

HOOFDSTUK 3 BIODIVERSITEIT ONDERZOEKEN

MATTY P. BERG
ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De natuur om ons heen is constant aan veranderingen onderhevig. Door menselijk handelen nemen soorten toe of af, verschijnen of verdwijnen. Moeten we ons zorgen maken over het functioneren van de natuur wanneer soorten verdwijnen? Deze vraag heeft de laatste decennia geleid tot veel onderzoek naar het ontstaan en het behoud van biodiversiteit en de betekenis die biodiversiteit heeft voor het functioneren van levensgemeenschappen. In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de resultaten die uit zulk onderzoek zijn gekomen.

Je hoeft maar een willekeurig natuurhistorisch tijdschrift open te slaan om te lezen over de achteruitgang en het lokaal verdwijnen van soorten door negatieve invloeden van de mens op zijn omgeving. Het gaat al jaren slecht met de bijen en dagvlinders, de akker- en weidevogels hebben het moeilijk en de diversiteit van planten die gebonden zijn aan voedselarme milieus holt achteruit (PLANBUREAU VOOR DE LEEF-OMGEVING 2009). In een dichtbevolkt land als Nederland vormt de kwaliteit van de natuur een probleem. Habitatvernietiging en -versnippering, verdroging, vermesting en verzuring zijn bedreigingen voor planten en dieren in veel levensgemeenschappen. De druk op populaties en levensgemeenschappen door deze bedreigingen wordt nog eens verhoogd door veranderingen in het klimaat. Met andere groepen gaat het juist wel beter in Nederland. Libellen en eencellige algen doen het steeds beter door een verbetering van de waterkwaliteit (KALKMAN ET AL. 2002, J. Simons pers. med.) en de diversiteit van sprinkhanen en warmteminnende planten neemt toe door opwarming van ons klimaat (KLEUKERS 2002, TAMIS ET AL. 2005). Deze voorbeelden geven aan dat de samenstelling van levensgemeenschappen niet constant is, maar voortdurend aan veranderingen onderhevig is. Er wordt dan ook veel onderzoek gedaan naar het in kaart brengen van het voorkomen van soorten en de veranderingen daarin. Met deze kennis zouden we beter in staat moeten zijn om onze biodiversiteit te beschermen.

Met het ondertekenen van 'Het verdrag inzake biologische diversiteit' in 1992, beter bekend als het Biodiversiteitsverdrag van Rio de Janeiro, heeft Nederland zich verplicht de biodiversiteit in eigen land te beschermen en ook de bescherming van de biodiversiteit in ontwikkelingslanden te ondersteunen (UNITED NATIONS 1992 – zie hoofdstuk 10). Sinds de ondertekening van dat verdrag is het denken over biodiversiteit, soortbescherming en natuurbeheer veranderd. Zo is er een toenemende belangstelling voor natuur en natuurbehoud, hetgeen zich vertaalt in onderzoek naar hoe we de biodiversiteit in Nederland het beste kunnen behouden en waar mogelijk versterken.

VEEL NIEUW ONDERZOEK

Door de achteruitgang in diversiteit en de toegenomen belangstelling hiervoor is in de afgelopen decennia het onderzoek naar biodiversiteit exponentieel toegenomen. Drie soorten vragen liggen aan de basis van dit onderzoek. De eerste vraag is: hoe meten we biodiversiteit (MAGURRAN 2004, PURVIS & HECTOR 2000)? Dit lijkt een makkelijk te beantwoorden

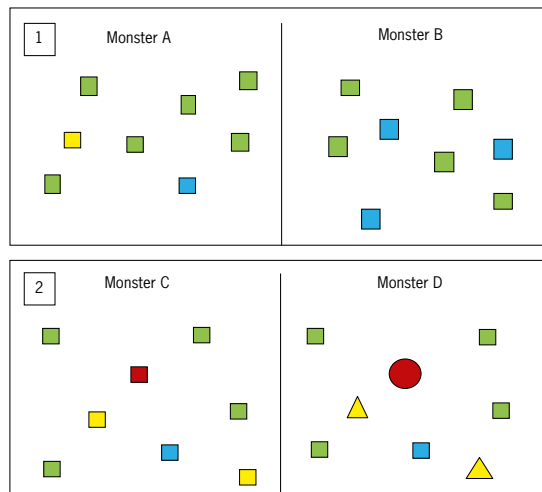
vraag, maar dat valt tegen. Soortenrijkdom kan worden uitgedrukt als het aantal soorten per gebied, maar deze definitie houdt geen rekening met het feit dat sommige soorten algemener zijn dan andere soorten (fig. 1, zie ook uitleg op p. 25). Of neem het volgende hypothetische voorbeeld van een gebied met twee soorten. De ene soort is kruipende boterbloem *Ranunculus repens*, de andere soort is scherpe boterbloem *Ranunculus acris* (zelfde genus), dan wel bosanemoon *Anemone nemorosa* (zelfde familie), grote klaproos *Papaver rhoeas* (zelfde orde), gevlekte rietorchis *Dactylorhiza majalis praetermissa* (zelfde klasse), lidrus *Equisetum palustre* (zelfde fylum), haas *Lepus europaeus* of bunzing *Mustela putorius* (ander rijk). De planten zijn concurrenten van elkaar, de haas eet planten (herbivoor) en de bunzing eet hazen maar geen planten (carnivoor). Zijn deze soortcombinaties met een gelijk aantal soorten maar met een toename in fylogenetische afstand en verschil in voedselkeuze even divers?

De tweede vraag is: hoe komt biodiversiteit tot stand en welke factoren bepalen de diversiteit van een gebied (ROSEN-ZWEIG 1995)? De evolutie heeft de diversiteit van het leven veroorzaakt (zie hoofdstuk 2). Door selectie en aanpassing aan milieuvariatie gaan soorten onderling van elkaar verschillen en neemt het aantal soorten op aarde toe. Maar de vraag welke factoren bepalend zijn voor bijvoorbeeld de samenstelling van de fauna op de kwelder van Schiermonnikoog is niet makkelijk te beantwoorden. Allereerst moet een soort het eiland weten te bereiken. Een vlieg of mug heeft hier een duidelijk voordeel boven een kwelderspringer of een pissebed die niet kan vliegen en op een andere manier op het eiland moet zien te komen. Eenmaal aangekomen moet een soort tegen overstromingen en sterke fluctuaties in het zoutgehalte bestand zijn. Kwelderspringers zijn hier uitstekend aan aangepast, maar de meeste vliegen en muggen veel minder. Heeft de soort het eiland bereikt en heeft het de juiste fysiologische aanpassingen om te kunnen overleven dan moet een soort om zich te kunnen handhaven ook nog concurreren met de reeds aanwezige soorten. Dit vraagt weer andere eigenschappen. De factoren die deze drie processen beïnvloeden werken op verschillende

Figuur 1
Illustratie van de verschillende metingen van diversiteit.

1. De relatie tussen het soorten-aantal en de gelijkvormigheid in de verdeling van de individuen over de soorten. Monster A heeft drie soorten en monster B heeft twee soorten. In monster B zijn de soorten veel meer gelijk in aanwezigheid. De diversiteit van monster B is dan ook groter dan die van monster A.

2. De relatie tussen het soorten-aantal en de mate van verschil tussen soorten. Monsters C en D zijn gelijkvormig in soorten-aantal (vier) en de verdeling van de individuen over de soorten (de kleuren). In monster C zijn de soorten aan elkaar verwant (zelfde vorm), in monster D zijn ze niet aan elkaar verwant (verschillende vormen). Monster D heeft dan ook een hogere functionele diversiteit. Voor verdere uitleg zie tekst.



ruimte- en tijdschalen en moeten geïntegreerd worden om te kunnen begrijpen hoe de samenstelling van de fauna op een kwelder tot stand komt en verandert in de tijd.

En de derde vraag is: hoe beïnvloedt biodiversiteit het functioneren en de stabiliteit van levensgemeenschappen in het algemeen en de leefomgeving van de mens in het bijzonder? Deze vraag komt voort uit de zorg die men heeft over de achteruitgang in diversiteit en de mogelijke consequenties die dit heeft voor de natuur om ons heen. Soms zijn er verschillende soorten die dezelfde functie in een ecosysteem hebben. Zo kent Nederland 52 soorten miljoenpoten die allemaal dood bladmateriaal eten en dus dezelfde functie in het ecosysteem hebben: die van afvaleter of detritivoor (BERG ET AL. 2008). Deze soorten zouden dus functioneel inwisselbaar kunnen zijn. Met andere woorden, de snelheid van de strooiselafbraak neemt wellicht niet af als we in een bepaald gebied een paar soorten miljoenpoten minder hebben. Recent onderzoek laat zien dat enige nuancering op zijn plaats is en dat de relatie tussen diversiteit en functie veel gecompliceerder is dan men op het eerste gezicht zou denken.

Het onderzoek dat op deze drie vragen een antwoord probeert te geven staat in dit hoofdstuk centraal. Biodiversiteit in brede zin wordt gedefinieerd als de verscheidenheid in genen in populaties en soorten, verscheidenheid van planten en dieren in levensgemeenschappen en verscheidenheid van ecosystemen in landschappen en biomen (biogeografische regio's), zowel op het land als in het water (HAWKSWORTH 1995). In dit hoofdstuk beperken we ons in eerste instantie tot soortenrijkdom. Maar de resultaten van veel onderzoek hebben ook betrekking op genetische diversiteit of de diversiteit van ecosystemen. In de volgende paragrafen gaan we wat dieper in op de drie bovengenoemde vragen en laten we zien wie er in Nederland onderzoek doen aan biodiversiteit.

HET METEN VAN SOORTENRIJKDOM

Om te kunnen bestuderen hoe bijvoorbeeld de biodiversiteit is verdeeld over het landschap of hoe snel deze verandert of afneemt, moeten we een eenheid van biodiversiteit hebben. In dit hoofdstuk is de soort de basale eenheid die we meten. Er zijn op dit moment wereldwijd ongeveer twee miljoen soorten beschreven, maar dat is maar een fractie van het aantal soorten dat op aarde voorkomt (zie onder). Zeer veel soorten wachten nog op een beschrijving. Het beschrijven van soorten is tijdrovend, maar nieuwe technieken maken het mogelijk een inhaalslag te maken.

Als soorten zijn beschreven en herkend kunnen worden kan men gebieden gaan inventariseren. Doel van een inventarisatie is om een beeld te krijgen welke soorten waar voorkomen. Het resultaat van inventarisaties is vaak een lijst met soorten per gebied of ecosysteem. Meestal beperkt een inventarisatie zich tot een of enkele groepen van organismen, vaak planten of vogels. Maar steeds vaker worden terreinen op zo veel mogelijk plant- en diergroepen onderzocht, de zogenaamde ATBI-benadering (Alle Taxa Biodiversiteit Inventarisaties – zie kader 1). Hoe meer groepen van organismen bij een inventarisatie worden betrokken, hoe hoger het aantal inventarisatiemethoden dat nodig is om tot een volledige beschrijving van de lokale biodiversiteit te komen.

Is eenmaal duidelijk welke soorten in een gebied voorko-

men dan zijn mogelijke patronen in lokale of globale diversiteit te beschrijven. Een probleem hierbij is dat het concept biodiversiteit vele gezichten kent. Soorten zijn ongelijk in aantal, in functie, in hun eigenschappen en in hun evolutionaire geschiedenis. Dit zijn allemaal aspecten waar men rekening mee dient te houden bij het beschrijven van de soortenrijkdom. Maar soortenlijsten zijn ook te gebruiken om veranderingen in de biodiversiteit, bijvoorbeeld onder invloed van het klimaat of beheersingrepen, te monitoren.

Wat is een soort?

We hebben al vele malen het woord 'soort' gebruikt. De soort is de basale eenheid in veel studies die levende wezens beschrijven, indelen, of hun relaties onderzoeken. Voor het kernbegrip soort zijn uiteenlopende definities in omloop. Het is dan ook helemaal niet zo makkelijk om een algemene omschrijving van een soort te geven. Er zijn altijd weer organismen te vinden die zich aan de definitie onttrekken. Een belangrijk kenmerk van individuen die tot dezelfde soort behoren is dat ze zich onderling kunnen voortplanten (kruisen), waarbij het ene individu het andere individu bevrucht en waarbij de nakomelingen vruchtbaar zijn. Individuen die tot twee verschillende soorten behoren kunnen soms wel kruisen, maar krijgen dan meestal geen of geen vruchtbare nakomelingen (het biologische soortbegrip). Veel soorten houden zich hier echter niet aan en hebben geen geslachtelijke voortplanting, maar bijvoorbeeld knopvorming, deling, of hebben zelfbevruchting. Bij veel soorten leggen de vrouwtjes onbevuchte eieren of produceren de vrouwelijke bloemen onbevuchte zaden waar toch een nakomeling uit komt (parthenogenese). Mannetjes of mannelijke delen van een bloem komen er niet aan te pas en zijn zelfs vaak afwezig. Omdat er geen recombinatie van genen optreedt, lijken alle nakomelingen als twee druppels water op hun moeder ('klonen'). Wanneer zijn er dan toch voldoende verschillen ontstaan door mutaties om over twee soorten te spreken?

Een tweede kenmerk van soorten is dat individuen van dezelfde soort meer eigenschappen met elkaar gemeen hebben dan met individuen van een andere soort. De individuen van een soort zijn, tenminste in hetzelfde levensstadium, min of meer gelijk in hun voorkeur voor voedsel, temperatuur en vochtigheid van hun leefomgeving en in de predatoren en parasieten die van ze leven (het ecologische soortbegrip). Deze eigenschappen zorgen ervoor dat de individuen van een soort een gemeenschappelijke niche bezetten. Een niche is de verzameling van omgevingsfactoren waarbij deze individuen voorkomen. Met andere woorden de woonruimte van de soort.

Het herkennen en beschrijven van soorten

Als de soort de basale eenheid is die we meten in biodiversiteitsstudies, zullen we de soorten moeten kunnen herkennen. Dat is makkelijker gezegd dan gedaan. In Nederland lukt dat goed met hogere planten en gewervelde dieren, hoewel daar ook al traditionele struikelblokken bij zijn zoals de grassen en cypergrassen, het herkennen van sommige zangvogels als ze niet zingen of bepaalde vissoorten waarvan je de wervels moet tellen. Van de ruim 42.000 in Nederland waargenomen soorten meercellige organismen, bestaat de

grote meerderheid uit kleine ongewervelde dieren: insecten, wormen, kreeftachtigen, bij de planten vele lastig te herkennen mossen, wieren en daarnaast duizenden schimmels. Die zijn veel moeilijker op naam te brengen. Om al die organismen te determineren heeft men tal van boeken en artikelen nodig. Veel soorten zullen alleen herkenbaar zijn voor echte specialisten. Het herkennen en classificeren van alle soorten van de wereld is een van de grootste, volgens sommigen vrijwel onmogelijke, opgaven van de biologie. Dit is natuurlijk in tropische gebieden een veel lastiger probleem dan in Nederland. Wie ooit heeft meegewerkt aan

een ATBI (zie kader 1) weet dat ook in gematigde streken het grootste probleem is om elke groep organismen te bemonsteren en op naam te brengen. Taxonomen zijn de specialisten die de organismen beschrijven en indelen, en zorgen voor de noodzakelijke determinatieliteratuur. Het geschatte aantal soorten dat nu beschreven is bedraagt al zo'n 1.900.000 (CHAPMAN 2009, INTERNATIONAL INSTITUTE FOR SPECIES EXPLORATION 2010, zie ook de getallen in dit boek). Het werkelijke aantal soorten ligt volgens recente berekeningen ergens tussen de vier en acht miljoen (HAMILTON ET AL. 2010, NOVOTNY ET AL. 2002). De veel hogere schattingen van tientallen miljoenen

ATBI - ALLE TAXA BIODIVERSITEIT INVENTARISATIES

KADER 1

Menig land wordt geïnventariseerd op de aanwezigheid van planten, gewervelde dieren en een flink aantal insectengroepen. Voor veel landen zijn naamlijsten voor een scala aan organismen beschikbaar. Samen bieden deze naamlijsten een goed inzicht van de soortenrijkdom van een land, of kan aan de hand van een combinatie van lijsten uit omliggende landen een schatting van de diversiteit worden gemaakt. De biodiversiteit van Nederland is ten opzichte van andere landen zeer goed onderzocht.

De verspreiding van veel soorten in Nederland is, vaak op een zeer fijne schaal, in kaart gebracht. Van veel soorten weten we waar ze voorkomen, of kunnen we op basis van onze kennis voorspellen waar we ze kunnen verwachten. Het inventariseren van de soortenrijkdom van een gebied op zo veel mogelijk groepen organismen is daarentegen nog relatief weinig uitgevoerd. Deze zogenaamde Alle Taxa Biodiversiteit Inventarisaties (ATBI) hebben tot doel zo veel mogelijk soorten te vinden in een bepaald gebied en zo uitspraken te doen over de diversiteit ervan. Veel van deze ATBI's worden uitgevoerd in natuurgebieden, bijvoorbeeld in The Great Smokey Mountains National Park (vs) (www.dlia.org/atbi) of de Alpi Marittime/Mercantour Natural Parks in Zuid-Europa (<http://atbi.eu/mercantour-maritime>).

In Nederland is het aantal ATBI's op een hand te tellen. Maar ze zijn daarom niet minder interessant. Sinds 1995 wordt de Kaaistoep, een natuurgebied dat wordt beheerd door de Tilburgse Waterleiding-Maatschappij bij Tilburg, door de plaatselijke KNNV-afdeling geïnventariseerd op zo veel mogelijk groepen (<http://www2.knnv.nl/tilburg>). Het is een halfnatuurlijk beekdallandschap en heide-boslandschap en is waarschijnlijk het best onderzochte stukje Nederland op het voorkomen van planten en dieren. Aan het begin van het biodiversiteitjaar 2010 stond de teller op 6850 soorten paddenstoelen, planten, insecten en overige dieren. Ongeveer 75% van de soorten zijn dieren, de overige 25% bestaan uit planten, mossen, korstmossen, algen en paddenstoelen. Van de on-

geveer 5000 soorten dieren nemen de insecten het grootste aantal soorten voor hun rekening, ongeveer 90%. Van de ongeveer 4500 insecten behoort driekwart tot de kevers, vliegen en muggen, vliesvleugeligen en vlinders. Er zijn ongeveer 250 soorten spinnen waargenomen. Tijdens het onderzoek zijn 50 nieuwe soorten voor Nederland verzameld, vooral planten, paddenstoelen, kevers, vliegen, en wespen en mieren. Bovendien had de Kaaistoep een aantal primeurs voor de wereld zoals de bochelvlieg *Diplonevra zuijleni*. De verdeling van de soorten wordt wel beïnvloed door de beschikbare taxonomische kennis om de soorten op naam te brengen. Wat deze ATBI aantoont is dat bij gericht en langdurig inventariseren, met veel specialisten, veel nieuwe soorten zijn te ontdekken. De teller van de Nederlandse biodiversiteit telt dus door, niet af.

Een tweede voorbeeld is de inventarisatie van het Naturalis-terrein te Leiden in 2008. Deze ATBI is interessant omdat het hier 7 ha stedelijk gebied betreft. Het terrein bestaat uit gebouwen omgeven door parkeerterreinen, wegen en fiets-

paden, berm, tuinen en sloten. Op voorhand zou men hier niet zo veel soorten verwachten. Groot was echter de verbazing van de vele vrijwilligers die het terrein hebben geïnventariseerd dat in een relatief korte tijd 1573 meercellige soorten zijn waargenomen (SMIT ET AL. 2009, SMIT & REEMER 2009; voor de complete soortenlijst zie ook <http://science.naturalis.nl/atbi>). Van schimmels en paddenstoelen (79 soorten), tot planten (296) en ongewervelde en gewervelde dieren (1194 soorten). Bovendien werden 13 soorten waargenomen die voorheen niet voor Nederland bekend waren, en zelfs een nieuwe soort voor de wetenschap, een nog te beschrijven schildwesp van het genus *Rhysipolis*. Dat zo veel soorten op een klein stukje stedelijk gebied voorkomen geeft aan dat het stedelijk milieu niet per definitie een soortenarme steenwoestijn hoeft te zijn. Deze ATBI is gestopt in 2008 en daarmee nog niet compleet: het betrof nog geen kalenderjaar. Uit zulke inventarisaties blijkt dat we ook de Nederlandse biodiversiteit maar erg beperkt kennen.



Naturalis-terrein



Kaaistoep

(o.a. ERWIN 1982, MAY 1988) worden nu als onwaarschijnlijk gezien. Momenteel worden er jaarlijks zo'n 18.000 nieuwe soorten beschreven (INTERNATIONAL INSTITUTE FOR SPECIES EXPLORATION 2010). En zeker niet alleen in de tropen, ook in Europa worden jaarlijks nog zo'n 700 soorten land- en zoetwaterdieren beschreven (FONTAINE ET AL. 2010). Als we in dit tempo doorgaan, komen we er met een paar honderd jaar wellicht nog niet. Er wordt dan ook wel gesproken van de biodiversiteitscrisis: soorten sterven sneller uit dan we ze kunnen benoemen. Het probleem is echter nog ernstiger. Van veel beschreven soorten bestaan helemaal geen goede recente beschrijvingen en afbeeldingen, laat staan determinatiesleutels. Dus ook die soorten kunnen we niet herkennen, tenzij we de originele exemplaren in de collecties opzoeken. Maar een taxonoom doet meer dan soorten beschrijven. Het belangrijkste deel van zijn werk is het bepalen van de verwantschappen tussen soorten en daarmee het bouwen aan de boom van het leven (zie ook hoofdstuk 4). Daarbij worden steeds meer moderne gereedschappen zoals moleculair onderzoek gebruikt. Helaas zit het de taxonomen niet mee. Hun onderzoek wordt nogal eens – ten onrechte – als stoffig gezien, de publicaties kunnen door hun omvang vaak niet terecht in hoog scorende tijdschriften en het aantal (betaalde) taxonomen neemt sterk af. Taxonomen zoeken al enige tijd oplossingen om op een handige manier door de rijstebrijberg van onbeschreven soorten te komen. Oplossingen worden zowel gezocht in webtechnologie, als in moleculaire methoden, met name DNA-barcoding. Dit zijn veelbelovende ontwikkelingen waar ecologen en biodiversiteitsonderzoekers voor hun onderzoek in belangrijke mate van afhankelijk zijn.

Webtechnologie

Een omvangrijk probleem voor taxonomen bij het benoemen van nieuwe soorten is dat ze rekening moeten houden met een enorme hoeveelheid oude literatuur. Voor de regels van naamgeving geldt het principe van prioriteit, met andere woorden, de oudste naam telt, en wel vanaf Linnaeus (1753 voor planten en 1758 voor dieren). In de meeste taxonomische revisies worden al die oude publicaties weer opgerakeld, en bij veel groepen gebeurt dat telkens weer. Er is dus een enorme redundantie in publicaties, deels ook veroorzaakt door de eisen die aan soortbeschrijvingen in publicaties worden gesteld. Als er nu per organismegroep één website zou zijn die al die kennis samenvat, hoeft niet al die ballast telkens weer herhaald te worden. Specialist kunnen zich dan beperken tot die ene webpublicatie en deze telkens weer verbeteren (de zogenaamde 'web-revision'). Dit idee werd als eerste fanatiek gepromoot door de Engelse ecooloog Charles Godfray (GODFRAY 2002). Mede als reactie op zijn ideeën volgde een scala aan webprojecten (kader 2). Een deel van deze projecten is bedoeld om taxonomen meer te laten samenwerken. Deze webpagina's bieden methoden aan waarmee zij gezamenlijk aan taxonomische soortpagina's (in de zogenaamde 'scratchpads' van de Encyclopedia Of Life; www.eol.org) kunnen schrijven. Veel specialisten zijn al begonnen taxonomische webpagina's maken die Godfrays ideaal dichterbij brengen. Andere interessante ontwikkelingen zijn webpagina's met als doel biodiversiteitsgegevens overal in de wereld toegankelijk te maken.

Voor de gebruiker die dieren of planten wil determineren komen er ook steeds meer webpagina's beschikbaar (kader 2). Het internet biedt goede mogelijkheden om moderne determinatiemethoden te gebruiken. Deze zijn veel gebruiksvriendelijker dan de vaak lastige traditionele dichotome sleutels, waar de gebruiker een keuze moet maken tussen twee alternatieve beschrijvingen. De gebruiker kan nu simpelweg kiezen welke kenmerken hij wil gebruiken. Hoewel er heel wat software beschikbaar is om deze sleutels te maken (DALLWITZ 2009, WALTER & WINTERTON 2007), wordt er op het web nog maar beperkt gebruik van gemaakt. Interactieve sleutels worden wel op cd-rom of dvd-rom aangeboden (o.a. de Heukels' Flora: VAN DER MEIJDEN 2007). De nieuwe generatie palmtops, intelligente telefoons en webtechnologie zouden in combinatie met interactieve sleutels fantastische hulpmiddelen voor het veld kunnen opleveren. Softwareontwikkeling vindt al plaats (www.phylodiversity.net/palmkey), en inmiddels komen er producten op de markt voor iPhone, iPad e.d., waaronder een versie van de Heukels' Flora (VAN DER MEIJDEN 2010) en een gids voor vogels van Noord-Europa (BIRGUIDES 2010). Veldwerk zal er over tien jaar heel anders uitzien.

Morfospecies en DNA-barcoding

Bovengenoemde webinitiatieven maken veel informatie toegankelijker en leiden wellicht tot een afname van redundante publicaties, maar lossen nog niet het probleem op van het herkennen en beschrijven van de rijstebrijberg onbeschreven soorten. Met name de ecooloog en de taxonoom die de diversiteit in de tropen willen beschrijven komen grote aantallen soorten tegen die ze met geen mogelijkheid op naam kunnen brengen of allemaal als nieuw beschrijven. Om toch te kunnen rekenen met het soortenaantal gebruikt men het concept 'morfospecies', ook wel RTU ('recognizable taxonomic unit') genoemd. De gevangen organismen worden bekeken, niet op naam gebracht, maar gesorteerd aan de hand van de zichtbare kenmerken. Naderhand worden ze in groepen samengebracht van op elkaar lijkende individuen die wellicht één soort representeren: de morfospecies. Ook hiervoor moet iemand over een tamelijk goede kennis van een groep beschikken, anders worden de relevante kenmerken niet gezien. Bij de ene groep gaat dat makkelijker dan bij de andere, waar men bijvoorbeeld eerst preparaten van genitaliën moet maken om soorten te herkennen (zoals bij veel insecten). Hoewel een surrogaat, helpt het wel om de grote diversiteit die bijvoorbeeld is gevonden bij het zogenaamde 'foggen' van tropische bossen (ERWIN 1983, STORK 1991) in te delen. Bij 'foggen' wordt een hele boom in een mist van insecticide gezet en alle gedode of verdoofde exemplaren worden onder de boom opgevangen. Hieruit is een schatting te maken van de lokale diversiteit, maar deze resultaten worden ook weer gebruikt om schattingen te maken hoeveel soorten er in de tropen en zelfs op de hele wereld potentieel voorkomen (ERWIN 1982, STORK 1993). Het is duidelijk dat de kwaliteit en kennis van degene die de monsters sorteert van grote invloed is op het resultaat, en juist daarom is er ook kritiek op het concept (KRELL 2004). Bovendien is deze methode zeer milieuvriendelijk. Een mooie nieuwe methode is de DNA-barcode. Deze barcode is geen streepjescode uit de supermarkt, maar de analogie

WEBTECHNOLOGIE

Webtechnologie wordt steeds belangrijker voor zowel taxonomen als ook voor ecologen en natuurhistorisch geïnteresseerde amateurs. Het aantal websites met belangrijke informatie over soortenlijsten en soortdeterminaties neemt explosief toe. Hieronder geven we een aantal belangrijke ontwikkelingen weer, in min of meer chronologische volgorde.

Uit de in de tekst beschreven ideeën van Godfray volgde het proefproject CATE waar een online-behandeling van de pijlstaartvlinders (www.cate-sphingidae.org) en de aronskelkfamilie (www.cate-araceae.org) werden gemaakt (GODFRAY ET AL. 2007). Bij een groot project dat de Europese taxonomische instituten meer moest laten samenwerken (EDIT: 'towards an European Distributed Institute of Taxonomy', www.e-taxonomy.net) werd een nieuw stuk gereedschap voor taxonomen ontwikkeld: de zogenaamde 'scratchpads' (SMITH ET AL. 2009). Dit is een soort webpagina met bijbehorende taxonomische werktuigen. Taxonomen kunnen deze webpagina gebruiken om in samenwerking hun favoriete dier- of plantengroep te beschrijven, en alle mogelijke illustraties te plaatsen. Op <http://scratchpads.eu> kan men vele voorbeelden zien, zoals die van de vliegenpagina (<http://diptera.myspecies.info>), of een familie van vliegen, de Milichiidae (<http://milichiidae.info>), kwekers van kakkerlakken (<http://blattodea-culture-group.org>), eetbare champignons van het geslacht *Agaricus*. (<http://agaricus.myspecies.info>) of zoiets als 'The Global Plants Initiative' (<http://gpi.myspecies.info>).

Hiermee blijkt dat dit initiatief aanslaat. Veel specialisten weten deze scratchpads te vinden, en van onderop taxonomische webpagina's te maken die Godfrays ideaal dichterbij brengen. Nadeel van dit initiatief is dat inhoudelijke sturing ontbreekt en de scratchpads niet met elkaar in verbinding staan. Om dit op te vangen bedacht de bekende mieren-specialist en schrijver Ed Wilson al eerder het project 'Encyclopedia of Life' (WILSON 2003), met de bedoeling om van elke soort op aarde een pagina te maken (www.eol.org). Deze projecten hoeven elkaar niet te bijten. Momenteel wordt al samengewerkt om resultaten uit scratchpads naar de 'Encyclopedia of Life' om te zetten. Andere interessante ontwikkelingen, geïnitieerd door het

online-tijdschrift ZooKeys, maken het mogelijk informatie van een scratchpad onmiddellijk te publiceren in een tijdschrift, dan wel om in het tijdschrift gepubliceerde beschrijvingen direct te publiceren op de webpagina van genoemde Encyclopaedia. De nieuwe soortnamen (van dieren) worden dan meteen toegevoegd aan de databank van de zoölogische nomenclatuurcommissie Zoo-

site bevat de naamlijst van alle soorten planten en dieren die tot nu toe in ons land zijn gevonden. Steeds meer naamlijsten staan online, maar men moet wel opletten dat er naast de officiële door taxonomen gemaakte lijsten ook tal van privé-websites zijn met soms mindere betrouwbare, vaak overgetypte en niet bijgehouden lijsten. Belangrijke en betrouwbare naamlijsten voor de

Europese land- en zoetwaterdieren zijn te vinden op de website van Fauna Europaea (www.faunaeur.org). Hier zijn ook verspreidingskaartjes van de soorten te vinden. Voor Europese (en andere) zeeorganismen is de website van MARBEF (www.marbef.org/data/erms.php) te raadplegen. Algaebase is een website voor alle algen en wieren (www.algaebase.org) en Index Fungorum (www.indexfungorum.org/names/names.asp) en Mycobank (www.mycobank.org) voor de schimmels. Voor de hogere planten is er de nog niet complete Euro+Med PlantBase (www2.bgbm.org/EuroPlusMed/results.asp) en de wereldwijde International Plant Names Index (www.ipni.org). Veel wereldnaamlijsten worden gezamenlijk ontsloten via de 'Catalogue of Life' van het Species-2000-project (www.sp2000.org). De Europese lijsten worden binnenkort samengebracht onder het PEST project (www.eu-nomen.eu/pesti).

Ook de omvangrijke berg van oude literatuur wordt momenteel via het web toegankelijk gemaakt in de Biodiversity Heritage Library (BHL) (www.biodiversitylibrary.org). In dit project wordt alle oude taxonomische literatuur gescand,

en daar is men momenteel al heel ver mee. Op 25 augustus 2010 was de stand 42.984 titels, in totaal 31.218.165 bladzijden, inclusief Nederlandse tijdschriften als Tijdschrift voor Entomologie, Het Nederlandsch Kruidkundig Archief en al heel wat oude Nederlandse boeken, zoals een oude editie van de Flora van Heukels of de bekende Coleoptera Neerlandica van Everts (1898-1922). Momenteel is men ook in Nederland bezig met vergelijkbare projecten, en heeft NCB Naturalis al zijn zoölogische en geologische tijdschriften al online gezet (www.repository.naturalis.nl). De taxonoom hoeft steeds minder vaak zelf naar de bibliotheek om fotokopietjes te maken van artikelen en boekhoofdstukken.



VASTSTELLEN VAN BIODIVERSITEIT (VANGSTMETHODEN)

Organismen verschillen sterk in afmeting en in levensstrategieën (o.a. op basis van GIBB & OSETO 2006, SOUTHWOOD & HENDERSSEN 2000). Voor veel organismen zijn specifieke inventarisatiemethoden en -technieken ontwikkeld. Algen, wieren, mossen en vaatplanten verschillen in het milieu waarin ze voorkomen (land of water) en in afmeting (microscopisch tot macroscopisch). Deze factoren zijn mede bepalend voor de keuze van de techniek die nodig is om hun diversiteit vast te stellen.

Mariene milieu

Vastzittend of bodembewonend

- Transecttelling hard substraat (wieren, algen, zeeanemonen)
- Steekboommonster (wormen, schelpdieren, kreeftachtigen)
- PVC-platen of drijvende vlotjes (vestiging vastzittende dieren)

Vrijbewegend

- Handvangsten (omdraaien stenen e.d.: pissebedden, krabben, schelpdieren)
- Kornet (garnalen, krabben, vissen)
- Transecttellingen (aangespoelde dieren en wieren, vogels)
- Permanente kwadraten (wieren, poliepen en anemonen)
- Planktonnet (algen, zoöplankton)
- Fuiken (kreeften, vissen)
- Verrekijker en/of telescoop (zeevogels)

Terrestrisch milieu

Vastzittend (schimmels, mossen, korstmossen, vaatplanten)

- Handverzamelen (eventueel per oppervlakte-eenheid)
- Permanente kwadraten (proefvlak op vaste positie)

Vliegende dieren

- Transecttelling (dagvlinders, libellen, sprinkhanen, vogels)
- Malaiseval (vliegen, muggen, wespen)
- Gele bakken met water en zeep (kevers, vliegen, wespen)
- Raamval (mieren, wantsen, schorskevers)
- Vlindernet/sleepnet (alle groepen; diverse uitvoeringen)
- Autonet (muggen, kevers)
- Pyramideval (vliegen, kevers)
- Lichtval (nachtvlinders, kokkerjuffers, muggen)
- Manitobaval (dazen)
- Feromoonval (nachtvlinders, specifieke soorten)
- Kooldioxideval (muggen, sluipvliegen)
- Batdetector en/of geluidsopname (vleermuizen, zingende sprinkhanen en krekels, zingende vogels)
- Nestkasttelling (broedvogels)
- Territoriumkartering (broedvogels)
- Radar (trekvogels)
- Mistnetten (trekvogels)

Lopende en kruipende dieren

- Handvangsten (omdraaien stenen en dood hout: pissebedden, miljoenpoten, kevers, slakken, wormen, amfibieën, reptielen)



Handvangsten (o.a. slakken, pissebedden, insecten)



Verrekijker en telescoop (vogels)



Vegetatieopname



Malaiseval (insecten)

Dieren verschillen daarnaast in hun bewegelijkheid (vastzittend tot lopend of vliegend) en afmeting, hetgeen van belang is voor de juiste keuze van de inventarisatiemethode. Bij een ATBI is een indrukwekkend arsenaal aan methoden en technieken nodig om de lokale biodiversiteit in kaart te brengen. Hieronder staan enkele methoden om soorten te inventariseren, met tussen haakjes erachter enkele voorbeeldgroepen.

- Potval/buisval (al dan niet met lokmiddelen of op speciale plaatsen: kevers, mieren, pissebedden, duizendpoten, miljoenpoten, spinnen)
- Tullgren/McFayden/Berlese-bodemextractie (mijten, springstaarten)
- Oostenbrink-bodemextractie (aaltjes, potwormen, beerdiertjes, vliegen- en muggenlarven)
- Flotatie (kleine bodembewoners)
- Bodemschudmonster (amoeben, trilhaardiertjes, zweephaardiertjes)
- Kleefval (schorsbewoners)
- Cryptozoa-plaat (grotere bodemfauna, reptielen, loopkevers, pissebedden, miljoenpoten)
- Zuigbuisen
- Klopscherm (boombewonende insecten en spinachtigen)
- Kooldioxideval (teken)
- Elektrische bodemextractie (wormen)
- Inloopval (muizen)
- Vogelbraakballen (schedels muizen, schilden grote kevers)
- Sporen (knaag, keutels, nesten, pootafdrukken, wissels)
- Afzoeken voedselplanten (bladmijners, galvormers, rupsen)
- 'fogging' met insecticide (boomkruifnafauna)
- Afzoeken en zeven van dode grotere dieren (aaskevers, vliegen)
- Afzoeken en zeven van mest (mestkevers, andere kevers, vliegen)

Aquatisch milieu

Vastzittend

- Handvangst (kokerjuffers, muggenlarven, poliepen, aangroei)
- Aangroei-glasjes of PVC-platen (algen, poliepen)
- Hark (waterplanten, kranswieren)
- Afzoeken waterplanten (plantenetende insecten, poliepen, sponzen, mosdiertjes, weekdieren, wormen, eencelligen)
- Afzoeken stenen (weekdieren, bloedzuigers, platwormen, mosdiertjes, sponzen, poliepen, larven steenvliegen, haften, muggen)

Vrijbewegend

- Planktonnet (algen, zoöplankton)
- Handnet (kevers, wantsen, muggenlarven, kreeftachtigen, kokkerjuffers, vissen, amfibieën)
- Kleine zeven (kevers, wantsen, vooral uit oevervegetatie)
- Fuiken (vissen, amfibieën, rivierkreeften, wolhandkrabben, grote waterkevers)
- Zegen en kruisnet (vissen)
- Hengelregistratie (vissen)
- Elektrisch net (vissen)
- Towval (ongewervelden)
- Birdge-Ekman-dreg (ongewervelden)



Piramideval (insecten)



Sleepnet (o.a. kevers en wantsen)



Loklicht (insecten, vooral vlinders)



Geluidsopname (sprinkhanen)



Tullgren-extractie (o.a. springstaarten en mijten)



Flesval (insecten)



Potval (bodembewonende ongewervelden)



Klopscherm (o.a. kevers, wantsen, rupsen)



Raamval (insecten)



Autonet (insecten)



Zuigbuis (allerlei ongewervelden)



Fuik (zoetwaterkreeften)



Raamval (insecten)



Grondmonster (o.a. springstaarten en mijten)



Aangroeiplaatjes (mariene organismen)



Elektrisch net (zoetwatervissen)



Inloopvallen (kleine zoogdieren)



Schepnet (macro-evertbraten)



Bodemextractor



Insectenstofzuiger



Cryptozoa-plaat (o.a. amfibieën en reptielen, loopkevers, pissebedden)



Buisval met wijn (o.a. mieren, kevers)

is opvallend: een bepaald stukje DNA wordt gebruikt om alle organismen te proberen te herkennen (SAVOLAINEN ET AL. 2005), en misschien ooit ook te bepalen met een lezer die je in de hand kunt houden. Inmiddels is wel duidelijk dat zo'n universeel stukje DNA niet bestaat, maar bij de meeste dieren lukt het wel met een stuk van ongeveer 650 basen van het mitochondriaal gen Cytochroom-Oxidase 1 (kortweg COI of COXI) (HEBERT ET AL. 2003, HOGG & HEBERT 2004, JANZEN ET AL. 2005, RATNASINGHAM & HEBERT 2007). Bij planten moet altijd een combinatie van ten minste twee genen van de chloroplast gebruikt worden (rbcL en matK) (CHASE ET AL. 2005, FORD ET AL. 2009). Bij schimmels en eencelligen weer andere genen, bijvoorbeeld ribosomale genen (18S, 28S) of de ertussen liggende 'internal transcribed spacer' (ITS) (SEIFERT 2009). Er zijn nogal wat toepassingen te bedenken, maar twee doelen zijn nu voor ons van belang: ten eerste determinatie van bekende soorten en ten tweede herkennen van nieuwe soorten. De databank groeit en is voor bijvoorbeeld vlinders al flink van omvang (augustus 2010: 48.676 soorten). Met een snelle DNA-bepaling van bijvoorbeeld een pootje kan men de meeste soorten grotere vlinders uit Noord-Amerika en Europa al met hulp van de databank determineren (DEWAARD ET AL. 2009). Hiermee is het dus ook mogelijk om rupsen, eieren of poppen te determineren. Men moet zich wel blijven realiseren dat ook DNA binnen een soort varieert en er dus geen absolute barcode is die bij alle individuen honderd procent identiek is! Zeker als de geografische afstand tussen populaties toeneemt zal het verschil in DNA-barcode groter worden.

Daarnaast geeft de DNA-barcode de mogelijkheid om in een groot monster ongedetermineerde organismen, zonder ze op naam te brengen, toch een schatting te maken van het aantal soorten. Hoewel een absoluut verschil tussen soorten niet bestaat, zijn er wel wat vuistregels en kan men bijvoorbeeld samen met het morfospeciesconcept een betere schatting krijgen van het aantal aanwezige soorten. Met het groeien van de barcodedatabases zal de determinatie geleidelijk betrouwbaarder worden en kan men bijvoorbeeld in de toekomst eerder bepaalde sequenties opnieuw proberen te determineren. Met name in analyses van tropische fauna's, maar ook bij Europese en Noord-Amerikaanse fauna's worden vaak nieuwe cryptische soorten ontdekt (HEBERT ET AL. 2004, JANZEN ET AL. 2009, MONAGHAN ET AL. 2005). Dit zijn soorten die sterk lijken op reeds beschreven soorten, maar die op basis van morfologische kenmerken nog niet waren herkend.

De DNA-barcode methode is niet geheel zonder kritiek. Naast de enigszins ongefundeerde angst dat het DNA de traditionele taxonomie zou beconcurreren of zelfs laten verdwijnen (WHEELER 2005), zijn er terechte kritieken op de aard van het voor de dieren gekozen mitochondriaal gen of de gebruikte statistische analyses (DASMAHAPATRA ET AL. 2009, RUBINOFF ET AL. 2006, SONG ET AL. 2008, STEINKE ET AL. 2005). Feitelijk heeft DNA-barcoding de taxonomie veel meer opgeleverd in extra financiële ondersteuning dan menig ander initiatief. De DNA-barcode heeft ook geleid tot een hoge mate van organisatie van onderzoekers die zich er mee bezig houden. Zo is er een wereldorganisatie (CBOL) met instituten als leden (www.barcodeoflife.org/what-is-cbol), een Europese afdeling (ECBOL: <http://www.ecbol.org/>) en specialistische groepen voor bepaalde diergroepen, zoals alle vissen of alle vlinders

(www.fishbol.org, www.lepbarcoding.org). Zeker is echter dat barcoding voor de komende generaties biologen en allerlei gebruikers die soorten moeten herkennen onmisbaar zal worden. Het wachten is op het zakformaatapparaatje dat iedereen als een mobiele telefoon of GPS in het veld kan meenemen om soorten te determineren.

Het beschrijven van lokale soortenrijkdom

Veel van onze natuurgebieden zijn in kwaliteit achteruitgaan. Verdroging, verzuring, vermessing en versnippering eisen hun tol en veel zeldzame en gevoelige soorten zijn in aantal verminderd of zelfs verdwenen. Maar hoe is de kwaliteit van natuurgebieden te meten? En als men deze achteruitgang in biodiversiteit wil stoppen of met beheermaatregelen wil herstellen, hoe weet men dan dat ingrijpen in het landschap ook resultaat heeft? Daarvoor moet je het gebied gaan inventariseren en monitoren. Een inventarisatie is het vaststellen van het aantal soorten in een lokaal omschreven gebied en het maken van een soortenlijst, soms aangevuld met het aantal individuen van een soort. Is eenmaal vastgesteld hoeveel en welke soorten in een natuurgebied voorkomen dan is de kwaliteit van de plaatselijke natuur te beoordelen. Dit kan helpen bij het nemen van beslissingen over het al dan niet aankopen van natuur, bijvoorbeeld ten behoeve van het realiseren van de Ecologische Hoofdstructuur (EHS). Het kan ook gebruikt worden bij het vaststellen van de status van een natuurgebied. Waardevolle gebieden, met een aantal zeldzame soorten en habitattypen, krijgen bijvoorbeeld een door de Europese Unie toegekende Natura 2000-kwalificatie, die een betere bescherming zou moeten bieden. Komen er bedreigde soorten voor dan is het wellicht mogelijk om via specifiek beheer deze soorten extra te ondersteunen. Door middel van monitoren, de inventarisatie van een gebied over langere tijd, zijn voor- of achteruitgang van natuurwaarden te signaleren. Een nadere bestudering van de veranderingen in de samenstelling van de levensgemeenschap is nodig om vast te stellen welke factoren ten grondslag liggen aan de waargenomen verandering en wat daar aan te doen is.

Hoe een inventarisatie eruit ziet is sterk afhankelijk van het doel en de organismen die men wil inventariseren. Voor het maken van een soortenlijstje van planten of paddenstoelen zijn enkele bezoeken in de juiste tijd van het jaar meestal wel voldoende. Maar om een indruk te krijgen van de aanwezige zweefvliegen of kortschildkevers moet het terrein meermalen worden bezocht om een goed beeld te krijgen. Sommige diergroepen, zoals de meeste bodeminsecten, onttrekken zich bovendien aan het zicht. Deze groepen zijn soms met veel moeite te vangen, met zeer specialistische en inventieve methoden (kader 3). En dan zijn die soorten in het veld dikwijls ook niet op naam te brengen en moet thuis de binoculaire of microscoop eraan te pas komen. Inventariseren kan dus zeer tijdrovend zijn en de vraag die zich dan snel opdringt is 'wanneer is het genoeg'? Het is haast ondoenlijk om alle soorten zweefvliegen te vangen, vooral de zeldzame soorten. Gelukkig is te schatten, als althans het gebied voldoende is bezocht, en bij voorkeur op een standaardwijze is bemonsterd, hoeveel soorten er maximaal voorkomen. Dit is uit te rekenen met een zogenaamde verzadigingscurve, waarin voor elk nieuw bezoek (x-as) het

aantal nieuw gevonden soorten (*y*-as) cumulatief wordt uitzet. Bij een toename van het aantal bezoeken wordt het aantal nieuw gevangen soorten steeds kleiner en zal de curve afvlakken. Met een wiskundige formule is aan de hand van de punten in de grafiek te schatten hoeveel soorten er maximaal leven in het inventarisatiegebied en hoeveel bezoeken je potentieel zou moeten afleggen om al die soorten te vangen (zie voor meer informatie Magurran 2004).

Voor het beoordelen van effecten van beheermaatregelen moet het gebied over langere tijd worden gevolgd en met een vaste methode geïnventariseerd om veranderingen in de soortensamenstelling te kunnen meten. Bij planten gebeurt dit vaak met permanente kwadraten (pqs), vakken van een bepaalde afmeting die op een vaste plek in het veld liggen en eens in de zoveel tijd bezocht worden. Bij libellen, vlin-ders, broedvogels en amfibieën lopen de onderzoekers een aantal keer per jaar een vast traject, vaak gedurende vele jaren, en noteren de waargenomen soorten. Hoe langer dit wordt volgehouden, hoe waardevoller de gegevens worden. Voor een goed beeld van de natuurwaarden van een gebied en om beter in staat te zijn om het succes van een beheer-maatregel te beoordelen zouden zo veel mogelijk groepen in een inventarisatie- of monitoringsproject moeten worden betrokken.

Het vergelijken van soortenrijkdom

Zoals we in de inleiding en in figuur 1 al aangaven is het nog niet zo makkelijk om de soortenrijkdom in een getal te vangen. Een voor de hand liggende maat is het tellen van het aantal aanwezige soorten. Op eenvoudige wijze zijn natuurgebieden dan op basis van het aantal gevonden soorten met elkaar te vergelijken. Deze meest simpele biodiversiteitsmaat gaat echter voorbij aan het feit dat niet alle soorten in gelijk aantal aanwezig zijn. Er zijn zeer algemene en zeldzame soorten. Figuur 1.1 illustreert de relatie tussen het soortenaantal en de gelijkvormigheid in de verdeling van de individuen over de soorten. De monsters A en B zijn afkomstig uit twee verschillende natuurresevaten. Beide monsters hebben evenveel individuen. Op het eerste gezicht lijkt monster A diverser dan monster B, want monster A heeft drie soorten en monster B heeft twee soorten. Maar de kans is groter dat je met het willekeurig verzamelen van twee individuen uit elk monster twee verschillende soorten hebt gevangen in monster B dan in monster A. In monster B zijn de soorten veel meer gelijk in aanwezigheid. Een gebied met 100 soorten is niet bijster divers als 99,9% van de individuen die je tegenkomt tot één soort behoort. Om deze reden is een grote verscheidenheid aan diversiteits-indexen ontwikkeld (MAGURRAN 2004). Een diversiteitsindex is een maat voor de variatie in soortenrijkdom. Elke index heeft zijn eigen sterke en zwakke punten. Bij veel van de indexen heeft de frequentie waarin soorten voorkomen een grote invloed op de berekende soortenrijkdom. Een gebied met tien soorten, waarbij elke soort ongeveer even talrijk is, is volgens sommige indexen soortenrijker dan een gebied met 100 soorten waarin de grote meerderheid van alle individuen tot dezelfde soort behoren. Met andere woorden: een gelijkmatige verdeling van de individuen over de soorten geeft een hoge biodiversiteit. In het natuurbeheer ligt de nadruk vaak op de aanwezigheid van zeldzame soorten. In

onderzoek naar de voor- of achteruitgang van natuurwaarden wordt dan vaak een index gekozen die juist wel gevoelig is voor aanwezigheid van veel en zeldzame soorten.

Voor belangrijke processen in de natuur, bijvoorbeeld bestuiving of bladafbraak, maakt het aantal soorten vaak niet zo veel uit. Hier ligt de nadruk meer op hoe verschillend de eigenschappen van de soorten zijn. Figuur 1.2 geeft een voorbeeld van de relatie tussen het soortenaantal en de mate van verschil tussen soorten. De monsters C en D zijn afkomstig uit twee verschillende natuurresevaten. Op het eerste gezicht zijn monsters C en D gelijk in het aantal soorten en gelijk in de verdeling van de individuen over de soorten. Maar in monster C zijn de soorten aan elkaar verwant (bv. vier grassoorten) en in monster D zijn ze niet aan elkaar verwant (bv. twee grassoorten, een kruid en een struik). In monster D zijn de soorten meer verschillend in uiterlijk, zoals vorm, afmeting, chemische samenstelling van het blad, bloeiwijze, worteldiepte, overwinterstrategie, enzovoorts. Deze eigenschappen zijn belangrijk voor het functioneren van planten in relatie tot hun groei, overleving en voortplanting. Monster D heeft dan ook een hoge functionele diversiteit. Ecologen willen weten of soortenrijkdom een rol van betekenis speelt in het functioneren van de natuur. Zij selecteren meestal een index waarin naast het aantal soorten vooral het verschil tussen soorten tot uitdrukking komt. Deze indexen zijn ook gevoelig voor de frequentie waarin soorten voorkomen maar zijn ongevoelig voor aanwezigheid van zeldzame soorten. Onderzoekers gebruiken vaak verschillende indexen bij het beschrijven van een levensgemeenschap om gebruik te maken van de sterke punten van elke index.

Patronen in soortenrijkdom

Reeds lang zijn biologen geïnteresseerd in waargenomen patronen in het voorkomen van planten en dieren. Zowel op lokaal niveau, bijvoorbeeld een kalkgrasland, als op globaal niveau, bijvoorbeeld alle kalkgraslanden in Noordwest- en Midden-Europa, is veel onderzoek uitgevoerd naar het in kaart brengen van patronen in soortenrijkdom. Doel van dit onderzoek is om te begrijpen wat de sleutelfactoren zijn die de verspreiding van groepen planten en dieren bepalen. Dit onderzoek wordt gedaan vanuit twee invalshoeken, de habitat en het organisme. In het onderzoek waarin de nadruk meer op de habitat ligt bestuderen we hoe diversiteit in een habitat verandert over het landschap. In dit type onderzoek ligt het accent op het aantal soorten en het patroon zelf. Het is meer beschrijvend. Ligt de nadruk op het organisme dan richt het onderzoek zich meer op de veranderingen in soortensamenstelling en op patronen in de eigenschappen van de soorten. Hier staat de soort centraal en mogelijke mechanistische verklaringen voor de gevonden patronen. Het moge duidelijk zijn dat beide benaderingen nodig zijn om patronen in diversiteit te begrijpen en dat de scheidslijn tussen beide typen onderzoek niet altijd even duidelijk is. Hieronder bespreken we beide typen onderzoek.

Vanuit de habitat

Tijdens een excursie naar het Robbenoordbos bij Den Oever, in de kop van Noord-Holland, zijn op een windstille, warme dag zo'n tien soorten libellen en juffers waar te nemen.



▲ **Figuur 2**
Vogels uit het Amsterdamse Bos: (a) ransuil *Asio otus*, (b) boomkruiper *Certhia brachydactyla* en (c) vink *Fringilla coelebs*.

De wateren van dit bos zijn rijk aan voedingsstoffen en liggen een deel van de dag in de schaduw. De libellengemeenschap bestaat dan ook voornamelijk uit soorten die minder kritisch zijn in hun biotoopkeuze, zoals bijvoorbeeld gewone oeverlibel *Orthetrum cancellatum* en lantaarntje *Ischnura elegans*. In zijn meest simpele vorm is de soortenrijkdom het aantal soorten dat in een bepaald biotoop in een omschreven gebied leeft. Dit noemen we ook wel alfa(α)-diversiteit. Met andere woorden, de diversiteit van een lokale levensgemeenschap, vaak gemeten op een bepaald tijdstip, in dit geval van enkele voedselrijke slootjes met een zandbodem omgeven door bos. Dit is de meeste gebruikte maat voor soortenrijkdom.

Libellen zijn goede vliegers en het is niet uitgesloten dat sommige individuen ook langs slootkanten zijn te vinden die niet in de schaduw liggen, aan de rand van het bos en de daar omheen gelegen polders. Hier is de waterkwaliteit en het microklimaat anders en zijn naast enkele algemene soorten ook wat meer kritische soorten te vinden, bijvoorbeeld de watersnuffel *Enallagma cyathigerum*. De typische eigenschappen van meer open gelegen wateren maakt dit biotoop geschikt voor een aantal andere soorten. Zij zouden makkelijk naar het Robbenoordbos kunnen vliegen, maar de omstandigheden zijn daar voor hen ongeschikt. Wat dus opvalt is dat bij een grotere actieradius, wanneer verschillende biotopen die met elkaar in verbinding staan worden bezocht, de diversiteit aan juffers en libellen toeneemt. Dit noemen we bèta(β)-diversiteit, of de verandering in diversiteit met een verandering in biotopen. Het is de diversiteit in een ecosysteem, in dit voorbeeld het bos

met het daaromheen liggende land. In en rondom het Robbenoordbos komen zo'n 20 soorten libellen en juffers voor (BOUWMAN ET AL. 2008) en door het grotere oppervlak en de verscheidenheid aan biotopen is de β -diversiteit dus hoger dan de α -diversiteit. Naarmate er meer verschillende biotopen in een ecosysteem aanwezig zijn of de biotopen meer van elkaar verschillen neemt de β -diversiteit ten opzichte van de α -diversiteit sneller toe.

Ongeveer 20 km ten westen van het Robbenoordbos liggen de duinen. Hier is het water vooral voedselarm en licht zuur, duidelijk anders van samenstelling dan in het bos. Deze biotopen liggen niet alleen meer geïsoleerd van de wateren in en rond het Robbenoordbos, maar hier leven ook de echte specialisten, zoals gevlekte witsnuitlibel *Leucorhina pectoralis* en zwarte heidelibel *Sympetrum danae*. Zij zijn veel kritischer in hun biotoopkeuze. Hydrologisch en ecologisch gezien vormen de duinen met het daarachter gelegen land op zand een eenheid. Het aantal libellensoorten in de kop van Noord-Holland ligt rond de 30 (BOUWMAN ET AL. 2008), hoger dan het aantal rond het bos. Met een vergroting van de schaal van het ecosysteem naar de schaal van het landschap neemt de diversiteit dus verder toe. Dit noemt men de gamma(γ)-diversiteit of de diversiteit in het landschap. Bij een verdere schaalvergroting, heel Nederland, zal het aantal soorten libellen en juffers verder toenemen. In het oosten van het land leven veel soorten die in hun voorkomen zijn beperkt tot de hogere zandgronden, bijvoorbeeld de rombouten *Gomphus*. In Nederland komen 53 soorten libellen en juffers voor, veel meer dan in het Robbenoordbos of de kop van Noord-Holland vallen waar te nemen (NEDERLANDSE VERENIGING VOOR LIBELLENSTUDIE 2002).

Het libellenvoorbeeld laat zien dat soortenrijkdom sterk afhankelijk is van de ruimtelijke schaal waarop men kijkt. Van een lokale naar een globale schaal neemt het aantal soorten toe. Dit principe gaat op voor het merendeel van de planten- en diergroepen. De bekende Britse ecooloog Whittaker (1972) was een van de eersten die een onderscheid maakte tussen de verschillende ruimtelijke schalen van diversiteit. Hij gaf aan dat het belangrijk is om een onderscheid te maken tussen de diversiteit binnen een biotoop, de diversiteit binnen een ecosysteem waartoe diverse biotopen behoren en de diversiteit aan ecosystemen in het landschap. De reden is dat de verklaring voor de waargenomen diversiteit afhankelijk is van de schaal waarop je kijkt. Op de kleinste schaaleenheid, de schaal van je monster is diversiteit vooral afhankelijk van lokale milieuomstandigheden en de aanpassing van de aanwezige soorten aan dat milieu. Op een gemiddelde ruimtelijke schaal is vooral de aanwezigheid van verschillende biotopen bepalend voor de soortenrijkdom en de mate van verschil in milieuomstandigheden tussen biotopen. En op de schaal van het landschap spelen naast de genoemde factoren ook geologische processen en de verbinding tussen biotopen en ecosystemen en het gemak waarmee soorten via dispersie tussen ecosystemen kunnen bewegen een grote rol (ETTEMA & WARDLE 2002). Recent onderzoek laat zien dat voor het vinden van een verklaring voor veranderingen in de samenstelling van een lokale levensgemeenschap over de tijd alle drie de schalen van belang zijn (ETTEMA & WARDLE 2002, HOLYOAK ET AL. 2005). Dit komt doordat levensgemeenschappen in een versnipperd land-

schap met elkaar in verbinding staan. Lokale verschuivingen in de samenstelling van een levensgemeenschap zijn dus niet alleen te verklaren door veranderingen in de milieuomstandigheden, bijvoorbeeld in temperatuur of vochtigheid, in voedselaanbod of aanwezige concurrenten en predatoren. De mate waarin, en de wijze waarop biotopen met elkaar in verbinding staan en het verschil in dispersievermogen van de aanwezige soorten zijn mede bepalend voor lokale veranderingen in de samenstelling van de levensgemeenschap. Een voorbeeld: twee soorten waterkevers concurreren om een schaarse hulpbron in een duinpoeltje. Waterkever A kan deze hulpbron beter benutten dan waterkever B, en zal op den duur soort B uit het poeltje verdringen. Maar als waterkever B een groot dispersievermogen heeft dan komt er een constante stroom vrouwtjes naar het poeltje om eieren af te zetten. Hierdoor wordt lokaal uiterst van soort B in het poeltje voorkomen, ondanks het feit dat de concurrentiekracht van waterkever B eigenlijk te laag is voor overleving. Zonder deze grotere ruimtelijke schaal erbij te betrekken is niet te begrijpen waarom soort B nog steeds voorkomt in het duinpoeltje. Dit netwerk van met elkaar verbonden levensgemeenschappen kan dus zorgen voor stabiele populaties van soorten in een biotoop (BERG 2010). Het belang van deze hiërarchie van ruimtelijke schalen en de integratie van deze schalen in onderzoek naar biodiversiteit geldt niet alleen voor het land, maar net zo goed voor het zoete en zoute water. Alleen zijn in het geval van het mariene milieu de schaaleneheden een stuk groter.

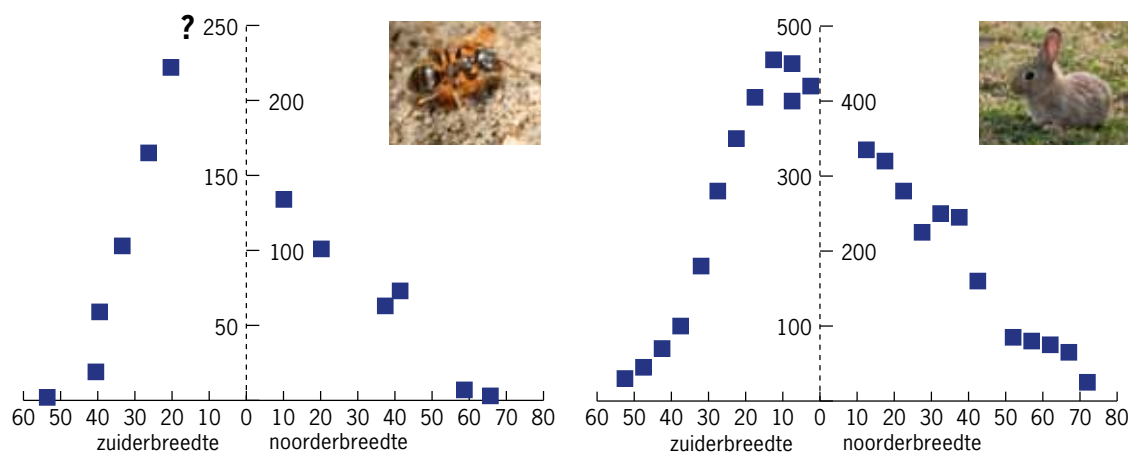
Vanuit het taxon

Wanneer men op een gemiddelde zomerse dag het Amsterdamse Bos bezoekt en een aantal uren kijkt en luistert naar vogels dan valt een aantal zaken op. De eerste waarneming is dat er waarschijnlijk heel veel merels *Turdus merula*, vinken *Fringilla coelebs*, en koolmezen *Parus major* worden gezien of gehoord. Maar een veel groter aantal soorten is men waarschijnlijk maar een enkele keer tegengekomen, bijvoorbeeld sperwer *Accipiter nisus*, tuinfluiter *Sylvia borin* of boomkruiper *Certhia brachydactyla*. En sommige vogels die in het bos tot broeden komen, bijvoorbeeld zomertortel *Streptopelia turtur* en ransuil *Asio otus*, zijn wellicht gemist. Met andere woorden; algemeenheid is een uitzondering, zeldzaamheid is de regel. De tweede waarneming is dat meeste soorten die in het Amsterdamse Bos leven in Neder-

land algemeen tot zeer algemeen zijn (fig. 2). Merels, koolmezen en tuinfluiters komen bijna overal voor. Een derde waarneming is dat de meest voorkomende vogels klein van stuk zijn. De studie van de vogelbevolking van het Amsterdamse Bos leert dat de vogelbevolking bestaat uit een relatief gering aantal, over het algemeen kleine soorten, die meestal in lage aantallen in het bos aanwezig zijn, maar wijd verspreid in Nederland voorkomen. Deze observatie gaat niet alleen op voor de vogels van het Amsterdamse Bos maar geldt ook voor andere biotopen en andere soortgroepen, in andere landen en continenten. Het is een algemeen waar te nemen patroon in de biodiversiteit (GASTON & BLACKBURN 2000). De verklaring voor dit patroon is niet zo makkelijk te geven. Dit komt deels omdat het onderzoek zich voornamelijk heeft gericht op de invloed van lokale omstandigheden, zoals het voedselaanbod en nestgelegenheid en de invloed van concurrentie en predatie op schommelingen in populatieomvang van vogels. Deze studies blijken niet in staat te zijn een sluitende verklaring te geven voor patronen in soortenrijkdom, aantallen individuen en lichaamsgrootte in een gebied. Factoren en processen die de rijkdom van vogels op de schaal van landen en jaren beïnvloeden moeten in het onderzoek worden betrokken en niet van één locatie maar van meer locaties, over een aantal jaren (GOSS-CUSTARD 1993). Om een voorbeeld te geven, de populatiegrootte van de boomklever *Sitta europaea* in het Amsterdamse Bos wordt ook beïnvloed door de populatieomvang van deze soort in de duinen en op de Utrechtse Heuvelrug. Deze populaties staan onderling in verbinding en maken deel uit van een grotere 'metapopulatie'. Studies op een grotere biogeografische schaal zijn dus noodzakelijk om de vogelsamenstelling van het Amsterdamse Bos te begrijpen.

Wat bepaalt regionale soortenrijkdom?

De onderzoeksgebieden macro-ecologie en biogeografie houden zich bezig met het verklaren van patronen in biodiversiteit van taxa die optreden op de schaal van landen en continenten. Typische vragen in dit vakgebied zijn bijvoorbeeld: (i) waarom zijn sommige taxa zo soortenrijk, (ii) waarom zijn er zo veel zeldzame soorten, (iii) waarom zijn er veel meer kleine soorten, (iv) waarom kennen sommige soorten geen grotere verspreiding en (v) waarom komen er zo veel soorten in de tropen voor (BLACKBURN & GASTON 2003)?

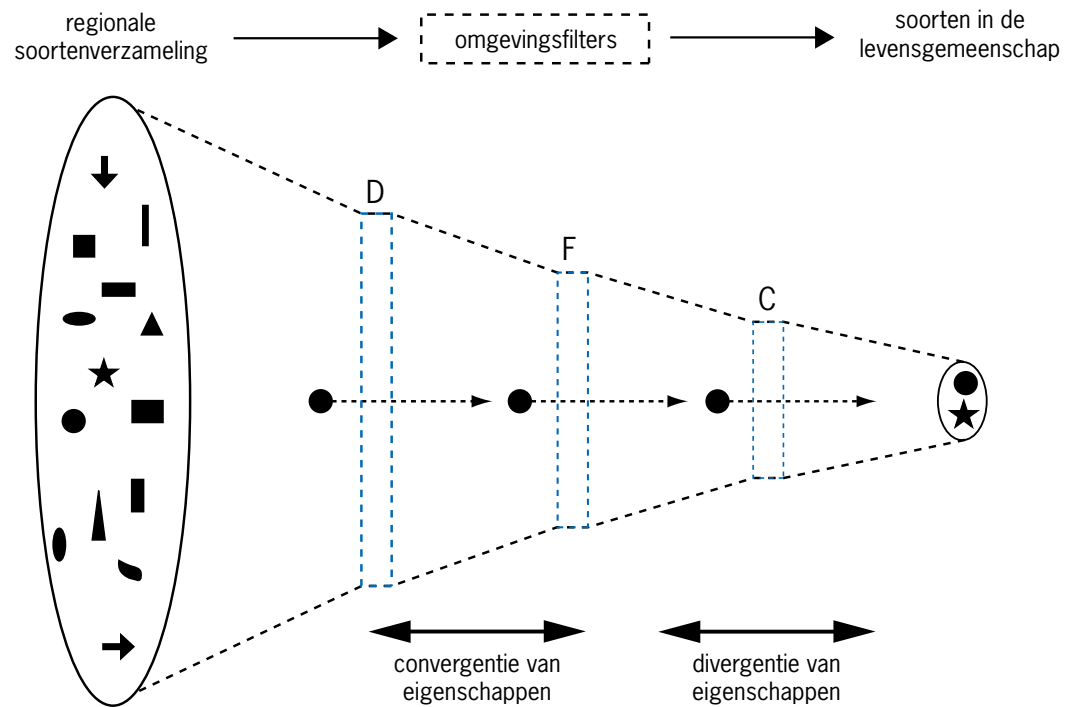


Figuur 3

Verandering in de soortenrijkdom van mieren in de Neotropische en Nearctische regio's en Europa (gebaseerd op KUSNEZOV 1957) en zoogdieren in Noord- en Zuid-Amerika (KAUFMAN & WILLIG 1998). Zowel op het zuidelijk als noordelijk halfrond neemt het aantal soorten mieren en zoogdieren af van de tropen naar de polen.

► **Figuur 4**

De opbouw van een nieuwe levensgemeenschap is niet willekeurig, maar lijkt aan regels gebonden. Welke soorten een plek bereiken wordt mede bepaald door drie zogenaamde 'omgevingsfilters'. De drie filters werken op basis van het feit dat soorten verschillen in eigenschappen, zoals in dispersievermogen (D, filter 1), fysiologische aanpassingen (F, filter 2) en concurrentievermogen (C, filter 3). Soorten komen alleen in een levensgemeenschap voor als zij de drie filters weten te passeren. De eerste twee filters laten soorten door met gelijkwaardige eigenschappen (goed dispersievermogen, juiste fysiologische aanpassing). Om het derde filter te passeren moeten soorten verschillen in eigenschappen. Merk op dat na elk filter minder soorten overblijven en dat een flink deel van de regionaal voorkomende soorten eruit wordt gefilterd.



Een van de oudste en meest onderzochte patronen in dit vakgebied is de afname in soortenrijkdom van de tropen naar de polen, de zogenaamde breedtegraad-diversiteitsgradiënt (WILLIG ET AL. 2003, fig. 3). Het was Alexander von Humboldt die na zijn reizen naar Zuid-Amerika als een van de eersten dit patroon onder woorden bracht, aan het begin van de negentiende eeuw. Later werd ook door Darwin en Wallace deze gradiënt in diversiteit opgemerkt. De afname van soortenrijkdom van de tropen naar de polen geldt overal op aarde (op het noordelijk en zuidelijk halfrond) en is vastgesteld voor verschillende soortenrijke groepen planten en dieren (onder andere mossen, vaatplanten, koralen, slakken, insecten, reptielen, vissen, vogels, zoogdieren) en tijdschalen (zowel recent als in het geologische verleden). De breedtegraad-diversiteitsgradiënt is wel omschreven als het 'krachtige stempel van het leven op aarde' (LEWIN 1989). Een diversiteitsgradiënt die hier veel op lijkt is de afname van soortenrijkdom met de toename van de hoogte langs een berg, de hoogtelijn-soortenrijkdomgradiënt (GASTON & BLACKBURN 2000, RAHBEK 1995).

Hoe dit patroon tot stand komt is echter nog steeds onderwerp van een levendige discussie en controverse. Er zijn meer dan 30 hypothesen naar voren gebracht die deze soortenrijkdomgradiënt zouden kunnen verklaren. Voor een zestal hypothesen is relatief veel bewijs gevonden (WILLIG ET AL. 2003). De 'geometrische beperkinghypothese' gaat niet uit van een biologische verklaring, maar suggereert dat de gradiënt toevallig tot stand komt. De verspreiding van land- en zoetwaterorganismen wordt beperkt door oceanen en bergketens. De ligging en het aantal van dergelijke geologische barrières bepaalt het voorkomen van soorten en daarmee het bestaan van de gradiënt. De andere hypothesen gaan wel uit van een biologische verklaring. Zo veronderstelt de 'geografisch oppervlaktehypothese' dat er meer soorten in de tropen leven omdat hier het oppervlak groter is. Van de tropen naar de polen wordt de omtrek van de

aarde kleiner en het oppervlakte dus geringer. Er is veel bewijs voor de stelling dat grote gebieden meer soorten kunnen bevatten, bijvoorbeeld door een toename in de variatie aan verschillende type leefgebieden (MACARTHUR & WILSON 1967). De 'productiviteitshypothese' stelt dat de jaarlijkse instraling van zonne-energie bepalend is voor de energiebeschikbaarheid van plant en dier. De lage energiebeschikbaarheid rond de polen zorgt voor een kort groeiseizoen, minder plantbiomassa en dus minder voedsel voor herbivoren, wat weer gevolgen heeft voor het aantal carnivoren. Hun populatieomvang wordt zo klein dat soorten verdwijnen. De productiviteit is in de tropen het hoogst en dus ook de soortenrijkdom. De 'energiehypothese' gaat ook uit van een verschil in instraling van zonne-energie, maar legt de nadruk op temperatuurverschillen die daar het gevolg van zijn. De temperatuur rond de polen ligt verder weg van de optimale temperatuur die organismen voor hun ontwikkeling nodig hebben dan in de tropen. De extreme koude op de polen vraagt bovendien om speciale en kostbare aanpassingen om te kunnen overleven. Koude speelt ook een rol in de historische verklaring, waar de nadruk ligt op de naweeën van de negatieve gevolgen van landijs dat grote delen van de aarde in de laatste ijstijd heeft bedekt. Nadelige effecten waren geringer naar de tropen toe en zijn nog steeds zichtbaar. Volgens de 'evolutionaire snelheidshypothese' zijn er meer soorten in de tropen omdat door de hoge temperatuur soortvorming daar sneller verloopt dan in koude streken. De korte generatietijden, hogere mutatiesnelheid en toenemende selectiedruk in de tropen dragen bij aan een snelle soortvorming. De laatste hypothese, de 'Rapoport-reddingshypothese', stelt dat de grootte van het verspreidingsgebied van een soort toeneemt naar de polen. De lage soortenrijkdom met toenemende breedtegraad wordt verklaard door de hoge mate van tolerantie die soorten hebben voor het sterk wisselende klimaat rond de polen. Dit brengt met zich mee dat een soort op veel meer locaties kan overleven,

resultierend in een groter leefgebied. Tropische soorten zijn minder tolerant en hebben kleinere arealen.

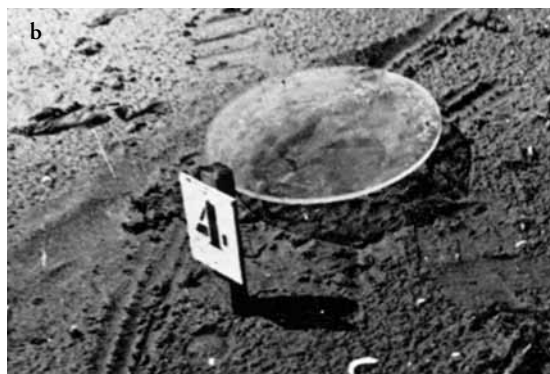
Al sinds de jaren 1960 wordt er veel onderzoek verricht aan de breedtegraad-diversiteitsgradiënt. Toch is er nog steeds geen antwoord op de vraag welke hypothese dit patroon het beste verklaart. Ten eerste heeft dit te maken met de idee dat wanneer er een duidelijk en algemeen patroon in de natuur is te herkennen, zoals de breedtegraad-diversiteitsgradiënt, er ook een algemene verklaring voor te vinden moet zijn (MACARTHUR & CONNELL 1966), die opgaat voor alle taxa, van alg tot zoogdier. Maar recent onderzoek aan ondergronds levende organismen leert dat een aantal taxa zich niet houdt aan de diversiteitsgradiënt. Zo hebben bodembacteriën, nematoden, mijten en springstaarten hun piek in soortenrijkdom in het gematigde gebied en niet in de tropen (DE DEYN & VAN DER PUTTEN 2005). Dit afwijkende patroon hangt waarschijnlijk samen met de dikte van de strooisellaag, de habitat en het voedsel van deze organismen, die het grootst is in onze omgeving. In de tropen breekt strooisel heel snel af. Bovendien is de kwaliteit van het strooisel, oftewel het gemak waarmee afgestorven bladmateriaal kan worden gegeten en verteerd, gemiddeld hoger rond onze breedtegraad. Dit komt doordat bladverliezende bomen bij ons minder investeren in afweer. Andere tot nu toe bekende uitzonderingen lijken soorten met een parasitaire levenswijze, (zee) wieren en sommige zoetwaterorganismen (WILLIG ET AL. 2003). Ten tweede kunnen sommige hypothesen wel de diversiteitsgradiënt op het noordelijk halfrond verklaren, maar niet op het zuidelijk halfrond. Bovendien is het testen van de verschillende hypothesen lastig omdat de uitspraken niet kwantitatief maar kwalitatief zijn en zijn mechanistische verklaringen die achter een hypothese schuilgaan aan elkaar gerelateerd of soms zelfs identiek zijn. En het is nu eenmaal moeilijk om een experiment uit te voeren over ruimtelijke schalen die landen en zelfs continenten overstijgen.

Wat bepaalt lokale soortenrijkdom?

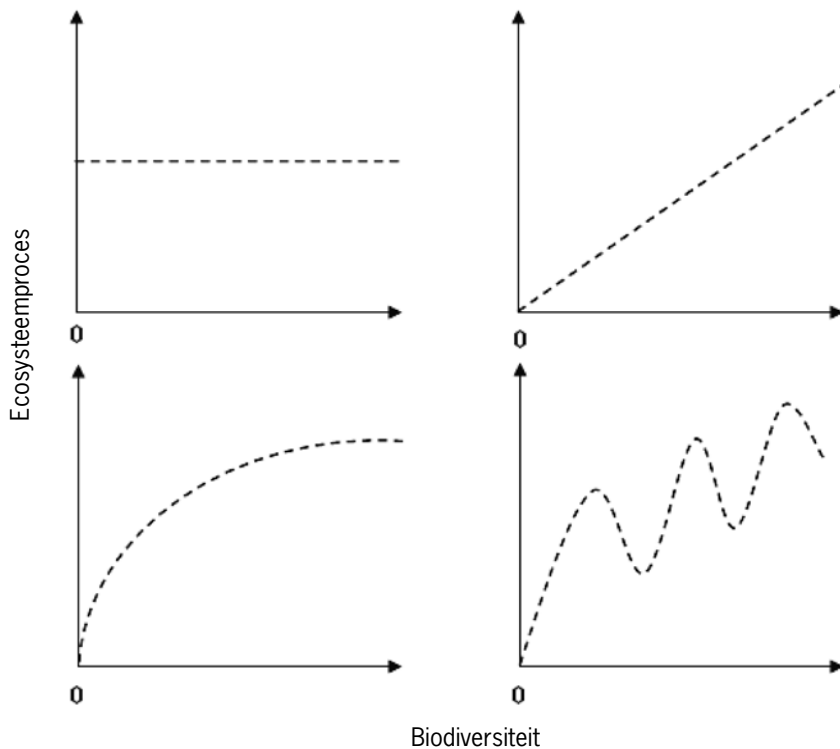
De meeste onderzoekers, floristen, faunisten en terreinbeheerders zijn met name geïnteresseerd in de diversiteit van een specifiek terrein of natuurgebied. Wat bepaalt nu de diversiteit in deze gebieden? Het aantal soorten in een levensgemeenschap en de soortensamenstelling worden bepaald door veel factoren, elk met hun eigen ruimtelijke schaal. Dit is het beste uit te leggen aan de hand van een voorbeeld. Bij het tot stand komen van een levensgemeenschap, bijvoorbeeld in recent drooggelegd land, komen soorten vanuit de omgeving naar de nieuwe beschikbare

locatie. De nieuwe levensgemeenschap is echter geen willekeurige afspiegeling van de soorten die in de omgeving voorkomen. De opbouw van de levensgemeenschap lijkt aan regels te zijn gebonden. Nederland kent ongeveer 380 soorten loopkevers (TURIN 2000). In de Oostvaardersplassen komen niet alle loopkeversoorten van Nederland voor maar een deelverzameling; de soorten van moerassen. Typische bossoorten of loopkevers die aan de duinen zijn gebonden komen er niet voor. Hoe komt zo'n deelverzameling tot stand? Kunnen we voorspellen hoe de levensgemeenschap er uitziet op basis van het toepassen van regels waaraan de opbouw moet voldoen? Bij de opbouw van een levensgemeenschap gaan de soorten uit de regionale soortenverzameling, de loopkevers van Nederland, als het ware door een set 'omgevingsfilters' die bepalen welke soorten door kunnen naar de Oostvaardersplassen. Onderzoekers onderscheiden een drietal filters, te weten het dispersiefilter, het fysiologische filter en het concurrentiefilter (OZINGA ET AL. 2005, WEIHER & KEDDY 1999, fig. 4). Aan de hand van het voorbeeld van loopkevers in Flevoland zullen we de werking van de filters illustreren.

In oktober 1967 werd een groot deel van het IJsselmeer afgesloten door een dijk, en daarna drooggepompt. Bij het droogvallen is uitgebreid onderzoek verricht naar het koloniseren van deze IJsselmeerpolders door loopkevers (fig. 5). In 1968 werden op een aantal plaatsen potvallen (voor het vangen van lopende loopkevers) en raamvallen (voor vliegende loopkevers) neergezet om de kolonisatie te volgen. Na een jaar vangen werden 54 soorten geteld (HAECK 1971), ongeveer 15% van het totaal aantal soorten loopkevers dat Nederland rijk is. Om de IJsselmeerpolders vanuit het omringende land te kunnen koloniseren moet een soort voldoende dispersievermogen bezitten om de polder te kunnen bereiken. Een nadere analyse van de gevangen



Figuur 5
Vanaf 1968 werden de drooggelegde IJsselmeerpolders enkele jaren onderzocht op loopkevers: (a) *Poecilus cupreus*, (b) potval, (c) raamval.



▲ **Figuur 6**
Diversiteit-functierelaties. Weergegeven zijn vier van de meer dan 50 veronderstelde relaties tussen veranderingen in het aantal soorten (diversiteit; x-as) en de gevolgen voor een ecosysteemproces (functie; y-as). Van linksboven naar rechtsonder de 'nulhypothese' of 'geen-effect-hypothese', de 'alle-soorten-doen-ertoe-hypothese', de 'verzadiging-hypothese', en de 'onvoorspelbaarheidshypothese'. Voor uitleg zie tekst.

loopkevers liet een interessant fenomeen zien. Driekwart van de met een potval gevangen loopkevers bleken langvleugelig te zijn. De overige gevangen loopkevers waren soorten met vleugeldimorfie, waarbij zowel langvleugelige als kortvleugelige individuen in een populatie kunnen voorkomen. Wat bleek? Gemiddeld meer dan 50% van de gevangen individuen van de dimorfe soorten was langvleugelig, terwijl dit maar 5% was in oude Drentse heidevelden (TURIN 2000). Bovendien werden 31 van de 54 soorten in de raamvallen gevangen, waaronder veel soorten met vleugeldimorfie; die kunnen dus echt vliegen. Soorten waarvan bekend is, of verwacht wordt, dat ze niet kunnen vliegen zijn in de eerste jaren van het onderzoek niet aangetroffen (HAECK 1971). Het aandeel vliegende loopkeversoorten in 1968 was veel hoger dan op basis van het aandeel in de totale Nederlandse loopkeverfauna (63%) verwacht kan worden. Het dispersiefilter laat dus in eerste instantie alleen die soorten door die een goed verbreidingsvermogen bezitten.

Als een loopkever de IJsselmeerpolders kan bereiken dan houdt dit nog niet in dat de soort er kan overleven. De drooggevallen delen van Zuidelijk Flevoland waren in het begin zeer nat en schaars begroeid met riet *Phragmites australis*, blaartrekkende boterbloem *Ranunculus sceleratus* en moerasandijvie *Tephrosia palustris*. Overstroming kwam op sommige delen geregeld voor, met name in de winter. Alleen loopkevers die fysiologisch bestand zijn tegen een hoge bodemvochtigheid kunnen onder dergelijke omstandigheden overleven. Van de gevonden loopkevers die leven in heiden (zeven soorten), bossen (zes soorten), of landbouwgronden (11 soorten) werden meestal maar één of een paar individuen gevangen. Zij kregen geen vaste voet aan de grond, waarschijnlijk omdat het te nat was. De overige loopkevers waren soorten van oevers en natte gebieden. Zij kwamen meestal in hoge dichtheden voor. Deze groep van soorten is naast het dispersiefilter ook het fysiologisch filter gepasseerd.

Is de polder eenmaal bereikt en kan de soort er overleven dan moet de soort ook nog concurreren met de al aanwezige loopkeversoorten. Dit vraagt om andere eigenschappen dan een goed dispersievermogen of de juiste fysiologische eigenschappen. Nieuw binnengekomen kevers moet afwijken om concurrentie met andere soorten te vermijden. In eerste instantie kwamen de vliegende soorten binnen. Zij vonden een overschot aan voedsel en afwezigheid van belangrijke predatoren als mollen, spitsmuizen en grotere ongevleugelde loopkeversoorten. Veel van deze vliegende soorten overwinteren als volwassen kever en zijn weinig specifiek in hun habitatkeuze (eurytoop) (TURIN 2000). Het bezitten van een goed dispersievermogen gaat echter vaak gepaard met een slecht concurrentievermogen. Een plant of dier kan zijn energie maar één keer uitgeven en moet een keuze maken tussen óf een goed vliegvermogen óf een goed concurrentievermogen (KNEITTEL & CHASE 2004). Zwakke concurrenten vliegen weg naar een plek zonder of met minder concurrenten, slechte vliegers moeten concurreren met de aanwezige soorten. Met de jaren begon de vegetatie in de IJsselmeerpolders te veranderen en er treedt successie op. De bodem werd droger en het aantal habitats nam toe. Veel van de loopkevers uit heiden, bossen en agrarische gebieden die in 1968 wel binnenkwamen maar zich niet konden vestigen zijn nu zeer algemeen (TURIN 2000). Daarnaast zijn vanuit het oude land, via aangelegde wegen en dijken, een groot aantal lopende loopkeversoorten de polders binnengekomen. Hieronder bevinden zich ook de eerste echte bossoorten en andere specialisten. Zij moeten het hebben van hun concurrentiekracht. Volgens het laatste overzicht komen er nu 133 soorten loopkevers in Flevoland voor (MULLWIJK & FELIX 2010). Het algemene belang van de drie filters bij de opbouw van levensgemeenschappen, en de rol die eigenschappen van soorten spelen, met name tolerantie en dispersie, wordt momenteel verder onderzocht. Het lijkt erop dat ook bij planten dezelfde omgevingsfilters een goede verklaring geven voor gevonden verschillen in soortensamenstelling van vegetaties (OZINGA ET AL. 2005).

WAT IS HET BELANG VAN SOORTENRIJKDOM?

De afgelopen decennia is veel ecologisch onderzoek verricht naar het belang van biodiversiteit voor de instandhouding van de natuur. In dit onderzoek staan twee integratieniveaus centraal, dat van de levensgemeenschap en dat van het ecosysteem. Op het niveau van de levensgemeenschap wordt vooral de vraag gesteld hoe veranderingen in biodiversiteit enerzijds sturend kunnen zijn voor de productiviteit of biomassaopbrengst van de levensgemeenschap en anderzijds de stabiliteit van de levensgemeenschap bepalen. Stabiliteit wordt hier gedefinieerd als fluctuaties in populatiedichtheden, de weerstand die populaties kunnen bieden tegen verstoringen uit de omgeving en het herstel van de levensgemeenschap na een verstoring. Stabiliteit beïnvloedt het voortbestaan van populaties en levensgemeenschappen en is dus medebepalend voor de diversiteit en productiviteit. Op het niveau van het ecosysteem wordt vooral de vraag gesteld hoe veranderingen in biodiversiteit belangrijke processen zoals bestuiving van planten, de afbraak van organische stof en nutriëntkringlopen beïnvloeden.

In de literatuur zijn meer dan 50 hypothesen te vinden die

de relatie tussen diversiteit en een functie – bijvoorbeeld bestuiving, productie of stabiliteit – beschrijven (LOREAU ET AL. 2002). Deze veelheid van hypothesen is in een aantal grote groepen onder te verdelen (fig. 6). De eerste hypothese, ook wel nulhypothese genoemd, veronderstelt dat van een verband tussen soorten-aantal en het functioneren van het ecosysteem geen sprake is. Veranderingen in biodiversiteit hebben geen gevolgen voor het ecosysteem. De tweede groep hypothesen veronderstelt dat elke soort van belang is en dat iedere soort een omschreven functie vervult. Achteruitgang in biodiversiteit heeft dus altijd negatieve consequenties voor de natuur, en die consequenties zijn min of meer voorspelbaar. Volgens de derde groep hypothesen oefenen soorten wel een invloed op het systeem uit, maar die invloed neemt af naarmate er meer soorten aanwezig zijn. Er treedt als het ware een soort verzadiging op. In een ecosysteem met een hoge diversiteit zal een geringe verandering in het aantal soorten niet merkbaar zijn. Maar neemt de diversiteit af dan komt er een moment dat verlies van soorten wel gevolgen heeft voor het functioneren van het ecosysteem. De gevolgen voor de natuur zullen groter zijn naarmate er minder soorten overblijven. Volgens de vierde en laatste categorie van hypothesen kun je niet voorspellen wat er gebeurt bij een verandering in het soorten-aantal. De consequenties van soortverlies zijn namelijk afhankelijk van de lokale omstandigheden. Soms wordt verlies gevolgd door een vermindering van ecosysteemfuncties, maar soms ook door een toename in het functioneren. Er treedt dus wel een verandering op in de natuur, maar je kunt de gevolgen van veranderingen in biodiversiteit niet voorspellen. In het vervolg van het hoofdstuk zullen we laten zien dat het niet zo makkelijk is om vast te stellen welke van deze vier categorieën van hypothesen de werkelijkheid het beste benadert.

Populaties en levensgemeenschap

Een levensgemeenschap is een verzameling planten en dieren die bij elkaar voorkomen en een relatie met elkaar hebben, bijvoorbeeld als prooi-predator, gastheer-parasiet, plant-mycorrhizaschimmel, of die elkaar beconcurreren om hulpbronnen. Binnen een levensgemeenschap zijn twee vormen van diversiteit te onderscheiden: diversiteit binnen een trofieniveau of groep, bijvoorbeeld het aantal plantensoorten in de vegetatie, en diversiteit over trofieniveaus of groepen, bijvoorbeeld het aantal soorten planten en hun bestuivers en herbivoren. Het aantal trofieniveaus is uit te breiden met bijvoorbeeld de predatoren van de bestuivers aan de bovenkant van het voedselweb en met mycorrhizaschimmels op plantenwortels aan de onderkant van het web. Een vraag die veel wordt gesteld is hoe belangrijk de soortenrijkdom nu is voor het functioneren van de levensgemeenschap. Een tweede veelgestelde vraag is hoe de stabiliteit van de levensgemeenschap, het voortbestaan onder stress, afhangt van diversiteit. Hieronder zullen we beide vragen behandelen.

De relatie tussen diversiteit en biomassa-productie

Veel onderzoek is uitgevoerd aan biodiversiteitsrelaties binnen een trofieniveau, met name naar het verband tussen het aantal plantensoorten en de totale biomassa-productie door de vegetatie. Deze diversiteit-productierelatie is over het algemeen positief (fig. 6). Hoe meer soorten er aanwezig zijn

hoe hoger de opbrengst. Darwin (1859) was een van de eersten die opmerkte dat soortenrijke plantengemeenschappen productiever lijken dan soortenarme vegetaties. Het heeft echter een lange tijd geduurd voordat het belang van diversiteit voor biomassa-productie experimenteel werd getoetst. Een klassiek en veel geciteerd veldexperiment naar de diversiteit-productierelatie is het experiment van Tilman et al. (1996) in het Cedar Creek natuurreservaat. In dit experiment zijn kleine proefveldjes ingezaaid met een toenemend aantal soorten Noord-Amerikaanse prairieplanten (fig. 7). Met een toename van de soortenrijkdom in de proefveldjes nam de plantbiomassa toe. Andere, nog grootschaligere experimenten komen tot eenzelfde conclusie: soortenrijke graslanden in Europa zijn productiever (HECTOR ET AL. 1999). Een overzicht van de vele experimenten waarin de rijkdom aan plantensoorten werd gemanipuleerd laat zien dat de gemiddelde opbrengst van een plant wanneer deze alleen opgroeit 1,7 keer lager ligt dan de opbrengst van soortenrijke mengsels (CARDINALE ET AL. 2007). De hoge productie in plantenmengsels wordt verklaard door enerzijds de complementariteit van planten in het gebruik van de beschikbare voedingsstoffen en anderzijds door facilitatie tussen plantensoorten. Complementariteit houdt in dat elke nieuwe plantensoort in de vegetatie het overgebleven deel van de nog beschikbare voedingsstoffen weet te benutten. In soortenrijke vegetaties gebruiken de aanwezige planten gezamenlijk dus een groter deel van de beschikbare voedingsstoffen, met een hogere totale biomassa-productie tot gevolg. Facilitatie houdt in dat in aanwezigheid van plant A plant B beter gaat groeien en/of omgekeerd, in vergelijking tot de groei van beide planten als ze alleen opgroeien. In het experiment van Hector et al. (1999) blijkt bijvoorbeeld dat als rode klaver *Trifolium pratense*, een stikstofbinder, samen met een ander kruid voorkomt de totale plantbiomassa in het plantenmengsel stijgt en hoger is dan wanneer rode klaver en het andere kruid afzonderlijk opgroeien.

De resultaten uit deze plantenstudies worden veel gebruikt als argument in discussies over het behoud van biodiversiteit. Biodiversiteit is goed, alle soorten zijn van belang en verlies aan soorten moet dus worden voorkomen. Op deze conclusie valt echter nogal wat af te dingen. Er zijn kritische kanttekeningen te plaatsen bij de opzet van sommige diversiteitexperimenten. Zo kan de aanwezigheid van 'verborgen



Figuur 7

Het Cedar Creek proefveld-complex in Minnesota (vs). Het experiment is in 1994 opgezet om te bestuderen hoe het aantal plantensoorten ecologische processen beïnvloedt. Experimenteel wordt in veldjes van 9×9 m het aantal plantensoorten gemanipuleerd, van 1 tot 16 soorten. Elk jaar wordt in elk veldje de samenstelling van de vegetatie gecontroleerd en de opbrengst in biomassa per plantensoort vastgesteld.

behandelingen' in de proefopzet mede de uitkomst van diversiteitsexperimenten beïnvloeden (HUSTON 1997). Een van deze verborgen behandelingen is bijvoorbeeld een gelijktijdige toename van de voedselbeschikbaarheid (bijvoorbeeld door bemesting) met een toename van het aantal soorten. Wat bepaalt dan de biomassaopbrengst, het aantal soorten of de voedselrijkdom? Een tweede voorbeeld is de verhoogde kans om voor soortenrijke combinaties een soort te selecteren met een hoge biomassa, het zogenaamde selectie-effect. Wat bepaalt dan de productie, het aantal soorten of de aanwezigheid van deze specifieke soort? Een derde voorbeeld is dat in het overgrote deel van de gepubliceerde biodiversiteitsexperimenten de levensgemeenschap uit een kunstmatige samenstelling van planten bestaat die onder natuurlijke omstandigheden soms niet naast elkaar zouden groeien, een korte geschiedenis delen, of in andere dan de ingezaaide verhoudingen voorkomen. De keuze van de soorten, het aantal soorten en hun locatie in het experiment worden bepaald door de onderzoeker. Dit is meestal een willekeurig proces. De soortensamenstelling van natuurlijke gemeenschappen daarentegen wordt gestuurd door de drie filters (dispersie, fysiologie en concurrentie) die bepaalde soorten selecteren boven anderen. Dit is een onwillekeurig proces. Hun gezamenlijke voorkomen is de uitkomst van allerlei processen die over een lange tijdschaal hebben geresulteerd in de huidige samenstelling.

Functionele diversiteit

Wat opvalt in recente biodiversiteitstudies is dat er een belangrijke rol is weggelegd voor zogenaamde functionele diversiteit. De nadruk ligt hier op de aanwezigheid van planten met bepaalde kenmerken en functies en minder op het aantal soorten in de levensgemeenschap (HOOPER ET AL. 2005). Levensvormen van planten, zoals grassen, kruiden, struiken of stikstofbinders, verschillen in bijvoorbeeld hoogte, opname van stikstof en fosfor, de chemische samenstelling van het blad en gevoeligheid voor klimaatverandering, verandering in voedselaanbod en begrazing door herbivoren. De diversiteit aan aanwezige levensvormen en de interacties tussen levensvormen overschaduwen het effect van soortenrijkdom. De combinatie van een stikstofbinder, bijvoorbeeld een klaver, en een gras doet het beter dan twee stikstofbinders of twee grassen. Met andere woorden, de getalmatige diversiteit is gelijk, de samenstelling verschilt, evenals het effect op de biomassa-productie. Maar ook binnen een levensvorm is de identiteit van de plant van belang. Rode klaver *Trifolium pratense* en witte klaver *T. repens* zijn beide in staat om stikstof uit de lucht vast te leggen in hun wortelknolletjes. Door deze eigenschap, afwezig bij de andere plantlevensvormen, verrijken zij de bodem met stikstof en verhogen zo de productie. Echter, witte klaver is veel minder gevoelig voor vraat door de aanwezigheid van blauwzuurverbindingen in het blad, een eigenschap die afwezig is bij rode klaver. Voor het stikstofgehalte van de bodem maakt het dus uit welke klaversoort aanwezig is als de vegetatie onder een hoge begrazingsdruk staat. Planten spelen een grote rol in het onderzoek naar het belang van soortenrijkdom en soortensamenstelling voor het functioneren van de levensgemeenschap. Hetzelfde gaat ook op voor ecosysteemprocessen. Dit neemt niet weg dat

de gevonden verbanden tussen soortenrijkdom en -samenstelling en eigenschappen van de levensgemeenschap ook opgaan voor dieren en de functies die zij in de levensgemeenschap vervullen.

De relatie tussen diversiteit en stabiliteit van de levensgemeenschap

De Engelse en gezaghebbende ecooloog Elton was een van de eersten die een verband tussen het aantal soorten in een levensgemeenschap (complexiteit) en de constantheid in de samenstelling van die gemeenschap (stabiliteit) veronderstelde, de zogenaamde diversiteit-stabiliteitsrelatie. Hij schreef een zeer invloedrijk boek over de kwalijke gevolgen van invasies van niet-inheemse soorten voor het ecosysteem. Elton (1958) geeft in dit boek zes hoofdrekenen aan, gebaseerd op veldwaarnemingen, waarom complexere systemen stabielier zijn dan simpele systemen (tabel 1). Zijn 'complexiteit-bevordert-stabiliteitstelling' heeft de afgelopen 50 jaar tot veel controverses geleid, die vooral voortkwam uit het gebruik van verschillende definities van stabiliteit door verschillende onderzoekers (kader 4). Wat deze definities met elkaar gemeen hebben is dat een hoge diversiteit een soort 'verzekering' biedt tegen instabiliteit van levensgemeenschappen in variabele milieus. Dit verband is neergelegd in de verzekeringshypothese. Deze verzekeringshypothese is getoetst met het hierboven genoemde onderzoek van Tilman en collega's (1996). In hun proefveldjes schommelt de biomassa van graslandvegetaties minder in de tijd (is stabielier) als de plantenrijkdom hoger is, maar de stabiliteit van de populatie van de afzonderlijke plantensoorten neemt juist af (TILMAN ET AL. 2006). Dit lijkt tegenstrijdig, maar is makkelijk te verklaren. Als het aantal plantensoorten toeneemt wordt het aandeel aanwezige voedingsstoffen voor elke soort kleiner en neemt bovendien de concurrentie om licht toe.

Tabel 1

Observaties die ten grondslag liggen aan de stelling dat complexe of soortenrijke levensgemeenschappen stabielier zijn dan eenvoudige of soortenarme levensgemeenschappen (ELTON 1958).

1. In een simpel, soortenarm modelsysteem fluctueert het aantal individuen in een populatie veel sterker dan in een meer complex, soortenrijk modelsysteem.
2. Hoe meer energiestromen beschikbaar zijn om energie naar een consument te leiden, des te lager zijn de consequenties voor de levensgemeenschap als er een energiestroom wegvalt.
3. Monoculturen in de landbouw zijn veel gevoeliger voor de uitbraak van plagen dan gemengde culturen.
4. Er breken minder plagen uit in levensgemeenschappen in de tropen (hoge soortenrijkdom) dan in levensgemeenschappen met een gematigd klimaat (gemiddelde soortenrijkdom).
5. Populatiecycli tussen soorten treden voornamelijk op in soortenarme levensgemeenschappen, zoals de cycli tussen poolhaas en poolvos in het arctische gebied.
6. Invasie van nieuwe soorten op oceanische eilanden is het makkelijkst op eilanden die soortenarm zijn.

DE DIVERSITEIT-STABILITEITRELATIE

Er zijn vier definities van stabiliteit, die gebaseerd zijn op verschillende achterliggende principes (Pimm 1986). Het onzorgvuldige en door elkaar gebruiken van deze definities heeft in het verleden sterk bijgedragen aan de onduidelijke discussie over het belang van soortenrijkdom voor de overleving van populaties en levensgemeenschappen. In de hieronder gegeven definities van stabiliteit is de stabiele levensgemeenschap met een ononderbroken en de minder stabiele levensgemeenschap met een gestippelde lijn weergegeven. Als voorbeeld nemen we het voorkomen van algen in zoetwater, maar de definities hebben een universele geldigheid voor alle type levensgemeenschappen.

A – Variabiliteit De populatieomvang van algensoorten is niet constant. Hun aantal kan sterk fluctueren in de tijd, door voortplanting en sterfte. Soorten die sterk fluctueren komen af en toe met een gering aantal individuen voor (komen in de buurt van het nulpunt van de y-as), en dat maakt deze soort kwetsbaar voor uitsterven. Er hoeft maar iets te gebeuren en ze zijn er niet meer. Een geringe fluctuatie in het aantal individuen daarentegen (een lage variabiliteit) draagt bij aan de overlevingskans van die algensoort. Er zijn genoeg individuen aanwezig om negatieve effecten van toevallige gebeurtenissen op te vangen. In een soortenrijke levensgemeenschap zijn

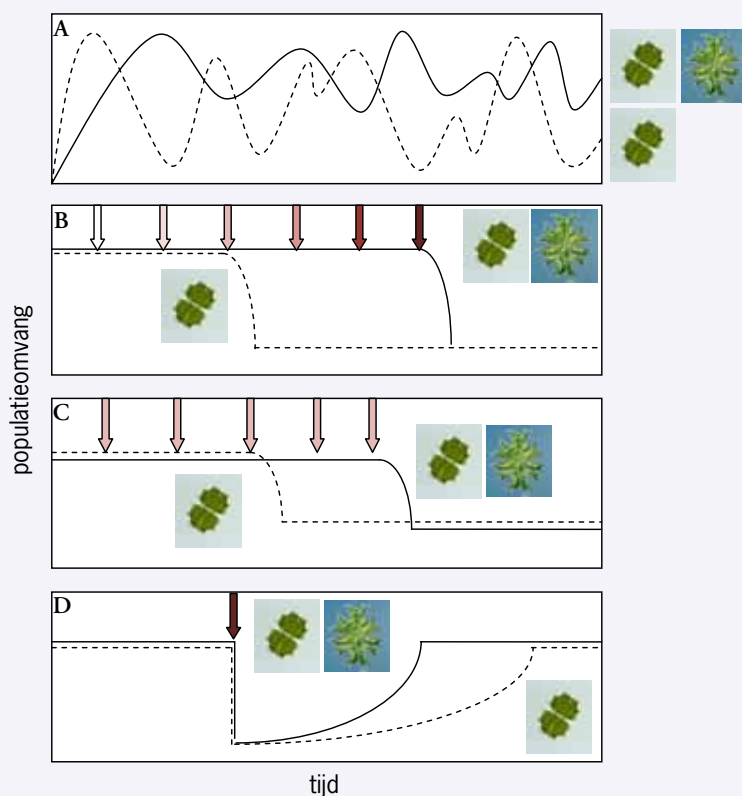
er altijd wel een of meer algensoorten aanwezig met een relatief grote populatieomvang en een geringe populatiefluctuatie. Bovendien hebben niet alle algensoorten op hetzelfde moment hun populatiepiek; hoe meer algensoorten hoe gelijkmatiger de populatiepieken over een jaar zijn verdeeld. Door dit mechanisme van uitmiddelen zijn deze levensgemeenschappen meer gelijkmatig in de totale dichtheid aan algen (stabiel) – evenals de chlorofylconcentratie en dus de zuurstofproductie in het water – dan levensgemeenschappen met een lager aantal algensoorten, met sterke fluctuaties in algen, en water met fluctuerende chlorofyl- en zuurstofgehalten.

B – Weerstand Milieuveranderingen oefenen continu druk uit op algen in het zoete water. Niet alle algensoorten kunnen even goed overweg met bijvoorbeeld een toename in het fosfaatgehalte. Sommige soorten verdwijnen al bij een geringe toename van fosfaat in het water. De populaties van deze gevoelige soorten zijn minder stabiel. In zoet water met veel algensoorten zijn er altijd wel een of meer soorten die aan een relatief hoge fosfaatbelasting weerstand kunnen bieden. Dit zijn niet altijd per definitie de meest algemene algen. Deze ongevoelige soorten vullen de opgevallende plaatsen op van de algen die reeds bij een geringe fosfaatbelasting al zijn uitgestorven. Door dit compensatiemechanisme is

de totale dichtheid aan algen in deze soortenrijke levensgemeenschappen bij een hoog fosfaatgehalte (rode pijl) gelijk aan de dichtheid bij een lage belasting (roze pijl), en is er evenveel chlorofyl en zuurstof aanwezig in het water. Deze levensgemeenschappen zijn dus stabiel in vergelijking tot de situatie waarbij een lage fosfaatconcentratie al leidt tot een afname van het aantal algen, chlorofyl en zuurstof. Dit proces is onafhankelijk van de tijdsduur waarin deze milieudruk wordt uitgeoefend, maar alleen afhankelijk van de mate van druk.

C – Persistentie Deze definitie lijkt op de definitie van weerstand, alleen is de mate van fosfaatbelasting constant en is de tijdsduur waarin een milieudruk invloed uitoefent op de levensgemeenschap wel van belang. Sommige algen verdwijnen al vrij snel uit de levensgemeenschap bij een bepaalde concentratie fosfaat in het water. Water dat rijk is aan soorten zal altijd wel een of meer algen bevatten die het lang onder een constante fosfaatbelasting uithouden. Deze soorten kunnen de opgevallende plaatsen van minder persistente soorten overnemen. Het gevolg is weer dat door het compensatiemechanisme persistente levensgemeenschappen met een hoge diversiteit een gelijke dichtheid aan algen hebben, en het water een gelijke concentratie chlorofyl en zuurstof als toen ze nog maar kort werden blootgesteld. De minder persistente levensgemeenschap is al bij korte blootstellingsduur aan een gelijke hoeveelheid fosfaat in het water in totaal algen afgenomen.

D – Herstel Als de algengemeenschap door invoer van water met een hoog fosfaatgehalte (de pijl) uit balans raakt (de dichtheid aan algen neemt af) dan kan na het inlaten van schoon water herstel optreden. Het totaal aantal algen groeit weer aan tot het oude niveau. Sommige algen groeien snel en reproduceren daarom eerder dan traag groeiende soorten. Weer andere soorten produceren meer cellen per reproductiegebeurtenis. Dit is het verzekeringsprincipe. In soortenrijke algengemeenschappen komen altijd wel een of meer soorten voor die snel reproduceren of die proportioneel veel bijdrage aan het herstel in de algendichtheid. Deze levensgemeenschappen keren sneller terug naar hun oude evenwichtssituatie en zijn dus stabiel dan soortenarme levensgemeenschappen die daar veel langer over doen of die zelfs helemaal niet meer terugkeren in hun oude toestand, maar in een nieuw, alternatief evenwicht terechtkomen, met een lagere totale dichtheid aan algen dan in de oude situatie.



Het aantal individuele planten per soort neemt als gevolg daarvan af. Kleine populaties fluctueren veel meer in de tijd, en hebben een grotere kans om lokaal uit te sterven. Dat dit geen effect heeft op de totale biomassa van de vegetatie zit hem in het feit dat de aantalsschommelingen van alle aanwezige plantensoorten worden gemiddeld (DOAK ET AL. 1998, TILMAN ET AL. 2006). Hoe hoger het aantal soorten, hoe stabiel de gemiddelde biomassa, als de soorten tenminste van elkaar verschillen in het moment waarop ze hun hoogste dichtheid bereiken. Maar de werkelijkheid is toch altijd weer complexer. In niet-ingezaaide proefveldjes, waarin zaden vanuit de omgeving tot een soortenrijkere vegetatie hebben geleid dan in ingezaaide veldjes, waren de schommelingen in vegetatiebiomassa het grootst, dus juist een negatief verband tussen diversiteit en stabiliteit (BEZEMER & VAN DER PUTTEN 2007). Dit experiment toont aan dat de omstandigheden waaronder een experiment wordt uitgevoerd bepalend kunnen zijn voor de uitkomst. Dit maakt het moeilijk om met algemeen geldige principes te komen.

In een eerder experiment liet Tilman (1996) ook zien dat soortenrijke vegetaties beter weerstand kunnen bieden aan ernstige droogte; de vegetatiebiomassa nam minder af. Herstel na de droogte bleek echter niet gerelateerd te zijn aan de diversiteit van de vegetatie. In Zwitsers onderzoek vonden echter dat soortenarme vegetaties, na het uitsluiten van regenval, veel beter weerstand bieden aan droogte en ook sneller herstellen na een periode van droogte (PFISTERER & SCHMID 2002). Dit is het tegenovergestelde van wat men verwacht onder de verzekeringshypothese. De verklaring is de afwezigheid van droogtegevoelige soorten in veldjes met een laag aantal plantensoorten. Met andere woorden, met een toename in het aantal soorten neemt de kans toe dat er planten in de vegetatie voorkomen die gevoelig zijn voor droogte. Dit maakt soortenrijke vegetaties gevoeliger voor perioden van droogte.

Uit het resultaat van het Zwitserse onderzoek zou men kunnen concluderen dat er best een aantal plantensoorten kan worden gemist zonder dat dit ten koste gaat van de weerstand van de levensgemeenschap. Het is echter goed om zich te realiseren dat deze experimenten zijn uitgevoerd bij één enkele verstoring, namelijk droogte. Onder natuurlijke omstandigheden treden meer verstoringen, al dan niet tegelijkertijd, op. Sommige planten kunnen droogte goed verdragen, bijvoorbeeld door het vasthouden van water in het blad, maar kunnen zich slecht wapenen tegen vraat. Andere planten zijn gevoelig voor droogte, maar kunnen vraat door een sprinkhaan of andere bladeters beperken door het aanmaken van specifieke stoffen die het blad minder eetbaar maken. Bij droogte zijn de droogtetolerante planten in het voordeel. Zij bepalen dan de weerstand en het herstel van de vegetatie. Maar als de droogtegevoelige planten na een droogte zijn verdwenen dan is de vegetatie niet alleen soortenarmer maar ook minder goed bestand tegen insectenvraat, dus minder stabiel geworden. Levensgemeenschappen zouden dus, uit voorzorg, uit een groot aantal soorten moeten bestaan om de verschillende typen van verstoringen het hoofd te kunnen bieden. Dit noemt men ook wel het voorzorgsprincipe.

Wat zijn de laatste inzichten in het diversiteit-stabiliteit-debat? De controverse is nog lang niet over. Allereerst tonen

biodiversiteitexperimenten aan dat de verschillende vormen van stabiliteit (kader 4) niet noodzakelijkerwijs eenduidig reageren op veranderingen in soortenrijkdom. Daarnaast blijkt dat diversiteit over het algemeen stabiliteit verhoogt, maar dat het aantal soorten niet de drijvende kracht is. De oorzaak lijkt te liggen in een toename in soortenrijke levensgemeenschappen om op verschillende manieren op veranderingen in de omgeving te reageren. Dat komt door de vele zwakke interacties tussen soorten in soortenrijke systemen, zoals in een plant-bestuivernetwerk. Dit netwerk beschrijft de onderlinge relaties tussen planten en hun bestuivers. De meeste soorten hebben met maar een beperkt aantal andere soorten een relatie en een gering aantal soorten is met veel andere soorten in het netwerk verbonden (BASCOMPTE & JORDANO 2007). Om een voorbeeld te geven, een paardenbloem *Taraxacum officinale* in een grasland wordt door een scala aan insecten bestoven, wat resulteert in veel, maar zwakke relaties tussen plant en bestuiver. Valt een zweefvlieg weg dan nemen de overgebleven bestuivers de rol over. Er is nauwelijks een invloed op het bestuivingssucces waarneembaar; het aantal paardenbloemen zal niet sterk fluctueren. Echter, als het aantal bestuivers verder afneemt, nemen de overgebleven interacties tussen soorten in sterkte toe. Dit verhoogt de kans op instabiliteit in de levensgemeenschap als in de toekomst meer bestuivers lokaal uitsterven (BASCOMPTE & STOUFFER 2009). Ook blijkt dat het verlies van een generalist, de paardenbloem die veel bestuivers van nectar voorziet (meer interacties aangaat), negatiever uitpakt voor de stabiliteit van de levensgemeenschap dan het verlies van een specialist, bijvoorbeeld een rolklaver *Lotus corniculatus* die vooral door bijen en hommels wordt bezocht (DUNNE ET AL. 2002). Hetzelfde zou gelden voor generalistische bestuivers die verschillende plantensoorten bezoekt. Hun verlies zal het voortbestaan van de levensgemeenschap meer onder druk zetten dan het verlies van een specialistische bestuiver. Soorten die met veel andere soorten in de levensgemeenschap zijn verbonden zijn dus belangrijk voor het behoud van biodiversiteit. Bij het beschermen van soorten in natuurgebieden zou met deze informatie rekening moeten worden gehouden.

Levensgemeenschap uit balans: alternatief evenwicht

Bij een voortschrijdend verlies van soorten, ook die met zwakke interacties, breekt een moment aan waarop de levensgemeenschap plotseling, van het ene op het andere moment, verandert. Het systeem raakt uit balans, herstelt niet meer naar de oude situatie maar er stelt zich een nieuw evenwicht in. Je zou veronderstellen dat dit alleen gebeurt onder invloed van een plotseling optredende, flinke milieudruk, zoals een lozing van gifstoffen, een extreem warme zomer, of een sterke toename van de versnippering van leefgebieden. Echter, een voortdurende maar geringe achteruitgang in het aantal soorten, kan het ecosysteem op den duur zo uithollen dat een ogenschijnlijk kleine verstoring catastrofale gevolgen heeft. Een mooi voorbeeld is de verschuiving van helder naar troebel water in meren en plassen door eutrofiëring (SCHEFFER & CARPENTER 2003). Helder water is rijk aan algen, planten, ongewervelden en vissen. Door fosfaatverrijking van het oppervlaktewater neemt de groei van waterplanten en algen sterk toe. De samenstelling van de algen

verschuift naar soorten die algenbloei vertonen in de zomer. Dit maakt het water minder geschikt voor ander leven, door giftigheid en oneetbaarheid van de algen. Door algenbloei dringt het licht minder diep door in het water, het aantal waterplanten neemt sterk af, met zuurstofloosheid en vissterfte tot gevolg (CARPENTER ET AL. 1999). Dit nieuwe stadium is stabiel. Terugdringen van het fosfaatgehalte na eutrofiëring, bijvoorbeeld door het inlaten van fosfaatarm water, leidt niet direct tot herstel. Door wind en bodemwoelende vissen zoals brasem *Abramis brama* en karper *Cyprinus carpio* komt aan het sediment gebonden fosfaat weer in het water terecht. Dit maakt het moeilijk om uit het ongewenste, maar stabiele alternatieve stadium te komen. Flinkere en soms kostbare ingrepen, zoals het inlaten van fosfaatarm water, baggeren van fosfaatrijk slib en wegvangen van brasem zijn nodig om weer helder water te krijgen. Bovendien is succes niet verzekerd. Dergelijke herstelwerkzaamheden na een ineenstorting van het systeem lijken niet altijd vruchten af te werpen (SCHEFFER & CARPENTER 2003), hoewel de gevolgen soms wel spectaculair zijn (SCHEFFER & CUPPEN 2005). Een vergelijkbare situatie is te vinden in de duinen. Door overmatige stikstofdepositie zijn de duinen sterk aan het vergassen en zijn duindoornstruwelen uitgebreid. Konijnen *Oryctolagus cuniculus* kunnen door begrazing het woekerende gras weg eten. Maar het konijn is door allerlei ziekten sterk in aantal afgenomen. In het door gras overgroeide duin is weinig ruimte voor andere planten, met een sterke achteruitgang in plantendiversiteit tot gevolg. Het is nog maar de vraag of bij herstel na deze ziekten de konijnen in staat zijn de oude situatie te herstellen. Concluderend, zowel in het verband tussen diversiteit en functie als tussen diversiteit en stabiliteit spelen *eigenschappen* van soorten een grote rol. De aanwezigheid van specifieke soorten met bepaalde kenmerken en hun relaties met andere soorten lijkt een groter effect op het functioneren en de stabiliteit van levensgemeenschappen uit te oefenen dan puur het *aantal* aanwezige soorten. Het gewicht van soortspecifiteit in deze relaties maakt het doen van voorspellingen over de gevolgen van een milieuverstoring op het functioneren en de stabiliteit van een levensgemeenschap bijna onmogelijk. Het maakt nogal uit welke soort (en dus eigenschap) verdwijnt. De consequentie van het verlies van deze soort is ook nog eens afhankelijk van de omstandigheden (interactie met andere soorten en aanwezigheid van andere stressfactoren) (DIAZ ET AL. 2003). Bovendien is het moeilijk te voorspellen welke soort zal verdwijnen (niet willekeurig, ook afhankelijk van de omstandigheden). Alleen als van alle soorten in de levensgemeenschap hun eigenschappen en gevoeligheid voor stress zouden worden gemeten, en de verbanden tussen de soorten in kaart zouden worden gebracht, zou men theoretisch in staat moeten zijn dergelijke voorspellingen te doen. Maar dit is een onuitvoerbaar taak. Dat we toch in staat zijn een voorzichtige verwachting van de invloed van milieustress op een groep planten en dieren en hun functioneren te formuleren laten we zien aan de hand van onderzoek aan het bodemecosysteem.

Ecosysteemprocessen

Een belangrijk ecosysteemproces waar veel organismen bij zijn betrokken is de afbraak van afgestorven plantendelen,

zowel op het land als in het water. Vroeg of laat gaan alle organismen dood en komen als organisch materiaal in het afvalvoedselweb terecht. In het decompositieproces worden de organisch gebonden elementen in afgestorven blad en dode dieren door de organismen uit het voedselweb omgezet naar anorganische verbindingen. Decompositie speelt zich grotendeels in de bodem af. Dit afbraakproces wordt verzorgd door een grote verscheidenheid aan schimmels, bacteriën, nematoden, amoeben, raderdieren, beerdertjes, potwormen, springstaarten, mijten, vliegenlarven, pissebedden, miljoenpoten, regenwormen en aaskevers. Het rijke bodemleven en het belang van decompositie voor de beschikbaarheid van elementen voor plant en dier maakt het afbraakproces zeer geschikt voor het bestuderen van het verband tussen soortenrijkdom en ecosysteemprocessen. De afgelopen decennia is dan ook veel onderzoek uitgevoerd naar de rol van soortenrijkdom in het proces van bladafbraak, met vaak opvallende resultaten.

De relatie tussen diversiteit en functioneren van het ecosysteem

Onderzoek in de bodem laat keer op keer zien dat bodems met veel soorten schimmels of bladafbrekende ongewervelden, zoals pissebedden en miljoenpoten, net zo goed functioneren als een bodem met maar enkele soorten (MIKOLA ET AL. 2002). Zo wordt de snelheid van humusafbraak verhoogd bij een toename van geen naar zes soorten schimmels, maar een verdere toename van het aantal schimmels tot 43 soorten heeft geen enkele toegevoegde waarde (SETÄLÄ & MCLEAN 2004). In de meeste onderzoeken resulteert een kleine verhoging van het aantal soorten alleen in een positief effect op het ecosysteem bij een heel lage diversiteit van maar enkele soorten. Een verdere stijging van de diversiteit naar meer natuurlijke waarden is nauwelijks van invloed op het ecosysteemproces. Het effect van diversiteitverhoging 'verzaagt' al zeer snel nadat een aantal soorten aanwezig is (fig. 6), veel sneller dan bij proeven met planten is waargenomen. Vergelijkbare resultaten zijn ook gevonden onder natuurlijke omstandigheden. Zo is op een 50-tal eilandjes in de Oostzee, in het noorden van Zweden, de invloed van planten op het afbraakproces bestudeerd (WARDLE ET AL. 1997). De diversiteit en samenstelling van de vegetatie op de eilandjes bleek sterk te verschillen en was gerelateerd aan de afmeting van het eiland. Een groot eiland wordt vaker door de bliksem getroffen dan een klein eiland, en heeft vaker last van bosbranden. Bosbrand resulteert niet alleen in een lagere plantendiversiteit op grote eilanden dan op kleine eilanden, maar heeft ook een effect op de soortensamenstelling van de vegetatie. Grote eilanden worden gedomineerd door planten uit het begin van de successie, met name grove den *Pinus sylvestris* en blauwe bosbes *Vaccinium myrtillus*. Op kleine eilanden, die minder vaak door brand worden verstoord, komen vooral laatsuccessie-soorten voor, zoals fijnspar *Picea abies* en kraaiheide *Empetrum nigrum*. In tegenstelling tot vroegsuccessie-planten, zijn de bladeren van laatsuccessie-planten relatief rijk aan plantenstoffen. Deze stoffen remmen de groei van schimmels en bacteriën, waardoor de afbraak van dood plantenmateriaal sterk wordt geremd. Kleine eilanden hebben een hoge plantendiversiteit maar een lagere decompositiesnelheid dan grote eilanden

Figuur 8
Bodemdieren – hier een regenworm, een pissebed en een miljoenpoot – zijn verantwoordelijk voor bladafbraak en bodemrespiratie.



met een lage diversiteit. De relatie tussen diversiteit en het functioneren van het ecosysteem is dus negatief. Een hoge soortenrijkdom hoeft dus niet altijd voordelig te zijn.

Wat het onderzoek op de Zweedse eilanden ook laat zien is dat de eigenschappen van soorten, in dit geval de vorming van groeiremmende stoffen in het blad, de uitkomst van diversiteitsexperimenten sterk beïnvloeden. Soortspecifieke eigenschappen kunnen de invloed van soortenrijkdom tenietdoen of zelfs omvormen naar een negatief verband. Dit suggereert dat het aantal soorten wellicht minder belangrijk is dan welke soorten aanwezig zijn, hoe die soorten er uitzien en hoe zij elkaar beïnvloeden. Dit blijkt ook uit onderzoek naar het belang van bladafbrekende bodemdieren. Een geringe toename van geen naar drie soorten pissebedden, miljoenpotten en/of regenwormen deed de snelheid van twee bodemprocessen, namelijk bladafbraak en bodemrespiratie, toenemen (HEEMSBERGEN ET AL. 2004, fig. 8). Maar deze processen verliepen even snel bij een verdere toename in diversiteit naar vier en acht soorten. Er deed zich bovendien een interessant verschijnsel voor. In combinaties van een regenworm met een miljoenpoot of een pissebed brak het blad veel sneller af dan verwacht, omdat de soorten elkaar in hun activiteit beïnvloeden. Pissebedden en miljoenpotten fragmenteren het blad tot kleine stukjes. Een regenworm kan

dat niet, maar heeft wel een voorkeur voor deze kleinere bladfragmenten. In aanwezigheid van een pissebed of een miljoenpoot, at een regenworm veel meer van het blad en was de totale bladafbraak groter dan wanneer regenwormen alleen voorkwamen. De bladknabbelaars faciliteren de eetactiviteit van de regenworm. Pissebedden en miljoenpotten tezamen gaf juist een veel lagere afbraaksnelheid dan beide apart. De soorten zaten elkaar in de weg. Het optreden van facilitatie en inhibitie wordt bepaald door de functionele verschillen tussen de aanwezige soorten, niet hun aantal. Hoe sterker de soorten van elkaar verschillen in hun functie, hoe groter hun gezamenlijke effect, door facilitatie, op een ecosysteemproces. Een tweede opvallend resultaat was dat in aanwezigheid van de regenworm *Lumbricus rubellus* bladafbraak groter was dan verwacht. Nadere bestudering van zijn rol in de bodem gaf aan dat deze worm van alle soorten de grootste invloed had op bodemprocessen. Deze regenworm vervulde een sleutelrol in het decompositieproces.

Wat leren we uit deze experimenten over de mogelijke gevolgen van soortenverlies voor het functioneren van de bodem? Kun je soorten kwijtraken uit een bodem met een hoge diversiteit zonder dat de bodem aan functionaliteit inboet? Ja en nee. De voorspelling is dat als een soort verdwijnt met eigenschappen die ook aanwezig zijn in de overgebleven soorten in de levensgemeenschap, dit verlies een bodemproces niet beïnvloedt, omdat het gemiddelde functionele verschil van de soorten in de gemeenschap gelijk blijft. Verlies je met een soort ook functionele eigenschappen uit de levensgemeenschap dan is een negatief effect op een proces te verwachten. Een sleutelsoort mag echter nooit verdwijnen. Dit verlies zal altijd gepaard gaan met een vermindering van de bodemfunctionaliteit. Niet het aantal soorten dat verdwijnt lijkt van belang, maar welke soorten verdwijnen. Daar moet wel aan worden toegevoegd dat een soort voor een specifiek bodemproces wellicht niet belangrijk is, maar dat wel voor een ander proces wel kan zijn. Voor de multifunctionaliteit van de bodem moet je dus meer soorten behouden dan voor een enkel bodemproces. In de toekomst zal moeten worden uitgezocht of deze voorspellingen ook uitkomen.

WIE ONDERZOEKEN BIODIVERSITEIT?

Er wordt heel veel onderzoek verricht aan biodiversiteit in Nederland. Het is ondoenlijk om een overzicht te geven wie er precies onderzoek doen aan welk aspect van biodiversiteit. Wel is een aantal grote lijnen te schetsen. Hieronder bespreken we een aantal onderzoekthema's en de belangrijkste onderzoeksinstellingen die zich met deze thema's bezig houden. Het moge duidelijk zijn dat deze onderzoekthema's niet strikt zijn gescheiden, er is veel overlap. Natuurhistorische musea en herbaria zijn de instituten die de belangrijke collecties van planten, dieren en gesteenten beheren en daar onderzoek aan doen. Hoewel Nederland een vrij groot aantal kleinere natuurhistorische musea kent, is er maar één instituut over waar veel capaciteit is voor onderzoek: het Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis (kortweg NCB Naturalis). Dit instituut is ontstaan in 2010 uit een bundeling van de vroegere musea in Leiden (Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis), Amster-

dam (Zoölogisch Museum van de Universiteit van Amsterdam) en de herbaria in Leiden, Wageningen en Utrecht (samen het Nationaal Herbarium vormend). De ruim 50 onderzoekers zijn taxonomen en evolutiebiologen die werken aan de taxonomie en evolutie van veel groepen dieren en planten, inclusief fossielen. De taxonomen doen basaal taxonomisch onderzoek zoals het beschrijven van nieuwe soorten en het maken van determinatiesleutels. Daarnaast bestuderen zij ook de onderlinge verwantschappen (fylogenie) tussen soorten en processen als soortvorming en macro-evolutie. Hoewel de inrichting van het nieuwe instituut nog niet klaar is, lijkt het erop dat de volgende thema's de komende jaren leidend voor het onderzoek zullen zijn: (i) morfologie, evolutie en ontwikkelingsgenetica, (ii) fylogenetica en DNA-barcoding, (iii) biogeografie, en (iv) klimaatverandering.

Naast het NCB Naturalis, doet het Centraal Bureau voor de Schimmelcultures (Utrecht), een instituut van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (KNAW), taxonomisch onderzoek aan schimmels.

Zelfs in een dichtbevolkt gebied als Nederland weten we na ruim anderhalve eeuw van onderzoek van veel groepen van organismen nog steeds niet welke soorten er voorkomen, waar we ze kunnen vinden en hoe algemeen of zeldzaam ze zijn. Met name voor kleine en meer verborgen organismen is onze kennis ontoereikend. Gemiddeld hebben we voor elke vogelsoort wel een paar goede vogelaars, maar moeten hele orden van insecten en ander ongewervelden het soms maar met een of enkele onderzoekers doen (KOOMEN ET AL. 1995).

Het in kaart brengen van onze biodiversiteit en het beschrijven van lokale soortenrijkdom wordt vooral door vrijwilligers gedaan. Dit is het terrein van de PGO's, de Particuliere Gegevensbeherende Organisaties, die tezamen de VOFF (Stichting Veldonderzoek Flora en Fauna) vormen (kader 5). In de bij de VOFF aangesloten stichtingen en verenigingen houden ruim 20.000 'amateurs' zich in hun vrije tijd bezig met het inventariseren, fotograferen en in kaart brengen van plant- en diergroepen. Zij struinen in het weekend vooral de mooiste gebieden van Nederland af op zoek naar leuke soorten of ze nemen deel aan gestructureerde onderzoeksprogramma's, zoals de Punt Transect Telling (PTT) van SOVON. Via websites als Telmee.nl en Waarneming.nl komen hun waarnemingen van mossen, paddenstoelen, planten en dieren bij elkaar. Deze waarnemingen worden gecontroleerd ('gevalideerd') door specialisten, die zijn ingewerkt in een groep van soorten. Zo ontstaat er een schat aan betrouwbare informatie die wordt ingezet voor het maken van regionale en lokale soortenlijsten en van rode lijsten van bedreigde soorten. Het Nederlands Soortenregister, een soort burgerlijke stand van de flora en fauna van Nederland (www.nederlandsesoorten.nl), is de centrale digitale plaats waar dit soort informatie bij elkaar komt. Op deze website staan alle schimmels, algen, planten en dieren waarvan we weten dat ze in ons land voorkomen. Naast naam informatie en een foto voor veel soorten bevat de website veel informatie over talrijkheid, verspreiding en andere zaken.

Behalve dat de PGO's vaststellen welke soorten ons land rijk is doen ze ook veel onderzoek naar veranderingen in soortenrijkdom, bijvoorbeeld via het Netwerk Ecologische Moni-

toring (NEM). Bij het monitoren van met name planten, vogels, vlinders en libellen wordt door PGO's nauw samengewerkt met een aantal grote terreinbeheerders, zoals Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten en de provinciale Landschappen. Deze laatste zijn grotendeels verantwoordelijk voor de instandhouding van onze biodiversiteit (zie hoofdstuk 11). Planten en mossen worden vaak geteld in permanente kwadraten, hokken met een bekend oppervlak en ligging. Amfibieën en libellen worden geteld tijdens het regelmatig lopen van vaste routes langs poeltjes en andere wateren, en vlinders worden geteld langs routes door weiden, heiden en langs bosranden. Door dit jaarlijks uit te voeren, vaak weer door vrijwilligers, worden trends zichtbaar in voor- en achteruitgang van populaties van soorten. Soorten die sterk in aantal achteruitgaan komen op een rode lijst. In het beheer wordt geprobeerd iets voor deze soorten te doen. Gericht onderzoek naar de eisen die een soort stelt aan zijn leefmilieu is daarbij van groot belang om op een gefundeerde manier met een beschermingsplan te komen. De PGO's en de terreinbeheerder trekken vaak samen op in het maken van beschermingsplannen, bijvoorbeeld voor karakteristieke insectensoorten, zoals grote vuurvlinder *Lycaena dispar* en groene glazenmaker *Aeshna viridis*, of voor wilde bijen. De balans van de kwaliteit van onze natuur wordt jaarlijks opgemaakt in het Natuurcompendium. Het Centraal Bureau voor de Statistiek (CBS) bewerkt en analyseert veel gegevens. Het Natuurcompendium is een ijkpunt voor de kwaliteit van het milieu en de natuur in Nederland.

Pas als we een goed inzicht hebben in hoe soorten zich verspreiden, hun gevoeligheden voor milieustress en andere relevante eigenschappen kunnen we proberen te voorspellen hoe ingrijpen in de leefomgeving zal uitpakken voor de natuur. Dit vraagt meer om toegepast onderzoek, naar onder meer de effecten van begrazing, overbevinging, maaien, grondwaterstandverhoging, plaggen, waterzuivering, omvorming van landbouwgronden naar nieuwe natuur en soortspecifieke beschermingsplannen. Dit is vooral het domein van overheidsinstellingen, zoals Rijkswaterstaat, de Waterschappen, de Plantenziektenkundige Dienst, het RIVM, aan universiteiten gelieerde kennisinstellingen, zoals Alterra, Imares, NIOZ, en van adviesbureaus. Hier doen professionele ecologen, vaak met een adviserende taak, onderzoek naar hoe ingrepen in het landschap, al dan niet noodzakelijk, het beste uitgevoerd kunnen worden om schade aan het milieu te beperken of het milieu te versterken. Adviesbureaus doen daarnaast ook veel milieueffectrapportages (MER) en natuurtoetsen. Voordat ergens gebouwd of verbouwd kan worden is het zaak om de kwaliteit van de plaatselijke natuur te kennen. Zitten er geen bedreigde en kwetsbare soorten? Is de natuurwaarde niet zo hoog dat men naar alternatieven moet uitzien? De kennis die de PGO's en de hiergenoemde onderzoeksinstituten bijbrengen ligt vaak ten grondslag aan deze MER's. Momenteel wordt er door de PGO's samen met de Gegevensautoriteit Natuur (GaN, www.gegevensautoriteitnatuur.nl) gewerkt aan het maken van één grote database van alle gegevens van Nederlandse organismen, de Nationale Databank Flora en Fauna (NDFP). De website Telmee.nl is het portaal voor de medewerkers van de NDFP (www.telmee.nl). Het natuurloket is het portaal



STICHTING VELDONDERZOEK FLORA EN FAUNA

De Stichting VeldOnderzoek Flora en Fauna (VOFF) is een samenwerkingsverband van tien Particuliere Gegevensbeherende Organisaties (PGO's). De ruim 20.000 vrijwilligers van de PGO's verzamelen verspreidingsgegevens van de in Nederland voorkomende paddenstoelen, planten en dieren. De landelijke databanken van de PGO's komen samen in de NDFP (Nationale Databank Flora en Fauna). De NDFP wordt georganiseerd door de Gegevens autoriteit en de PGO's en bevat vrijwel alle digitaal beschikbare natuurgegevens in Nederland. Verspreidingsgegevens, taxonomische en ecologische kennis en de expertise van de PGO's worden ingezet ten behoeve van onderzoek en natuurbescherming.

Stichting ANEMOON (www.anemoon.org)



ANEMOON is de afkorting van Analyse, Educatie en Marien Oecologisch Onderzoek. Het is de organisatie voor vrijwilligersonderzoek in het mariene milieu. Zij registreert trends, seizoens- en verspreidingspatronen van zeeorganismen die leven in de getijdzone, de nabije kustzone (monitoring van aangespoelde organismen) en onder water (monitoring door biologisch onderlegde sportduikers). Waargenomen veranderingen worden bekend gemaakt aan de overheid en milieuorganisaties Naast louter mariene projecten ondersteunt de stichting twee grote projecten, waarbij ook land- en zoetwaterweekdieren betrokken zijn: het Atlasproject Nederlandse Mollusken (ANM) en het Hab-Slak-project waarbij onderzoek naar de verspreiding en ecologie van de weekdieren van de Europese Habitat Richtlijn centraal staat. 630 leden/waarnemers.

Bryologische en Lichenologische Werkgroep

(www.blwg.nl)



De Bryologische en Lichenologische Werkgroep (BLWG) is in 1946 opgericht als werkgroep van de KNNV, de vereniging voor veldbiologie. De BLWG vormt het bindend element voor alle mensen in Nederland met interesse voor mossen en korstmossen, van beginnende amateurs tot vakmensen. De vereniging stelt zich ten doel om de kennis van de Nederlandse mossen en korstmossen te vergroten. Ook zet de werkgroep zich in om de belangstelling voor mossen en

korstmossen in natuurbeheer en natuurbescherming aan te wakkeren. De werkgroep voert ook onderzoek uit en geeft advies. Ze geeft de tijdschriften Buxbaumia en Lindbergia uit. Ruim 420 leden.

Stichting European Invertebrate Survey – Nederland

(www.naturalis.nl/eis)



EIS-Nederland zet zich in voor een toename van de kennis over en betere bescherming van insecten en andere ongewervelden. EIS bestaat uit een vijftigtal werkgroepen, ieder gericht op een bepaalde groep ongewervelden. Bij sommige werkgroepen wordt samengewerkt met andere organisaties, zoals libellen (Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie en Vlinderstichting), mollusken (Stichting Anemoon), nachtvlinders, inclusief kleine vlinders (Werkgroep Vlinderfaunistiek van EIS en Vlinderstichting) en loopkevers (Loopkeverstichting). EIS werkt nauw samen met NCB Naturalis op het gebied van publicaties (Nederlandse Fauna, Nederlandse Faunistische Mededelingen, Entomologische Tabellen) en websites (Nederlands Soortenregister, Orthoptera of Europe). 1323 leden/waarnemers.

Stichting Floristisch Onderzoek Nederland

(www.floron.nl)



Stichting FLORON is een vrijwilligersorganisatie die zich inzet voor de inventarisatie en bescherming van de Nederlandse wilde flora. FLORON organiseert excursies, coördineert landelijke telprojecten voor planten, geeft lezingen, geeft voorlichting en advies, voert onderzoek uit en beschermt plantensoorten en hun leefgebieden. De stichting voert verspreidingsonderzoek uit naar bedreigde en invasieve soorten. Regelmatig worden verspreidingskaarten gepubliceerd. In samenwerking met het NCB Naturalis (voormalig Nationaal Herbarium) wordt het tijdschrift Gorteria uitgegeven. 1380 leden/waarnemers.

Nederlandse Mycologische Vereniging

(www.mycologen.nl)

In de Nederlandse Mycologische Vereniging (NMV) vinden beginners of gevorderden, als 'amateur' of professioneel, die zich met schimmels bezig houden een onderkomen. De

voor instanties en bedrijven die gegevens willen gebruiken (www.natuurloket.nl). ECOGRID (www.ecogrid.nl) is een derde manier om toegang te krijgen, meer gericht op wetenschappelijk gebruik van de gegevens. Men kan zich voorstellen dat het bijeenbrengen van zo veel verschillende verspreidingsgegevens interessante onderzoeksmogelijkheden naar allerlei combinaties opent.

Onderzoek naar hoe veranderingen in het aantal soorten, bijvoorbeeld door klimaatsverandering, doorwerkt in de stabiliteit en het functioneren van levensgemeenschappen en ecosystemen wordt vooral uitgevoerd aan universiteiten en onderzoeksinstituten, zoals die van de Koninklijke Ne-

derlandse Akademie van Wetenschappen (KNAW). In dit onderzoek ligt de nadruk vooral op meer fundamentele en abstracte vragen zoals hoe levensgemeenschappen worden opgebouwd en hoe deze zich handhaven in een omgeving die continu aan veranderingen onderhevig is. Of de vraag hoe soorten elkaar in een levensgemeenschap beïnvloeden en wat het belang is van hun soortspecifieke eigenschappen, zoals lichaamsgrootte, dieet, tolerantie voor milieustress, manier van voortplanten en verspreidingsvermogen voor het begrijpen van hun interacties. Of op een wat hoger ruimtelijk niveau, de vraag hoe de diversiteit van levensgemeenschappen belangrijke processen als primaire productie of



NMV is opgericht met als doel de bevordering van de kennis van de mycologie te verbreden en onder de aandacht te brengen. De vereniging organiseert en/of coördineert onder andere landelijke bijeenkomsten, excursies, werkweken en cursussen. Een landelijk paddenstoelenmeetnet en de werkgroep paddenstoelenkartering vallen onder de verantwoording van de vereniging. De NMV geeft het tijdschrift *Coolia* uit. 934 leden/waarnemers.

Reptielen Amfibieën Vissen Onderzoek Nederland (www.ravon.nl)



Stichting RAVON zet zich in voor de bescherming van reptielen, amfibieën en vissen. RAVON geeft voorlichting, adviseert, voert onderzoek uit, verzamelt verspreidingsgegevens en heeft twee landelijke meetnetten en doet aan het monitoren van rijkswateren op aanwezigheid van vissen. Regelmatig worden determinatie- en inventarisatiecursussen gegeven en worden inventarisaties georganiseerd. RAVON geeft het tijdschrift *RAVON* en de nieuwsbrief *Schubben en Slijm* uit. 1755 leden/waarnemers.

SOVON Vogelonderzoek Nederland (www.sovon.nl)



De vereniging SOVON Vogelonderzoek Nederland is een verzameling vogeltellers en onderzoekers. SOVON organiseert landelijke vogeltellingen en voert onderzoek uit ten behoeve van natuurbeheer, beleid en wetenschap. Naast de monitoring van de vogelstand voert SOVON ook verklarend onderzoek uit dat de gesignaleerde voor- of achteruitgang van vogels kan verklaren, vaak in samenwerking met andere instituten en instellingen. In totaal werken er een 60-tal beroepskrachten. SOVON geeft *SOVON Nieuws* uit en samen met de Nederlandse Ornithologische Unie het tijdschrift *Limosa*. 7167 leden/waarnemers.

Stichting Tinea (www.kleinevlinders.nl)

De Stichting Tinea heeft tot doel het bevorderen van kennis met name over aantallen en verspreiding van de in Nederland gevonden soorten kleine vlinders. Daarbij werken



vrijwilligers met interesse in deze insectengroep samen, van beginnende amateurs tot vakmensen. Tinea beheert een databank met verspreidingsgegevens en op de website staan tabellen waarmee de Nederlandse soorten kleine vlinders zijn te determineren. 150 leden/waarnemers.

De Vlinderstichting (www.vlinderstichting.nl)



De Vlinderstichting is een natuurbeschermingsorganisatie die zich sterk maakt voor het behoud en herstel van vlinders en libellen in Nederland en Europa. De stichting geeft cursussen, doet opdrachten en organiseert de jaarlijkse nachtvlinder-nacht. Onderzoek aan nachtvlinders en de presentatie in *Vlindernet* (www.vlindernet.nl) wordt gedaan in samenwerking met Werkgroep Vlinderfaunistiek van EIS-Nederland. De Vlinderstichting geeft het tijdschrift *Vlinders* uit. 5761 leden/waarnemers.

Zoogdierversameniging (www.zoogdierversameniging.nl)



De Zoogdierversameniging zet zich in voor de studie en de bescherming van alle in het wild levende zoogdieren en hun leefgebieden. De vele vrijwilligers verzamelen kennis over de biologie en aantalsontwikkeling en over oorzaken van achter- of vooruitgang van een soort. Die kennis is nodig voor effectieve bescherming, waarbij de vereniging samenwerkt met andere organisaties, beheerders en (lokale) overheden. De vereniging organiseert cursussen, symposia, lezingen, inventarisaties en monitoring, beheert een zoogdierendatabank en geeft de tijdschriften *Lutra* en *Zoogdier* uit. 3002 leden/waarnemers.

Dit is slechts een zeer korte en verre van volledige schets van de vele activiteiten die de RGO's jaarlijks organiseren. Het is zeer de moeite waard om eens een kijkje te nemen op hun websites en kennis te nemen van al hun activiteiten. Bovendien is daar te lezen hoe men zelf kan bijdragen aan het onderzoek aan een van de vele groepen van organismen.

strooiselafbraak stuurt. Dit is het werkterrein van de fundamentele ecologen. De nadruk die de laatste jaren ligt op de relatie tussen soortenrijkdom, of veranderingen daarin, en ecosysteemprocessen die voor de mens van belang zijn, veronderstelt dat we genoeg weten over hoe diversiteit tot stand komt en wordt gehandhaafd. Niets is echter minder waar. Er wordt relatief weinig onderzoek uitgevoerd naar het ontstaan van biodiversiteit. Wat bepaalt het aantal soorten in een gebied? Waarom zijn het deze soorten en niet juist andere soorten? Het is goed hierbij te bedenken dat ondanks het feit dat deze vragen en dit type onderzoek wellicht wat abstract overkomen, de kennis die hiermee

vergaard wordt vaak van essentieel belang is voor het oplossen van de meer toegepaste vragen die we hierboven behandelden.

Nederland heeft een internationaal verdrag ondertekend waarin staat dat in 2010 ons verlies aan biodiversiteit moet zijn gestopt. Maar het biodiversiteitsverlies gaat door. Mede daarom spraken wereldleiders tijdens een topconferentie over duurzame ontwikkeling in Johannesburg (2002) af dat in 2010 een belangrijke *reductie* in de snelheid van achteruitgang van biodiversiteit moest worden bereikt. Om dit te kunnen doen is het noodzakelijk exact te weten welke soorten in Nederland voorkomen, wat hun status is,

welke rol zij vervullen in de natuur, welke soorten worden bedreigd en wat daar tegen is te doen. De levendige discussie over het belang van biodiversiteit voor het functioneren van levensgemeenschappen en ecosystemen doet vermoeden dat we een goed beeld hebben van wat de soortenrijkdom van lokale gebieden bepaalt en handhaaft. In de praktijk valt dat nogal tegen. Het is interessant om te zien dat in het onderzoek naar de rol van soortenrijkdom in de stabiliteit en het functioneren van het ecosysteem steeds meer de nadruk komt te liggen op de identiteit van de soort, met andere woorden de eigenschappen van de soort. Duidelijk is dat veel processen in de natuur maar deels afhankelijk zijn van de soortenrijkdom. De aanwezigheid van specifieke soorten, ook wel sleutelsoorten genoemd blijkt vaak de rol van diversiteit per se te overstijgen. Daarnaast is het voor het slagen van beschermings-

plannen noodzakelijk dat we de ecologie en biologie van zeldzame soorten die bedreigd worden goed kennen. Soorten-kennis wordt dus steeds belangrijker in het diversiteitonderzoek. Echter, deze kennis is aan universiteiten in een hoog tempo aan het verdwijnen of is reeds verdwenen. De natuurhistorische musea hebben weliswaar deze kennis, maar met de beperkte middelen slechts voor een beperkte groep soorten. Dit maakt met name de rol van PGO's steeds belangrijker. Hier zit veel specialistische soortenkennis bij de vaak zeer deskundige vrijwilligers die de PGO's rijk zijn (die ten dele overigens ook weer aan natuurhistorische musea of universiteiten verbonden zijn). Samenwerking tussen natuurhistorische musea, universitaire onderzoekers en PGO's biedt dan ook veel kansen voor de toekomst. Gelukkig weten professionele onderzoekers en de PGO's elkaar steeds beter te vinden.