bepaald door de bebouwingsgraad. Binnen iedere studieplot werd ook gekeken in kleinere studievlakken (200 x 200 m) van dezelfde drie categorieën van verstedelijking. Voor elke soortengroep werd binnen elke studieplot één kleiner studievlak van elke categorie verstedelijking met het juiste type habitat (grasland, vijver, enz.) bemonsterd. Door deze aanpak beschikten we over een ruimtelijk hiërarchische (kleine vlakken binnen grotere studieplots) en herhaalde bemonsteringsstrategie die systematisch werd bemonsterd voor elke soortengroep. Het is deze strak geregisseerde, systematische benadering over verschillende organismegroepen die het SPEEDY-project uniek maakte. Naast deze benadering met studievlakken analyseerden we ook de mate van

verstedelijking in concentrische cirkels met verschillende stralen rond de bemonsterde locaties (50, 100, 200, 400, 800, 1.600 en 3.200 meter). Voor nadere toelichting verwijzen we naar de publicaties in de vakliteratuur (Piano et al. 2017, Merckx et al. 2018).





Een brede waaier aan vissen beschouwt de stad als leefgebied. Dit betekent echter niet dat er geen uitdagingen zijn. (Driedoornige stekelbaars. © Vilda/Lars Soerink)

grotere landschappelijke schaal werken, vooral in een regio als Vlaanderen die een zeer diffuse en dus wijdvertakte verstedelijking kent. Vooral onder invloed van klimaatverandering zien we het belang toenemen van verplaatsingen op grote ruimtelijke schaal, onder meer om de optimale temperatuurzone te volgen. Mogelijk draagt de barrièrewerking van stedelijke gebieden voor meerdere soorten bij tot het afremmen van de noordwaartse verschuiving van het verspreidingsgebied door klimaatverandering (Krosby et al. 2010), al zal dit sterk verschillen tussen soorten. Mobiliteit is bij planten en dieren een complex gegeven in het stedelijk milieu en de ruimtelijke spreiding en bereikbaarheid voor soorten van groene zones in de stad kunnen sterk verschillen tussen steden (Bierwagen 2007). Kleine populaties kunnen door stedelijke uitbreiding genetisch geïsoleerd raken (Lourenço et al. 2017).

Omdat de mens als stadsbewoner voor voedsel en vele andere goederen aangewezen is op transport gaat verstedelijking gepaard met wegen- en andere infrastructuur. Ecologische effecten van dergelijke infrastructuur genieten al langer aandacht van ecologisch onderzoek omdat het leefgebieden versnipperd (Trombulak & Frissell 2000). Wegen, spoorwegen en kanalen vormen ook trajecten voor de passieve verplaatsing van (uitheemse) soorten.

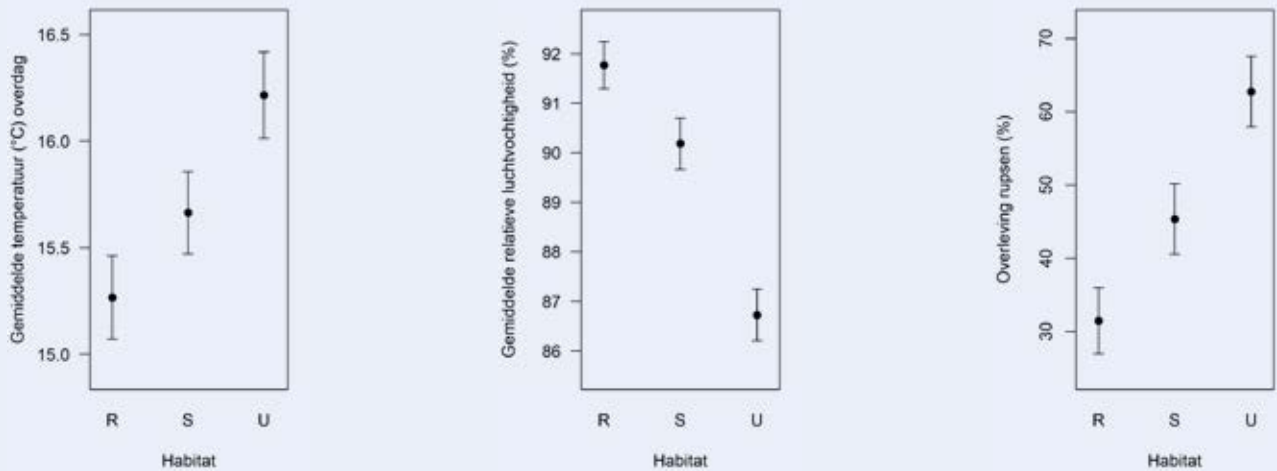
Gebouwen met veel glas kunnen dieren in verwarring brengen. Van vogels is bekend dat ze daar tijdens migratie of andere vluchten slachtoffer van kunnen worden. Ook waterinsecten worden soms door dergelijke gebouwen aangetrokken omdat ze

net als wateroppervlakken gepolariseerd licht weerkaatsen. De gebouwen werken dan als ecologische valstrikken (Robertson et al. 2013). Sommige vogels profiteren op hun beurt van dit tijdelijk verhoogd voedselaanbod rond en op de vensters van zulke gebouwen (Robertson et al. 2010). Ook zonnepanelen kunnen volgens eenzelfde principe waterinsecten misleidend aantrekken (Stanley et al. 2015, Szaz et al. 2016). Wanneer dieren leefgebied verkiezen dat niet deugt als habitat, hoewel er bruikbare alternatieven aanwezig zijn, spreken ecologen van een ecologische valstrik (Hale et al. 2016). Steden kunnen om verschillende redenen als ecologische valstrikken werken.

Stedelijk klimaat

Steden hebben een ander lokaal klimaat dan het naburige buitengebied. Het meest in het oog springend effect is het zogenaamd stedelijk hitte-eiland effect (**Box 3**). Stenen constructies, beton en asfalt absorberen veel zonnestraling en geven het opnieuw vrij als warmte. Bovendien zijn er ook tal van artificieel warmtebronnen in de stad, zoals motoren en huishoudelijke verwarming. Warmere omstandigheden en snelle afvoer van neerslag maken dat de stedelijke omgeving ook vaak een lagere lucht- en bodemvochtigheid kent. Door de dichte en opgaande bebouwing worden ook windpatronen beïnvloed (Bai et al. 2017). Gemiddeld genomen zijn windsnelheden lager in de stad, maar er kunnen ook bijzondere lokale turbulenties ontstaan. Deze veranderende windpatronen beïnvloeden tal van organismen. Soorten gebruiken wind als een belangrijk medium voor verplaatsingen (spinnen en sommige rupsen reizen aan een zijden draad) anderen hebben wind nodig voor de voortplanting

Box 3: Warme vegetaties in de stad: biologisch betekenisvol?



Argusvlinder. (© Kevin Feytons)

De lucht in de stad is vaak warmer dan buiten de stad. Het fenomeen staat bekend als het stedelijk hitte-eiland effect (zie ook verder in dit nummer: p. 69). Maar hoe zit dat op een microschaal die voor insecten van belang is? Onderzoekers van de UCL plaatsten een reeks van precieze thermometers

tussen lage, grazige vegetatie langs een gradiënt van verstedelijking (Kaiser et al. 2016). Deze instrumenten registreren automatisch de omgevingstemperatuur en relatieve vochtigheid. Bovenstaande figuren tonen mooi hoe de gemiddelde temperatuur (\pm standaardfout) systematisch toeneemt en de relatieve vochtigheid systematisch afneemt met verstedelijking. De temperatuur in de vegetatie neemt ook minder fors toe dan de globale luchttemperatuur (binnen stad vs. buiten de stad: $+1^\circ\text{C}$ in lage vegetatie, maar $+2$ tot $+5^\circ\text{C}$ voor luchttemperatuur; De Ridder et al. 2015). Is een graadje meer biologisch betekenisvol? Dat gingen we na door rupsen van de Argusvlinder, een warmteminnende soort, op graspollen in kleine kooitjes langs die gradiënt van verstedelijking uit te zetten en te volgen. Zoals je kunt zien op de figuur overleefden de rupsen dubbel zo goed in de warme stadsvegetaties dan in de koelere gelijkaardige vegetaties buiten de stad. Dat betekent evenwel niet dat de Argusvlinder goed zou gedijen in de stad. Als vlinder heeft hij diverse ecologische bronnen (bv. nectar) nodig die in de stad typisch schaars zijn. Voor verdere informatie verwijzen we naar Kaiser et al. (2016). U = urbaan, S = semi-urbaan, R = rural (niet urbaan).

(bv. windbestuivende planten). Als algemene deler zien we dat de stad in onze contreien meer zuidelijke omstandigheden biedt dan het buitengebied op dezelfde breedtegraad. Daarom interfereert verstedelijking ook met natuurlijke noord-zuid gradiënten in soortkenmerken. Zo kunnen exemplaren van eenzelfde diersoort naar het noorden toe kleiner (of net groter) worden, maar die patronen worden plaatselijk verstoord door warme steden (Beasley et al. 2018).

Geluids- en lichtvervuiling

Menselijke bedrijvigheid gaat vaak gepaard met lawaai. Verkeer, bouwactiviteit en motoren produceren een groeiend aantal decibels. Dit typisch stedelijk achtergrondgeluid kent vooral een lage geluidsfrequentie. Die frequenties kunnen interfereren met de communicatie van dieren, hun partnerkeuze en voortplantingssucces, en met het ontwijken van natuurlijke vijanden. De invloed van geluidsoverlast werd vooral bij vogels bestudeerd

(Slabbekoorn & den Boer-Visser 2006), maar werd recent ook gedocumenteerd bij vleermuizen (Luo et al. 2015) en insecten (Bunkley et al. 2017). In de stad verhogen vogels, zoals Koolmezen en Merels, de frequentie van hun geluid om minder te interfereren met de lage frequenties van het achtergrondlawaai. Maar niet alle soorten blijken dat te kunnen.

Steden worden ook gekenmerkt door veel nachtelijk kunstlicht. Het natuurlijk ritme van licht en duisternis wordt hierdoor erg verstoord. Het is pas de jongste jaren dat lichtvervuiling meer aandacht geniet onder ecologen (Gaston et al. 2013) en er valt nog veel te leren. De gevolgen blijken erg ingrijpend te zijn en dit op verschillende biologische niveaus, van cellen tot gemeenschappen. Voorbeelden omvatten de impact op de slaapkwaliteit van vogels (onderzoek Universiteit Antwerpen, Raap et al. 2015) en verminderde bestuiving van planten die op nachtvinders rekenen (Knop et al. 2017, van Langevelde et al. 2018). Bovendien

vormt de sterrenhemel bij diverse soorten een referentie voor migratie en oriëntatie. Straatverlichting kan ook in het buitengebied een belangrijke bron van verstoring zijn en op die manier verstedelijkings-effecten tot ver in de open ruimte brengen.

Complexe mengelmoes en veel mensen

We wezen er al op dat de combinatie van deze factoren tot complexe ecologische effecten kan leiden. Maar er is meer. De factoren kunnen elkaar ook versterken. Dat geldt bovendien ook voor urbanisatie als geheel in combinatie met andere milieuveranderingen zoals klimaatverandering. Extreme weersomstandigheden treden vaker op onder klimaatverandering, maar de impact op de omgeving kan nog versterkt worden in een stedelijke omgeving, waar ook een stedelijk hitte-eiland effect is. Daarom is er bijvoorbeeld groeiende belangstelling onder stadsplanners om de aircofunctie van straatbomen, stadsparken, vijvers, tuinen en andere groenzones in steden beter te begrijpen en er rekening mee te houden voor de stad van morgen (Oliveira et al. 2011).

Naast de diverse en vaak complexe veranderingen in het fysisch en chemisch milieu, wordt de stad uiteraard ook gekenmerkt door de aanwezigheid van erg veel mensen. Dat is een minder triviale opmerking dan ze lijkt. De aanwezigheid van mensen beïnvloedt het gedrag van heel wat diersoorten. Dat kan op directe wijze via angstresponsen, maar ook op indirecte wijze via voedselopportuniteiten (afval en voederen) of nestplaatsen in gebouwen. Voor die eerste factor dient niet alleen naar de mens zelf gekeken te worden, maar ook naar de negatieve effecten op

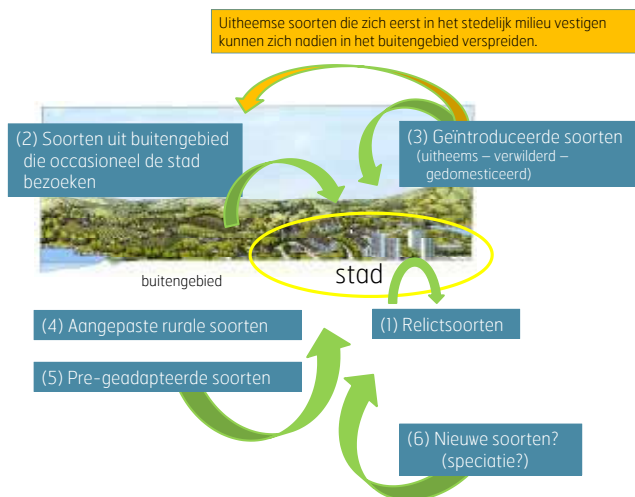
vogels en andere dieren van zijn geliefde huisdieren zoals katten en honden (Doherty et al. 2017, Loss & Marra 2017).

Ecologische gevolgen

Ecologie richt zich onder andere op het begrijpen van de verspreiding en talrijkheid van soorten in relatie tot omgevingsomstandigheden, en de studie van de invloed van gradiënten van verstedelijking vormt een belangrijke ecologische vraagstelling. Urbane ecologie is een prille wetenschappelijke discipline. Dat geldt nog meer voor urbane evolutionaire ecologie. We zien de jongste jaren specifieke handboeken (bv. Niemelä 2011) en nieuwe thematische vakbladen verschijnen (bv. Urban Ecosystems) over urbane ecologie. Ook in de algemene ecologische vakliteratuur zien we een snel groeiende belangstelling voor de diverse invloeden van verstedelijking op populaties, soorten, gemeenschappen, ecologische netwerken en ecosystemendiensten (Hahs & Evans 2015). De meeste stadsecologische studies analyseren veranderingen in soortenrijkdom langs gradiënten van verstedelijking. Soms wordt ook ingezoomd op de relatieve talrijkheid van bepaalde soorten. Soortenrijkdom blijkt vaak af te nemen met toenemende verstedelijking (Shochat et al. 2010), al kan het soortenaantal in stedelijk gebied cijfermatig gecompenseerd worden door de aanwezigheid van exotische soorten. Vaak wordt gesteld dat het totale aantal individuen niet daalt in de stad omdat vooral een beperkt aantal generalistische en vaak opportunistische soorten het goed doen in de stad. Dat beeld blijkt niet altijd te kloppen (Saari et al. 2016). Omdat urbane ecologie nog een relatief jong onderzoeksdomein



Jonge Huismus overschouwt zijn verstedelijkt leefgebied. (© Vilda Yves Adams)



Figuur 1. Stedelijke soortenmix. De stad wordt bevolkt door een bont gezelschap van soorten die vaak een heel andere ecologische achtergrond en geschiedenis kennen (groene pijlen en blauwe boxen). Categorie 1 (relictsoorten) betreft soorten die na verstedelijking van het buitengebied zijn blijven voorkomen in de stad, omdat ze voldoende bestand waren tegen de veranderde omgevingscondities, omdat ze zich evolutionair konden aanpassen of omdat ze langlevend zijn (i.e. een populatie die zichzelf op langere termijn niet in stand kan houden maar die nog steeds voorkomt). Categorieën 2 tot 5 zijn soorten die van elders, in het buitengebied komen. Categorie 2 betreft occasionele bezoekers, terwijl categorie 3 geïntroduceerde soorten betreft. Dit kunnen exoten zijn, gedomesticeerde dieren of verwilderde populaties die afkomstig zijn van gedomesticeerde dieren. Categorieën 4 en 5 betreffen soorten die vanuit het buitengebied de stad permanent hebben gekoloniseerd, ofwel omdat ze voldoende gepre-adapteerd waren aan de stadscondities, ofwel omdat ze zich via evolutie hebben aangepast aan de stadscondities. De oranje pijl wijst op de stad als (potentiële) bron voor uitheimse soorten die zich eerst in dit warme, verstoorde milieu vestigen en daarna ook het buitengebied kunnen koloniseren.

is, moet er nog veel basiskennis opgebouwd worden. Zo kunnen effecten van verstedelijking verschillen tussen steden, regio's en continenten. Dat bemoeilijkt eenvoudige veralgemeningen. Zo wordt in Europese steden vaker een negatief effect gevonden voor zowel soortenrijkdom als talrijkheid binnen soorten, maar is dat vaak niet zo in de Verenigde Staten (Saari et al. 2016). Een verklaring kan zijn dat Europese steden gemiddeld ouder zijn en een dichtere bebouwing kennen met minder groen dan in de VS.

Hoe verstedelijking de gemeenschappen van diverse taxonomische groepen in ons land hertekent, kan je elders in dit themanummer lezen (p. 62). Zo werd binnen het SPEEDY-consortium o.a. getoond dat de loopkevergemeenschappen in stedelijk gebied meer warmteminnende en mobiele soorten herbergen dan in rurale gebieden (Piano et al. 2017). Sommige ecologische profielen komen in de stad gemakkelijker aan hun trekken, terwijl andere helemaal uit de boot vallen. Het was al langer bekend dat steden kunnen selecteren tegen habitatspecialisten en dus vooral habitatgeneralisten huisvesten (Knop 2015), maar de jongste jaren krijgen we meer inzicht in de ecologische kenmerken van stadsbewoners.

Als individuele soorten beïnvloed worden door verstedelijking heeft dat ook gevolgen voor de ecologische relaties met andere soorten. Denk aan antagonistische of elkaar tegenwerkende relaties tussen predator en prooi, plant en herbivoor of gastheer

en parasiet, maar ook mutualistische of samenwerkende interacties zoals plant en bestuiver of gastheer en microbioom (het geheel van micro-organismen, vooral bacteriën). Dergelijke verbanden kunnen via diverse mechanismen veranderen in stedelijk gebied. Ook dat thema werd onderzocht in het SPEEDY-project en wordt besproken in dit themanummer (p. 75).

Darwin and the city

Er werd lange tijd verondersteld dat biologische evolutie via genetische wijzigingen een traag proces is. Recente fenomenen zoals verstedelijking zouden dan wel snelle, ecologische gevolgen hebben, maar niet noodzakelijk evolutionaire gevolgen. Die zouden immers meer tijd vergen. Niet dus, of toch niet altijd. Onder invloed van sterke selectiedruk kan je vooral bij kortlevende organismen 'snelle evolutie' waarnemen. Deze term wordt gebruikt wanneer genetische veranderingen zich voldoende snel laten gelden zodat ze een meetbaar effect hebben parallel met de ecologische verandering (Hairston et al. 2005). De tijdschalen van ecologische en evolutionaire veranderingen vallen dan samen of overlappen grotendeels.

Verstedelijking blijkt een leerrijke thematiek binnen deze context (McDonnell & Hahs 2015, Alberti et al. 2017). Een mooi voorbeeld van snelle evolutie in de stad werd vastgesteld bij vleugelstrepzaad *Crepis sancta* in Montpellier (Cheptou et al. 2008). In het buitengebied vormt deze plant twee zaadtypes: zware zaden die niet vergeraken en lichtere zaden met een pluusje voor grotere afstanden door de lucht. Of een plant meer of net minder van die mobiele zaden aanmaakt heeft een genetische basis. Onderzoekers stelden vast dat stedelijke populaties van deze plant procentueel minder van de mobiele zaden produceren dan de soortgenoten buiten de stad. In de stad vind je dit streepzaad vooral in de plantvakken op het voetpad. Zware zaden vallen in hetzelfde vak en overleven beter dan de mobiele zaden die vaker op het beton belanden. De mobiele zaden zorgden ervoor dat de planten het stadscentrum koloniseerden, maar eens gevestigd verliezen ze hun voordeel. De onderzoekers rekenden uit dat de geobserveerde verschillen al kunnen verschijnen na slechts vijf tot twaalf generaties van selectie.

Ook bij dieren zijn er voorbeelden van differentiatie door verstedelijking. Zo blijken Merels van bospopulaties te verschillen van stadsmereis en het betreft lichaamsbouw-, gedrags- en fysiologische kenmerken (Evans et al. 2010). Stadsmereis kunnen beter om met stress dan bosmereis, bleek uit onderzoek van hun stresshormonen wanneer ze gevangen worden (Partecke et al. 2006).

Evolutionaire veranderingen werden ook binnen het SPEEDY-project vastgesteld. Onderzoek hiernaar vergt een experimentele aanpak waarbij dieren bemonsterd worden in verschillende populaties langs een gradiënt van verstedelijking (**Box 1 en 2**) en vervolgens onder gestandaardiseerde omstandigheden worden opgekweekt tijdens meerdere generaties. Dat heet een 'common garden' benadering en laat toe na te gaan of verschillen tussen populaties een overerfbare component hebben en dus het gevolg zijn van evolutionaire divergentie. Doordat de stad gekenmerkt wordt door hogere temperaturen



Ook voor loopkevers is de stad een milieu met andere gemeenschappen dan in het buitengebied. Hier *Nebria brevicollis* (© ReinoutVerbeke)

kan je bijvoorbeeld verwachten dat de warmtetolerantie van soorten onder selectiedruk staat. Dat is trouwens niet alleen het geval voor landmilieus. Ook waterpartijen in de stad vertonen een stedelijk hitte-eiland effect. Dat kan leiden tot evolutie van warmtetolerantie van soorten, zoals werd aangetoond bij watervlooien van het genus *Daphnia* (Brans et al. 2017); elders in dit nummer lees je er meer over (p. 69). Onderzoek bij Azuurwaterjuffers *Coenagrion puella* toont ook aan dat stedelijke populaties via hun gedrag anders omspringen met pesticiden dan soortgenoten uit populaties in natuurgebied (Tüzün et al. 2015). Bruine sprinkhanen blijken in de stad vaker kenmerken te vertonen die samenhangen met een hogere mobiliteit (bijvoorbeeld langere vleugels, San Martín y Gómez & Van Dyck 2012). Verstedelijking leidt dus tot veranderingen in diverse functionele kenmerken (bouw, gedrag, fysiologie) van soorten die er kunnen overleven (Johnson & Munshi-South 2017). De stedelijke omgeving werkt met andere woorden als een selectieve filter. Het leidt tot functionele verschillen tussen populaties binnen en buiten de stad. Naast de invloed op de soortensamenstelling zien we dus dat de stad de soorten die wel nog voorkomen diepgaand kan veranderen.

Wanneer ecologische en evolutionaire responsen gelijktijdig optreden, kunnen ze elkaar ook beïnvloeden. Als de genetische samenstelling van een populatie verandert (d.i. evolutie), kan dat bijvoorbeeld gevolgen hebben voor de talrijkheid van de soort (d.i. ecologie). In de vakliteratuur wordt een dergelijke wisselwerking aangeduid met 'eco-evolutionaire' dynamieken. De stad blijkt een leerrijke omgeving voor de studie van deze dynamieken (Alberti

2015). Binnen het SPEEDY-project werd de wisselwerking tussen ecologie en evolutie bijvoorbeeld vastgesteld bij watervlooien (Cladocera) in een uitgebreide studie van meer dan tachtig vijvers verspreid over Vlaanderen (Brans et al. 2017).

De stad als leerrijk laboratorium

Omdat het stedelijk milieu gemiddeld warmer is dan het buitengebied, biedt urbane ecologie in het bijzonder perspectieven om onderzoek uit te voeren in een context van klimaatverandering. De stad simuleert als het ware het toekomstige klimaat voor een selectie van soorten (Youngsteadt et al. 2015). Daarvan maakten we ook binnen het SPEEDY-project gebruik (zie p. 69 in dit themanummer).

Is de stad een compleet nieuw milieu voor fauna en flora? Dat hangt ervan af. Op een geologische tijdschaal vormt verstedelijking een nieuw fenomeen. Maar of de stedelijke condities helemaal nieuw zijn, varieert naargelang de soort. Zo kan de stad voor sommige soorten bekeken worden als een surrogaat voor hun natuurlijk milieu. Dat is bijvoorbeeld het geval voor bepaalde soorten van rotsmilieus (bv. Gierzwaluw en Zwarte roodstaart). Dergelijke soorten vertonen als het ware een pre-adaptatie voor een leven in de stad. Voor andere soorten is de stad een totaal nieuw milieu, maar waarin ze nieuwe opportuniteiten kunnen aanboren. Een voorbeeld vinden we bij de Houtduif, die ondertussen al een 'stadsduif' lijkt te worden. Het leven in de stad veranderde bij deze duif meerdere aspecten van de levensstijl (bijvoorbeeld voedselkeuze, sociale structuur,

relatie met natuurlijke vijanden, Fey et al. 2015). Dan worden interacties met echte stadsduiven een relevante ecologische factor. Stadsecologen mogen bij gemeenschapsstudies exotische, maar ook gedomesticeerde en verwilderde soorten (bv. vliegduiven) niet uitsluiten, want ze maken allen deel uit van stedelijke gemeenschappen. Soorten die het goed doen in stedelijk milieu blijken ook een streep voor te hebben om andere gebieden en milieus succesvol in te palmen (Møller et al. 2015). **Figuur 1** toont een aantal mogelijke scenario's voor de oorsprong van de soorten die we in steden aantreffen. Steden kunnen ook een bron zijn van uitheemse en soms invasieve soorten die zich eerst in het warme, verstoorde milieu van de stad vestigen en daarna ook niet-verstedelijkte gebieden kunnen inpalmen (bv. het Veelkleurig Aziatisch lieveheersbeestje *Harmonia axyridis* in België, Adriaens et al. 2008).

Mens, stedelijk milieu en biodiversiteit

De mens leidt in toenemende mate een urbaan leven en spendeert bovendien gemiddeld almaar minder tijd in de natuur of het buitengebied dan enkele decennia geleden. In de vakliteratuur wordt er in deze context gewag gemaakt van het 'extinction-of-experience' syndroom (Miller 2005). Dit syndroom verwijst naar het schaars worden en 'uitsterven' van natuurcontact en wat daarvan de gevolgen zijn voor mens en maatschappij. Bovendien is er de jongste jaren groeiende belangstelling voor onderzoek naar de relaties tussen het contact met biodiversiteit en zowel fysieke als mentale gezondheid (Russell et al. 2013, Shanahan et al. 2015). Het belang van groene ruimte in de stad

geniet al langer aandacht, maar in welke mate zijn meer biodiverse stadsparken en tuinen van belang, niet alleen als leefgebied voor fauna en flora maar ook voor de mentale en fysieke gezondheid van de mens als stadsbewoner?

Het SPEEDY-project heeft onze kennis en inzichten over de invloed van verstedelijking op biodiversiteit in Vlaanderen en België vergroot. De stedelijke omgeving verandert de ecologische en evolutionaire responsen van soorten. Voor sommige groepen, zoals verscheidene insectengroepen, blijken de aantallen erg laag in de stad. Dit kan niet anders dan gevolgen hebben voor soorten die voor hun voeding en die van hun jongen afhankelijk zijn van deze prooi. Nu we over veel gegevens en nieuwe inzichten beschikken, lijkt het aangewezen om nieuwe onderzoeksvragen te stellen en ook meer toegepaste vraagstukken rond het beheer van publiek en privaat groen in steden en gemeenten verder uit te spitten. Voor een dergelijke aanpak dringt een verdere verruiming van de expertise buiten ecologie en evolutionaire biologie zich op. Biodiversiteit in de stad heeft immers veel raakvlakken met stadsplanning, gezondheid, architectuur, wegenbouw en infrastructuur, licht- en energiebeleid, enz. Gezien het uitgesproken verstedelijkt en dichtbevolkt karakter van Vlaanderen zou deze regio gebaat zijn bij verder onderzoek rond de stad van morgen en hoe biodiversiteit daarbij van belang kan zijn. En bij al die aandacht voor stedelijk groen mogen we niet vergeten dat het ook van belang is om maximaal in te zetten op het vrijwaren van de resterende open ruimte om te vermijden dat onze regio verder dichtslibt door bebouwing en verstedelijking.

SUMMARY

Van Dyck H., Merckx T., Lens L., Bonte D., Decaestecker E., Hendrickx F., Matthysen E., Stoks R., Volckaert F., Souffreau C. & De Meester L. 2018. Urbanisation and biodiversity through an ecological and evolutionary lens. *Natuur.focus* 17(2): 52-61 [in Dutch]

Our planet is urbanizing rapidly and Belgium (Flanders in particular) is characterized by a high degree of urbanization. Among biologists there is a growing interest to study the ecological and evolutionary consequences of urbanization since urban areas differ in multiple ways from the environments surrounding cities. During six years a consortium of Belgian biologists and their international network combined their efforts to study these impacts in a wide range of organisms, including both aquatic and terrestrial species and communities (e.g. bacteria, zooplankton, snails, butterflies and moths, grasshoppers, damselflies, fish, birds, etc.). This paper introduces the field of urban ecology and explores why evolutionary approaches are essential to unravel how organisms deal with these anthropogenic environmental conditions. We review in a highly selective way the ecological and evolutionary consequences of urbanization and introduce the aims and methods of the so-called SPEEDY-project. More detailed case-studies from the project are presented in the other articles of this special volume on biodiversity and urbanization.

DANKWOORD

Dank aan de federale dienst Belpo voor financiering van het SPEEDY-project P7-04 via het IUAP/PAI-programma. Hans Matheve (UGent) maakte het kaartje van Box 2. Dank aan alle onderzoekers en technici betrokken bij het SPEEDY-onderzoek en aan Dirk Maes voor het kritisch nalezen van het manuscript. Dank aan de redactie van *Natuur.focus* voor de belangstelling in ons werk en hulp bij de voorbereiding van dit themanummer.

AUTEURS

Hans Van Dyck is professor gedragsecologie aan het Earth & Life Institute van de UCL (Louvain-la-Neuve). Thomas Merckx is postdoctoraal onderzoeker in het team van Van Dyck. Luc Lens en Dries Bonte zijn professor ecologie aan het laboratorium voor Terrestrische Ecologie van de UGent. Frederik Hendrickx is senior onderzoeker aan het KBIN (Brussel) en gastprofessor aan de UGent. Erik Matthysen is professor ecologie in de Onderzoeksgroep Evolutionaire Ecologie van de UA Antwerpen. Ellen Decaestecker is professor biologie aan de KU Leuven, Campus Kulak Kortrijk. Robby Stoks, Filip Volckaert en Luc De Meester zijn professoren en Caroline Souffreau is postdoctoraal onderzoeker aan de Afdeling Ecologie, Evolutie en Biodiversiteitsbehoud, KU Leuven. Het SPEEDY-consortium werd gecoördineerd door Luc De Meester en Caroline Souffreau.

CONTACT

Hans Van Dyck (hans.vandyck@uclouvain.be)

REFERENTIES

- Adriaens T. et al. 2008. Invasion history, habitat preferences and phenology of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Belgium. *BioControl* 53: 69–88.
- Alberti M. 2015. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. *Trends in Ecology & Evolution*, 30: 114–126.
- Alberti M. et al. 2017. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 114: 8951–8956.
- Bai X. et al. 2017. Linking urbanization and the environment: conceptual and empirical advances. *Annual Review of Environment and Resources* 42: 215–240.
- Beasley D.E. et al. 2018. Urbanization disrupts latitude-size rule in 17-year cicadas. *Ecology and Evolution* 8:2534–2541.
- Bierwagen B.G. 2007. Connectivity in urbanizing landscapes: the importance of habitat configuration, urban area size and dispersal. *Urban Ecosystems* 10: 29–42.
- Bokony V. et al. 2018. Endocrine disruptors in breeding ponds and reproductive health of toads in agricultural, urban and natural landscapes. *Science of The Total Environment* 634: 1335–1345.
- Botias C. et al. 2017. Quantifying exposure of wild bumblebees to mixtures of agrochemicals in agricultural and urban landscapes. *Environmental Pollution* 222: 73–82.
- Brans K.I. et al. 2017. Eco-evolutionary dynamics in urbanized landscapes: evolution, species sorting and the change in zooplankton body size along urbanization gradients. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)* 372: 20160030.
- Bunkley J.P. et al. 2017. Anthropogenic noise changes arthropod abundances. *Ecology and Evolution* 7: 2977–2985.
- Cheptou P.-O., Carrue O., Rouifed S. & Cantarel A. 2008. Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 105: 3796–3799.
- De Ridder K. et al. 2015. Indicatoren van het stedelijk hitte-eiland in Vlaanderen. Studie uitgevoerd in opdracht van de Vlaamse Milieumaatschappij, MIRA/2015/05, VITO. (www.milieuraapport.be)
- Doherty T.S. et al. 2017. The global impacts of domestic dogs on threatened vertebrates. *Biological Conservation* 210: 56–59.
- Evans K.L. et al. 2010. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the Blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biological Reviews* 85: 643–667.
- Fey K. et al. 2015. Urbanisation of the Wood Pigeon *Columba palumbus* in Finland. *Landscape and Urban Planning* 134: 188–194.
- Gaston K.J. et al. 2013. The ecological impacts of nighttime light pollution: a mechanistic appraisal. *Biological Reviews* 88: 912–927.
- Habs A.K. & Evans K.L. 2015. Expanding fundamental ecological knowledge by studying urban ecosystems. *Functional Ecology* 29: 863–867.
- Hairston N.G. Jr et al. 2005. Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecology Letters* 8: 1114–1127.
- Hale R. et al. 2016. Ecological traps: current evidence and future directions. *Proceedings of the Royal Society (B)* 283: 20152647.
- Howard P.H. et al. 2010. Identifying new persistent and bioaccumulative organics among chemicals in commerce. *Environmental Science & Technology* 44: 2277–2285.
- Johnson M.T.J. & Munshi-South J. 2017. Evolution of life in urban environments. *Science* 358: eaam8327.
- Kaiser A. et al. H. 2016. The Urban Heat Island and its spatial scale dependent impact on survival and development in butterflies of different thermal sensitivity. *Ecology and Evolution* 6: 4129–4140.
- Knop E. 2015. Biotic homogenization of three insect groups due to urbanization. *Global Change Biology* 22: 228–236.
- Knop E. et al. 2017. Artificial light at night as a new threat to pollination. *Nature* 548: 206.
- Krosby M. et al. 2010. Ecological connectivity for a changing climate. *Conservation Biology* 24: 1686–1689.
- Loss S.R. & Marra P.P. 2017. Population impacts of free ranging domestic cats on mainland vertebrates. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15: 502–509.
- Lourenço A. et al. 2017. Trapped within the city: integrating demography, time since isolation and population-specific traits to assess the genetic effects of urbanization. *Molecular Ecology* 26: 1498–1514.
- Luo J. et al. 2015. Linking the sender to the receiver: vocal adjustments by bats to maintain signal detection in noise. *Scientific Reports* 5: 18556.
- McDonnell M.J. & Habs A.K. 2015. Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 46: 261–280.
- Merckx T. et al. 2018. Body-size shifts in aquatic and terrestrial urban communities. *Nature* (in druk).
- Miller J.R. 2005. Biodiversity conservation and the extinction of experience. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 430–434.
- Møller A.P. et al. 2015. Urbanised birds have superior establishment success in novel environments. *Oecologia* 178: 943–950.
- Niemelä J. 2011. *Urban Ecology: Patterns, processes and applications*. Oxford University Press.
- Oliveira S. et al. 2011. The cooling effect of green spaces as a contribution to the mitigation of urban heat: a case study in Lisbon. *Building and Environment* 46: 2186–2194.
- Partecke J. et al. 2006. Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European Blackbirds. *Ecology* 87: 1945–1952.
- Piano E. et al. 2017. Urbanization drives community shifts towards thermophilic and dispersive species at local and landscape scales. *Global Change Biology* 23: 2554–2564.
- Raap T. et al. 2015. Light pollution disrupts sleep in free-living animals. *Scientific Reports* 5: 13557.
- Robertson B.A. et al. 2010. Glass buildings as bird feeders: urban birds exploit insects trapped by polarized light pollution. *Acta Zoologica Academiae Hungaricae* 56: 283–293.
- Robertson B.A. et al. 2013. Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 525–560.
- Russell R. et al. 2013. Humans and nature: how knowing and experiencing nature affect well-being. *Annual Review of Environment and Resources* 38: 473–502.
- Saari S. et al. 2016. Urbanization is not associated with increased abundance or decreased richness of terrestrial animals. *Dissecting the literature through meta-analysis*. *Urban Ecosystems* 19: 1251–1264.
- San Martín y Gomez, G. & Van Dyck, H. 2012. Ecotypic differentiation between urban and rural populations of the grasshopper *Chorthippus brunneus* relative to climate and habitat fragmentation. *Oecologia* 169: 125–133.
- Shanahan D.F. et al. 2015. The health benefits of urban nature: how much do we need? *BioScience* 65: 476–485.
- Shochat E. et al. 2010. Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *BioScience* 60: 199–208.
- Slabbekoorn H. & den Boer-Visser A. 2006. Cities change the songs of birds. *Current Biology* 16: 2326–2331.
- Stanley M.C. et al. 2015. Emerging threats in urban ecosystems: a horizon scanning exercise. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13: 553–560.
- Szaz D. et al. 2016. Polarized light pollution of matte solar panels: anti-reflective photovoltaics reduce polarized light pollution but benefit only some aquatic insects. *Journal of Insect Conservation* 20: 663–675.
- Trombulak S.C. & Frissell C.A. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic environments. *Conservation Biology* 14: 18–30.
- Tüzün N. et al. 2015. Urbanisation shapes behavioural responses to a pesticide. *Aquatic Toxicology* 163: 81–88.
- van Langevelde F. et al. 2018. Declines in moth populations stress the need for conserving dark nights. *Global Change Biology* 24: 925–932.
- Youngsteadt E. et al. 2015. Do cities simulate climate change? A comparison of herbivore response to urban and global warming. *Global Change Biology* 21: 97–105.