

BIODIVERSITEIT IN THEORIE EN PRAKTIJK

R. HENGVELD

INSTITUUT VOOR BOS- EN NATUURONDERZOEK, ARNHEM

SAMENVATTING

Biodiversiteit is een recent en nog slecht gedefinieerd begrip. Doorgaans wordt het op tweeërlij wijze opgevat en gemeten. De eerste betreft het loutere aantal soorten in een gebied, ongeacht hun identiteit of biologische eigenschappen. De tweede wijze betreft juist de biologische variatie in eigenschappen zelf, maar deze variatie wordt doorgaans niet gekwantificeerd. In dit artikel wordt het uitwaaiersproces beschreven van soorten die in de loop van de evolutie op steeds andere aspecten van de variatie in het milieu zijn gaan reageren. Bovendien wordt een suggestie gedaan om de afname van de biodiversiteit te meten door soorten te tellen, niet ongeacht hun eigenschappen, maar juist naar bepaalde waarden die deze eigenschappen aannemen. Er is, bijvoorbeeld, in een bepaalde geografische regio een zekere verhouding tussen standvogels, korte-afstands migranten en lange-afstands migranten. Door, onder andere, menselijk toedoen kan deze verhouding veranderen waarbij de lange-afstands migranten grotendeels uitvallen. Dit houdt dan een inperking van de variatiebreedte van trekgedrag in. Met andere woorden, de biodiversiteit is op dit punt achteruitgegaan. Deze toevoeging van biologische informatie laat dan precies de werkingswijze van de afname van biodiversiteit zien. Kennen we eenmaal de werkingswijze, dan kunnen we effectief tegenmaatregelen nemen ter voorkoming van een eventuele verdere afname. Biodiversiteit betreft niet het aantal soorten op aarde, het betreft de verscheidenheid van eigenschappen hiervan. Met name deze verscheidenheid moet behouden blijven.

INLEIDING

In dit artikel wil ik een definitie geven van biodiversiteit. Mijns inziens is dat nuttig, gezien het buitengewoon onduidelijke gebruik dat er van dit nieuwe begrip wordt gemaakt. Op zich zou het begrip misschien eerst zelf moeten uitkristalliseren, maar dat kost tijd en die tijd hebben we niet. Tenslotte vertoont de hollende achteruitgang van de biodiversiteit een groeiend maatschappelijk belang vanwege het besef dat de natuur lokaal en op wereldniveau op een onverantwoorde schaal wordt aangetast. Hoewel de tijd dringt, kunnen we het ons echter ook weer niet veroorloven een bezinning over het begrip biodiversiteit geheel uit de weg te gaan. Immers, we moeten weten hoe iets in elkaar zit en werkt, willen we het kunnen herstellen als er wat mee fout gaat. Het proces waar het om gaat is dat van diversificatie, het verschillend worden, het uiteenlopen of sterker van elkaar afwijken van bepaalde verschijnselen. Dit uitwaaiersproces betreft in dit geval het verschijnsel leven. Dit proces gaat fout en daar moeten we wat aan doen. Het is goed mogelijk – en een normale biologische praktijk – om het diversificatieproces als zodanig te bestuderen en te beschrijven, los van de drijvende factoren. Het is echter vanwege de biologische theorievorming van belang het hier niet bij te laten, maar ons tevens te richten op de factoren die de diversificatie versterken of verzwakken. Tenslotte zijn het deze factoren die in het geding zijn wanneer we praten over de huidige aantasting van de biodiversiteit. Wanneer we dus in de praktijk een halt willen toeroepen aan deze aantasting of zelfs hierbij het tij willen

keren, dan zullen we deze factoren in de hand moeten zien te krijgen. Een deel van de onduidelijkheid omtrent het begrip biodiversiteit komt voort uit de grootte van het aantal factoren dat speelt, waarbij vervolgens verschillende onderzoekers heel uiteenlopende keuzen uit dit aantal maken. In plaats van al de factoren op te sommen die in dit verband worden genoemd, wil ik eerst een bepaalde categorie afgrenzen die ik nader wil bespreken. Overigens tast deze afgrenzing de mate waarin de diversiteit gemanipuleerd kan worden niet aan. Ik wil namelijk die factoren uitsluiten die toch al niet gemanipuleerd kunnen worden, alsmede die welke te triviaal zijn om te bediscussieren. Beide categorieën zouden ons het zicht op de wel te beïnvloeden factoren benemen.

**TRIVIALE EN NIET
TE BEÏNVLOEDEN
FACTOREN**

Een ieder weet dat de ene boom niet gelijk is aan de andere, geen dier is hetzelfde ook al is deze een deel van eenleiige tweeling en geen mens heeft werkelijk een dubbelganger. Het leven is dus verscheiden of divers. En het kappen van een enkele boom of het doden van een dier betekent daarmee dus een zekere, zij het meestal een verwaarloosbaar kleine, aantasting van de biodiversiteit. Niet alleen is dat triviaal om te zeggen, ook de kap van een heel bos of zelfs van het Zuid-amerikaanse regenwoud als probleemgebied voor een discussie is triviaal, zij het hier triviaal gezien vanuit een biologische probleemstelling. Het probleem is tenslotte overduidelijk, zowel vanuit het gezichtspunt van wat er precies gebeurt als vanuit dat wat er tegen gedaan moet worden: het kappen gebeurt, het leidt tot enorme biologische verliezen en het moet dus gestopt worden, geheel of gedeeltelijk. Dit behoeft geen nadere uitleg of discussie. Onder deze categorie vallen ook cultuurtechnische en landbouwkundige maatregelen alsmede die, genomen in verband met verstedelijking en bevolkingsgroei, zoals huizen- en wegebouw, de aanleg van waterreservoirs en dergelijke. Ongeacht de biologische eigenschappen of kwaliteit van de organismen of soorten wordt alles hierbij weggevaagd. En dat totale wegvagen moet vertraagd, in zekere banen geleid, of zo mogelijk gestopt worden. Echter, met de preciese maatregelen waarnaar dan gezocht moet worden, heeft een bioloog ook hier niets van doen, aangezien er geen specifiek biologische kwaliteiten of processen in het geding zijn welke juist zijn specialisme betreffen. Naast de triviale, niet-biologische factoren die de biodiversiteit bepalen, zijn er ook biologische factoren die om verschillende redenen geheel buiten ons handelingsbereik vallen. De huidige diversiteit wordt namelijk bepaald door die welke ons uit het verleden wordt aangereikt, plus de mate van diversificatie die daarbinnen mogelijk is. De eerste historische component wordt bepaald door de fylogenetische diversificatie, de uitwaaiering die er in het geologische verleden heeft plaatsgevonden, min de soorten die vervolgens zijn uitgestorven. Deze processen werden deels bepaald door onmiddellijke, eens heersende omstandigheden alsook door de verhoudingen tussen de toenmalige soorten onderling. Voor een ander deel werd de fylogenetische diversificatie bepaald door grootschalige processen zoals het verschuiven van continenten, of het ontstaan of geblokkeerd raken van oceaan- en luchtstromingen. Van dit soort historische processen, die de huidige biodiversiteit bepalen, is naast het ontstaan ook het uitsterven van soorten afhankelijk. Al deze historische processen hebben we echter duidelijk niet in de hand. Er zijn ook processen in het heden die we al evenmin in de hand kunnen hebben, ondanks hun klaarblijkelijke grijpbaarheid. Het erfelijke aanpassingsver-

mogen van soorten blijft, zeker voor wilde soorten, buiten ons bereik; alleen de onmiddellijk voor ons belangrijke, geteelde soorten kruisen en manipuleren we. In principe zouden we deze bron van erfelijke diversificatie ook voor wilde soorten in de hand kunnen nemen, maar dat is niet de bedoeling.

Sinds het ontstaan van de mogelijkheid om het erfelijk materiaal van soorten direct kunstmatig te veranderen, zijn hiertegen bezwaren gerezen, zowel vanuit ethisch-religieuze hoek als uit de hoek van de natuurbescherming. Op zich wekt dit verbazing aangezien 'genetische manipulatie' geen principiële wijziging maar slechts een versnelling inhoudt ten opzichte van sinds mensenheugenis aanvaarde kruisings-technieken. Of de vrees gegrond is van overslaan van het in een cultuurgewas ingebrachte gen op verwante wilde soorten is niet duidelijk. Tot nu toe houden de cultuurgewassen zichzelf in de regel aan de voor hen bestemde cultuurgronden. Van elders geïntroduceerde soorten komen doorgaans evenmin in natuurgebieden voor, zolang deze niet eerst verstoord zijn. Tenslotte hoeven ze, als ze er toch in voorkomen, de normale processen niet of niet blijvend te verstoren of te domineren. Wie zou er, bijvoorbeeld, aan denken dat de hele zoogdierfauna van de Britse Eilanden er door de mens is ingevoerd? Of wie kan aantonen dat de oecologische processen in zuidelijk Scandinavië nog niet gaan zoals ze eigenlijk zouden moeten doordat de spar er sinds de laatste IJstijd weliswaar naar op weg is, maar er nog niet is aangekomen? Waaraan meten we af welke soort wel of niet te veel is en op welke manier soortsvreemd erfelijk materiaal een proces zal verstoren of misschien juist aanvullen? Wat is hier de norm?

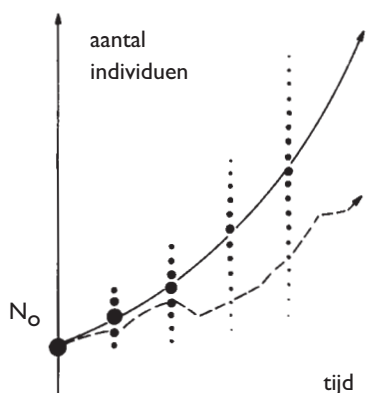
Tot nu toe heb ik alleen de diversiteit genoemd, gedefinieerd door verschillen binnen en tussen soorten zelf, maar biodiversiteit wordt ook wel gedefinieerd in termen van variatie in soortsaanpak binnen en tussen gemeenschappen, oecosystemen, of landschappen. Hier wordt dan gekeken (1) naar het aantal aanwezige soorten, (2) naar de gelijkmatigheid van de verdeling van individuen over soorten, of (3) naar de verdeling van soorten in de ruimte. In het tweede geval zijn er, hetzij zowel algemene als zeldzame soorten, hetzij allemaal even talrijke soorten. In het derde geval beperken bepaalde soorten zich alleen tot dit deel van, bijvoorbeeld, het duinlandschap en andere, heel onverwacht, tot een ander deel. Het boeiende van dit soort diversiteit zit hem dus in de verrassing, het onverwachte. Echter, ondanks recente pogingen tot natuurbouw of landschapsarchitectuur en dergelijke, blijkt het ook hier vooralsnog onmogelijk om de diversiteit, althans positief, te begrijpen en gericht te beïnvloeden. Na wijziging van terreinomstandigheden blijft het nog altijd afwachten welke soorten zich vervolgens komen vestigen en welke niet. Wat dus overblijft is de diversiteit voortkomend uit verschillen tussen individuele soorten. De vraag is nu: hoe zijn die verschillen ontstaan, welke bijdrage leveren verschillen in omstandigheden aan het voortbestaan van de soorten en hoe houden we deze verschillen en dus de soorten in stand? De rest van de discussie houdt zich uitsluitend met deze biologische vragen bezig.

HOE ONTSTAAN ER VERSCHILLEN?

Iedereen heeft wel eens geprobeerd een paar evenwijdige rechte lijnen te tekenen. Dat is moeilijk, maar het gaat. Een cirkel met de hand tekenen is lastiger en het tekenen van een tweede, precies gelijke cirkel is welhaast onmogelijk. Meer inge-

wikkelde figuren worden nog moeilijker te reproduceren. In het algemeen geldt: hoe ingewikkelder iets is, hoe moeilijker het is een identieke replica te maken. Dit lukt alleen computers en dergelijke, mechanische constructies die zo gebouwd zijn dat ze geen enkele afwijking van een instructie toelaten. Maar levende organismen missen die starheid: er kan veel fout gaan en dat gebeurt dan ook, en wel meer naarmate de ingewikkeldheid toeneemt. Daardoor is geen enkel individu gelijk aan welk ander individu dan ook. Gelijk betekent dus 'in een bepaald opzicht voldoende gelijk'. Individuen binnen een soort, bijvoorbeeld, kunnen onderling sterk van elkaar verschillen, waardoor hun onderlinge bevruchtings- en reproductiekansen uiteenlopen, maar ze blijven een enkele soort vormen zolang die kansen maar niet gelijk aan nul zijn. Ze zijn voldoende gelijk om tot deze soort gerekend te worden. De mate waarin we de lijn recht trekken noemen we de zekerheid of de onzekerheid van onze hand. We kunnen deze zekerheid ook in een getal uitdrukken; dan noemen we de mate van zekerheid waarschijnlijkheid of onwaarschijnlijkheid. Het is dus onwaarschijnlijk dat twee individuen precies aan elkaar gelijk zijn en deze onwaarschijnlijkheid neemt met de ingewikkeldheid toe. Het proces van uiteenwijken – diversificatie – dat op deze waarschijnlijkheid berust, noemen we een waarschijnlijkheidsproces.

figuur 1



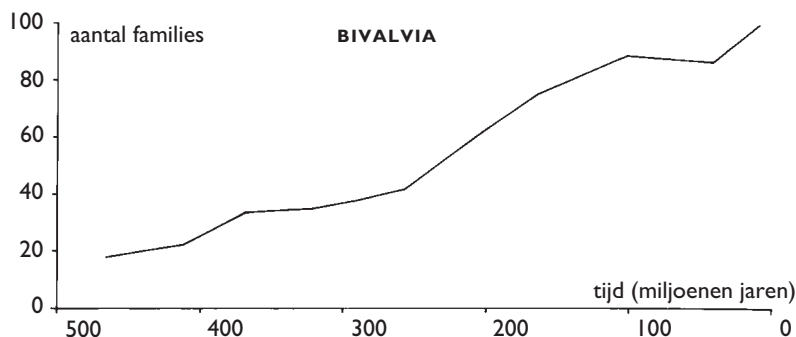
Figuur 1 geeft het verloop van een waarschijnlijkheidsproces weer. Op elk tijdstip langs de x-as kan het proces verschillende uitkomsten hebben (y-as), elk voorkomend met een zekere kans uit een totale verdeling van kansen. Afhankelijk van de wisselingen in omstandigheden of van het directe toeval zal de ene of andere uitkomst – waarde op de y-as – gerealiseerd worden. Tijdens of aan het eind van een betreffende periode zullen de mogelijke uitkomsten dus verschillen, zowel onderling als van het gemiddelde – deterministische – verloop (getrokken lijn) van het proces. Een dergelijk procesverloop wordt dus niet indirect

door het toeval bepaald wanneer dit de bepalende leefomstandigheden beïnvloedt, zoals dat, bijvoorbeeld, met weersinvloeden gebeurt. De invloed zelf kan de respons van een dier eenduidig – deterministisch – bepalen, maar zelf volgens toeval variëren. Dit wordt ingewikkelder wanneer bovendien de invloed van het weer wisselt van het ene organisme van een soort tot het andere. Het is ook mogelijk – bij direct werkend toeval – dat bij extreem lage aantallen individuen bij toeval slechts een deel van het erfelijk materiaal van de populatie is overgebleven, waardoor de wijzen van responderen voor en na het bereiken van de lage waarden verschillen. Wat hier overigens direct en indirect werkend toeval genoemd moet worden, is vaak niet duidelijk, maar dit tast het begrip van wat een waarschijnlijkheidsproces is niet aan. Het is een praktische indeling met beperkingen, geen principiële.

Darwin was de eerste die evolutie als een waarschijnlijkheidsproces opvatte: uit de onderling verschillende individuen van een soort worden alleen, bijvoorbeeld, de

grote of blauwe individuen gehaald voor verdere reproductie, de kleine of anders gekleurde gaan zonder nakomelingen dood. Dit herhaalt zich binnen de overgebleven categorie in de volgende stap, enzovoort. Daarbij kan het criterium van keuze bij elke stap anders gelegd worden. Ook kan dit criterium in de ruimte verschillen: in verschillende delen van een verspreidingsgebied heersen andere omstandigheden en dus worden er in elke stap verschillende keuzen gemaakt. Hoe sneller en in de ruimte afwisselender de keuzen worden gemaakt, hoe sneller het diversificatieproces, dat is, hoe sneller de evolutie van de soort. De evolutiesnelheid is daarentegen geringer bij soorten met lang levende individuen, bij soorten met individuen welke met die van volgende generaties kruisen, alsook bij soorten met een grote ruimtelijke uitwisseling van individuen. Biodiversiteit heeft dus met biologische processen en eigenschappen te maken, met hun variatie, met de biologische context (generatieduur, ruimtelijke uitwisseling van individuen, of erfelijk materiaal) en met de mate van variatie in de keuze die milieufactoren uit de diversiteit maken. Doordat zowel de biologische eigenschappen als de selectiefactoren variëren, is het evolutieproces een waarschijnlijkheidsproces. Naarmate de variatie groter wordt, wordt daarbij de richting waarin de evolutie zal verlopen onzekerder en dus minder voorspelbaar. Afhankelijk van de biologische eigenschappen, de variatie erin en de biologische context zal, bij gelijke selectiefactoren, de ene soort in de ene richting en een tweede soort in een andere richting evolueren. Bovendien haken, juist doordat de soorten onderling gaan verschillen, soorten in op verschillende variatiepatronen van de selectiefactoren. De diversificatie, indien eenmaal op gang, zal steeds sneller gaan verlopen en het aantal op de wereld aanwezige soorten zal toenemen.

figuur 2



Het aantal families tweekleppige mollusken (Bivalvia) is sinds het Ordovicium, c. 500 miljoen jaar geleden, gestaag toegenomen (figuur 2), volgens de palaeontoloog Stanley door concurrentie. Hoe dit laatste proces zou moeten werken is niet gemakkelijk in te zien, aangezien dit eerder, hetzij tot uitsterven, hetzij tot een verschuiving in eigenschappen zou moeten leiden, niet uitsluitend tot verhoging van het aantal soorten door soortsplitsing. In een variërend milieu kunnen echter ook na verloop van tijd meer en meer mogelijkheden van de totale variatiebreedte worden benut.

Het is dit samengestelde proces dat de diversiteit van het leven, biodiversiteit, heeft voortgebracht en in stand houdt. De hele bonte verscheidenheid om ons heen weerspiegelt dit proces. Biodiversiteit kunnen we dan ook als volgt definiëren:

ren: 'Biodiversiteit betreft alle verscheidenheid van adaptaties van biologische systemen aan milieuvariatie op alle schalen in tijd en ruimte'. Het benadrukt de onderlinge verschillen tussen soorten, hun uniekheid, alsmede de grilligheid van hun ontstaan en voortbestaan. Elke ingreep van de mens in hun omgeving die tot wijziging van de aard of van het aantal factoren, of tot vermindering van variatie erin zal leiden, heeft noodzakelijkerwijs het uitsterven van een deel van de soorten tot gevolg.

Natuurlijk volgen niet alleen wilde soorten planten en dieren dit proces van diversificatie, maar de cultuurplanten en gedomesticeerde dieren en zelfs de mens en diens cultuur doen dit evenzeer. Op deze manier past ook de mens binnen het natuurlijke proces van diversificatie en kunnen aanpassingen van de mens met zijn cultuur aansluiten bij soorten en processen er omheen en omgekeerd. In grote delen van de wereld vormde de aantasting van deze vorm van biodiversiteit door toedoen van de uniformerende Groene Revolutie dan ook een ramp van de eerste orde, zowel voor de lokale landbouw en sociaal-culturele aspecten van de samenlevingen als voor de wilde regionale soorten. Zo beschouwd is er ook nog veel wilde natuur in Nederland, het is alleen een dynamisch uitgedunde natuur. Slechts een deel van de diversiteit is gebleven, maar dat is nog wel natuur. Deze uitdunning kunnen we blijven manipuleren, dat is, versterken, verzwakken, of een andere, gewenste richting geven.

AANTASTING VAN DE BIODIVERSITEIT

Om zo efficiënt mogelijk te werken, het maximum uit bepaalde gewassen of diersoorten te halen, en om een zo groot mogelijke voorspelbaarheid van efficiëntie en productie te bereiken, vereenvoudigt en manipuleert de mens het milieu in een zeer bepaalde richting. Dit proces, optimalisatie genoemd, verloopt dus tegengesteld aan dat van diversificatie: het is een proces naar een enkel punt toe, niet naar veel. Bovendien verschuiven de criteria van optimalisatie in de huidige tijd ten opzichte van die in het verleden.

Het landbouwkundig landgebruik van Nederland heeft de laatste eeuwen sterke veranderingen ondergaan. Na een grootschalige drainage van de Hollandse veengebieden, de drooglegging van hierdoor ontstane meren na het kleinschalig grondgebruik op de zandgronden gedurende de middeleeuwen en de renaissance, is er vooral in de eerste helft van de 19e eeuw veel woeste grond ontgonnen. Dit werd in de tweede helft van die eeuw op grote schaal door veeteelt en tuinbouw gevolgd, met name door de ontwikkeling van de verbouw van graan in Noord-Amerika en de verschuivingen daardoor op de Europese markt. Na de Tweede Wereldoorlog begon de industrialisatie van de Nederlandse landbouw door schaalvergroting, ruilverkaveling, en door een toenemende specialisatie, mechanisatie, intensivering, grootschalig gebruik van chemicaliën, zowel voor bemesting als voor bestrijding van onkruid, ziekten en plagen en door een verlaging en regulering van de grondwaterspiegel. Heggen, boerengebruiksbosjes, venen, moerassen en heiden, veelal honderden jaren oud, verdwenen in die tijd. Het resultaat is een eenvormiger landschap met een minimum aan oecologische variatie in ruimte en tijd. Het is nu zeer de vraag of na het wegvallen van zoveel natuurgronden de voormalige grootschalige ruimtelijke processen kunnen worden overgenomen door kunstmatig aangelegde verbindingsbanen tussen de kleine restanten ervan met hun constante en vervorm-

de leefomstandigheden. Wellicht moeten we eerder terug naar het ontwikkelen van grote, aaneengesloten natuurgebieden op voormalige landbouwgronden, zoals dat inmiddels in verscheidene delen van Nederland gebeurt.

Door de geringe omvang van de menselijke nederzettingen, de beperkte transportmiddelen en de inefficiëntie van produktietechnieken en -apparatuur is de invloed van de mens gedurende het grootste deel van zijn bestaan lokaal geweest. Wel is er in de oude cultuurcentra op de langer levende soorten – bomen, grotere diersoorten – geselecteerd zodat deze daar uitstierven. De technieken van landbewerking bleven lange tijd dezelfde, veelal eeuwenlang, terwijl het lokale grondgebruik van plaats tot plaats wisselde. In de tijd varieerde er dus weinig, in de ruimte was de variatie groot. Dit variatiepatroon wordt in de huidige tijd precies omgedraaid: over grote oppervlakken worden nu dezelfde cultuurmaatregelen genomen, maar deze wisselen in een hoog tempo vanwege snelle technologische ontwikkelingen. Soorten die eerst uitgeleerd zijn op het patroon in het verleden krijgen het dus nu zwaar te verduren; soorten die bestand zijn tegen deze omdraaiing van het variatiepatroon, behoren soms tot de vroegere onkruiden en dergelijke, en in andere gevallen voorheen tot de wilde flora en fauna.

Het is vaak geprobeerd om onkruiden als biologische categorie te definiëren, terwijl deze slechts op een in landbouwkundige context negatieve waardering berust. In elk geval moeten de soorten, elk op hun eigen wijze naar de eigenschappen die ze bezitten, passen binnen het dynamische regime van seizoensperiodiciteit van de cultuurgewassen van een gebied in kwestie en van het toegepaste rotatiesysteem. Soorten die dit kunnen worden meegeogst en vroeger ook mee uitgezaaid met het zaadgoed van het cultuurgewas. Voor zover de aanpassing nog niet ideaal was, volgen er meer adaptaties die er in bepaalde gevallen, zoals bij haver, in resulteerden dat het vroegere onkruid zelf cultuurgewas werd. In andere gevallen trad er introgressie op: de erfelijke eigenschappen van onkruiden van een ander geslacht gras kruisten in het genoom van tarwe, waardoor deze zich in koelere, noordelijker delen van Europa kon uitbreiden. Ook de eigenschappen van het cultuurgewas evolueerden trouwens in de loop der tijd, en wel zodanig dat, bijvoorbeeld, de korrels in de aar van granen bleven zitten, hoewel dat ongunstig is bij wilde soorten. Naast dergelijke aanpassingen aan een door de mens opgelegd dynamisch regime, moeten onkruiden ook aangepast zijn aan een bepaalde bemestingsgraad en tegenwoordig ook aan toegepaste bestrijdingsmiddelen. Vele soorten blijken inderdaad niet opgewassen tegen het steeds striktere regime, hoewel er toch telkens nieuwe opduiken, zoals de knolcyperus, die in de nieuw ontstane situatie juist hun kans zien. Ondanks het feit dat ze hun biologische identiteit bewaren, komen voldoende eigenschappen zozeer overeen met die van het cultuurgewas dat ze niet te elimineren zijn zonder ook aan het gewas schade te doen. Vaak zijn ze met het gewas uit hetzelfde gebied van oorsprong meegekomen en kunnen ze zich buiten het landbouwareaal niet handhaven. Overigens kunnen ze doorgaans ook weer niet buiten de relatieve bescherming die de boer ze biedt door, bijvoorbeeld, concurrenten of voedseltekort te beperken.

Vanwege ingrepen in het variatiepatroon van de omgevingsfactoren verarmt de biologische diversiteit dus en schuift in een door de mens -vaak onbewust- bepaal-

de richting. Als we deze vorm van aantasting van de biodiversiteit willen tegen- gaan, moeten we derhalve de tegengestelde maatregelen nemen, namelijk die welke de nog bestaande variatie handhaven, of zelfs weer nieuwe variatie geven.

THEORIE, MATEN EN MAATREGELEN

Vanwege de aard van hun ontstaansproces is elke soort uniek, heeft zijn eigen richting van evolueren, komt nooit meer op een vorig ontwikkelingsstadium terug en stelt zijn unieke, telkens veranderende eisen aan zijn variërende omgeving. Een deel van de biologie, de systematiek, bestudeert inderdaad deze unieke aanpassingen en hun ontstaansgeschiedenis. Andere delen van de biologie, waaronder de oecologie, die zich onder andere met de selectiefactoren zou kunnen bezighouden, zoeken echter – overigens naar goed wetenschappelijk gebruik – naar algemene theorieën, theorieën dus die gelijkelijk voor alle soorten zouden moeten opgaan, veelal ongeacht hun unieke aanpassingen.

De vergelijkingen die aan de oecologische subdisciplines populatiedynamica en de oecosysteemtheorie ten grondslag liggen, nemen alleen de aantallen in beschouwing van de soorten die interacties met elkaar vertonen. Het zijn massavergelijkingen afkomstig uit de chemie. Het succes van een soort hangt echter niet alleen af van de aantallen betrokken individuen, maar ook van hun hoedanigheid. Bovendien kan in deze algemene vergelijkingen elk individu met een ander in contact treden, dus ongeacht hun ruimtelijke bereikbaarheid of voorkomen in de tijd. Ook reageren ze allemaal hetzelfde, ongeachte hun leeftijd, stadium in de – vaak ingewikkelde – levenscyclus, en dergelijke. Tenslotte raken ze ook niet verzadigd bij het eten, noch leggen ze reserves aan voor schaarse perioden. Wanneer deze elementen van oecologisch gedrag echter mede verantwoord worden, is de resulterende dynamica, zoals te verwachten, sterk verschillend. Omgekeerd kunnen dus natuurlijke verhoudingen en processen niet klakkeloos vanuit deze modellen en theorieën begrepen worden: we zullen eerst de modellen hiernaar moeten verfijnen of structureren. Dit zal veel van de gangbare theorieën en begrippen uit de populatiedynamica en oecosysteemtheorie omverwerpen.

Recentelijk zijn er bij deze algemene theorieën toch weer twee typen (modellen) te onderscheiden: (1) de klassieke waarbij de soorten, afgezien van hun talrijkheid, aan elkaar gelijkgesteld blijven; en (2) die waarbij toch de specifieke, oecologisch relevante eigenschappen weer meespelen. Het eerste, oudste en nog altijd dominerende type theorie beperkt de aandacht tot interacties tussen soorten, zoals die bij concurrentie, predatie of ziekte voorkomen. De aantallen zouden dan door deze interacties naar een stabiele evenwichtswaarde neigen, wat evolutionair neerkomt op een optimalisatieproces. Dit type theorie verklaart geen evolutionaire diversificatie. De plotselinge diversificaties in het geologische verleden, radiaties, worden dan ook begrepen vanuit situaties na perioden van massaal uitsterven van soorten toen alle optimaliseringsprocessen voor korte tijd verbroken zouden zijn geweest en er zich nieuwe ontwikkelden. In deze theorieën worden dan – soms buitenaardse – rampen als oorzaak aangeroepen zoals die van het neerkomen van een grote meteoriet, of – meer aards – overbejaging door de mens aan het einde van de laatste IJstijd. De centrale veronderstelling van dit type oecologische theorie is dat variatie tussen de individuen van een soort, tussen soorten, en de variatie

in tijd en ruimte van klimaats- en bodemfactoren verwaarloosbaar zijn. Juist de basiselementen van het divergentieproces.

Er worden in de geologische geschiedenis verschillende perioden onderscheiden, elk gekenmerkt door een verzameling met alleen dan voorkomende soorten fossielen. Deze perioden beginnen en eindigen abrupt, wat duidt op een korte tijd van massaal uitsterven van de voormalige verzameling van soorten en een radiatie van de volgende. Men kan proberen dit massaal uitsterven te verklaren, hetzij met een meteorietinslag, hetzij met een relatief snelle, radicale verandering in de leefomstandigheden van de soorten. In het laatste geval gaat men, voor zover mogelijk, na welk type van soorten er wel en welk niet zijn uitgestorven en waardoor deze typen worden gekenmerkt. Zo heeft er aan het eind van het Krijt mogelijk een meteorietinslag plaatsgevonden, maar ook het toenmalige supercontinent Pangaea was geleidelijk aan het uiteenvallen. Door dit laatste daalde de temperatuur ingrijpend en snel – van een supercontinentaal naar een oceanisch klimaat – terwijl het zeeniveau sterk rees, waardoor grote delen van de continenten onderliepen en er uitgestrekte, ondiepe zeeën ontstonden. Bovendien barstte een supervulkaan ten westen van India uit, wat miljoenen jaren duurde en waarmee alleen al vele duizenden vierkante kilometers lava werden uitgebraakt. Dit zal tevens tot een algehele verzuring van de biosfeer hebben geleid door de uitstoot van zwavelverbindingen. Inderdaad blijken eischalen van dinosauriërs gaandeweg dunner te zijn geworden, mogelijk vergelijkbaar met de gevolgen van verzuring bij huidige vogels. De uitsterfingsgolf van de megaherbivoren aan het einde van de laatste IJstijd zou aan overbejaging door de mens te wijten zijn geweest als rampfactor. Echter, de arctische grassteppe waarop deze soorten voorkwamen en waarvan ze voor hun voedsel afhankelijk waren, is toen geleidelijk verdwenen en vervangen door de voedselarme en moeilijk begaanbare dwergstruikvegetatie die er nu nog te vinden is. Hierdoor viel de primaire produktie voor deze megafauna uit met het uitsterven hiervan als gevolg. Ook voor deze oecologische theorie van een uitsterfingsgolf stapelen zich de laatste tijd de aanwijzingen op. Bovendien worden er weinig of geen overblijfselen van menselijke bewoning aangetroffen in deze gebieden, laat staan resten van zulke grote aantallen mensen dat deze de enorme kudden van deze bijzonder grote dieren over zo'n uitgestrekt gebied als de gehele holarctis in een korte tijd konden consumeren.

De gangbare diversiteitsmaten voor het kwantificeren van lokale of regionale biodiversiteit maken dezelfde veronderstelling. De eenvoudigste maat is het aantal aanwezige soorten zelf, ongeacht hun identiteit of talrijkheid. De meeste maten sluiten echter de relatieve talrijkheid van de soorten in, maar nog steeds niet de biologische eigenschappen van die soorten. Daarvoor moeten we de oorspronkelijke soortenlijst raadplegen en de aard van de individuele soorten zelf kennen en alsnog invullen. De verdeling van de talrijkheid van de betrokken soorten wordt bovendien doorgaans slechts eenmalig bepaald; de waarde die de diversiteitsmaat aanneemt wordt dan dus niet overnieuw berekend. Hierbij gaat men dus uit van een statisch beeld van de natuur. De verklaringen van de diversiteit volgen dan ook hier weer de een of andere vorm van de gebruikelijke oecologische optimaliseringstheorie die uitgaan van statische omstandigheden.

Het gevolg van het niet verantwoorden van de biologische identiteit van de soorten, en daarmee van hun specifieke eigenschappen, is dat een zelfde diversiteit kan worden berekend voor sterk uiteenlopende typen van soorten. Als vervolgens deze waarden met elkaar worden vergeleken of worden geclassificeerd, dan komt het voor dat de arctische gebieden samengevoegd worden met woestijnen vanwege hun gezamenlijke, lage soortenaantal. Minder heterogene groepen vallen minder op, maar zijn daardoor niet meteen beter te interpreteren. Bovendien spelen andere factoren mee in de bepaling van de diversiteitswaarde dan de verdeling van individuen over soorten alleen, zoals hun ruimtelijke klontering (mate van 'clumping'). De mate waarin soorten op hun geheel eigen wijze op milieufactoren responderen, komt dus onvoldoende tot uitdrukking in een enkel, dubbelzinnig getal. Bovendien geeft zo'n getswaarde de toe te passen remedie niet aan, mocht de diversiteit te laag zijn. Daarvoor moeten we dan toch weer terug naar kennis omtrent het specifieke responderen van elke betrokken soort afzonderlijk.

Het tweede type algemene oecologische theorie – het meest recente – is biologisch interessanter. Ook hierbij wordt het bestaan van een basisproces verondersteld dat bij alle soorten voorkomt. Echter, in tegenstelling tot het eerste type, kunnen vervolgens de specifieke eigenschappen van de soorten worden ingevuld, zoals verschillende aspecten van hun fysiologie, hun morfologie, genetica, levenscyclus, of hun verspreidingsvermogen. Bovendien kan dat gedaan worden voor individuele organismen binnen de populatie van de soort of, statistisch, voor frequentieverdelingen van de eigenschappen over de populatie. Het is nog te vroeg om de toepassing van deze nieuwe theorieën en modellen op veldgegevens te kunnen beoordelen, maar zeker is dat ze de biologisch relevante diversiteit tussen en binnen soorten kunnen verantwoorden. Eindelijk zullen we dan het proces van divergeren kunnen reconstrueren en begrijpen, en daarmee het ontstaan en de adaptieve waarde van biodiversiteit kunnen gaan duiden. Dan eindelijk ook kan de oecologie een bijdrage aan biologische theorievorming gaan leveren nadat het vak zo lang vanaf de zijlijn lijdelijk heeft moeten toezien hoe andere disciplines als de genetica en de palaeontologie het wetenschappelijke evolutiespel speelden. Voor de praktijk betekent dit dat er, middels begrip van het belang van ruimtelijke heterogeniteit in milieuomstandigheden en van de variatie in de tijd daarvan, voor bepaalde soorten beter toegesneden inrichtings- en beheersmaatregelen kunnen worden genomen. Sommige soorten komen voor in kleinschalige landschappen en andere in grootschalige; om beide groepen te behouden, hebben we beide nodig. Weer andere soorten zijn gevoelig voor kleine verstoringen in hun milieu, terwijl andere er juist bij gedijen. Nog weer andere zijn gebaat bij een snelle vruchtwisseling, welke voor soorten met een lange levensduur of lange larvale periode juist funest is. Er zijn vervolgens soorten waarvan de kieming afhangt van een vriesperiode in de winter en andere waarbij dit pas gebeurt na een periode met hoge temperaturen in de zomer. Enzovoort, enzovoort. We weten het allemaal. Maar juist dit 'enzovoort' wordt meer en meer aangetast, vaak zelfs willens en wetens, terwille van optimale gewasopbrengsten, terwille van gemakkelijke en permanente bereikbaarheid per auto en wel duizend andere redenen. Behoud van biodiversiteit blijft niet bij het voorkomen van kaalkap of van het dichtschuiven of bemesten van een ven, maar het komt ook neer op het handhaven van ruimtelijke verscheidenheid en op dat van de dynamica van het milieu.

**RUIMTELIJK-
DYNAMISCHE
MILIEUS**

We weten allemaal dat de omstandigheden voortdurend in de tijd veranderen; temperaturen wisselen van dag tot dag en na regen komt altijd wel weer zonneschijn. Om wat orde te scheppen, middelen we de temperatuur, de regenval en het aantal uren zonneschijn dus maar. Echter, wat doen we dan? Kan dat zo maar, of moeten we dat afhankelijk van de eisen van de soort doen? Of moeten we misschien helemaal niet middelen, maar alleen optellen, en wat tellen we dan op? Dit zijn niet zo maar wat futiele, academische problemen, voortkomend uit een wat ver doorgevoerde haarkloverij. Ze betreffen de motor, de essentie van de biodiversiteit: het zijn de soorten zelf die, hetzij middelen, hetzij optellen, keuzen maken tussen milieufactoren of deze op duizend manieren specifiek wegen. Om hen te begrijpen, zullen we de hele diversiteit van soortresponsen na moeten bootsen, er zit gewoon niets anders op! Als we de voortdurend wisselende waarnemingen middelen of optellen, dan krijgen we voor een bepaalde serie andere uitkomsten dan bij een langere, kortere, of iets verschoven serie. Wat is nu de goede? Het probleem hier is dat er geen algemeen natuurlijke 'goede' serielengte of positie bestaat: welke periodelengte je ook neemt, van heel kort tot de laatste twee miljoen jaar van het IJstijdvak, er is altijd een stijgend of dalend verloop te zien. En ondanks grote fluctuaties gedurende de 65 miljoen jaar van het hele Tertiair is de temperatuur sinds het begin ervan, einde Krijt, toch wel zo'n 20°C gedaald! Maar, denk je dan, nu zijn de temperaturen toch ook weer hoog? Ja, maar wel veel lager dan die van voor de IJstijden – het Kwartair – terwijl de totale lengte van de perioden met even hoge temperaturen als nu slechts 4% van het Kwartair beslaat. Wat is nu dus de 'echte' temperatuur? Nogmaals, waarover moeten we middelen of optellen? Zijn huidige soortsaanstellingen nu regel of uitzondering?

Als we naar de leefomstandigheden gedurende het laatste deel van de IJstijden kijken, dan zien we de lokaal samen voorkomende soorten van de ene warme tussenijstijd, waarvan de huidige er een is, tot de andere verschillen. En we zien zelfs dat, teruggaand in onze huidige tussenijstijd, de samenstelling van lokale flora's en fauna's geleidelijk aan onherkenbaar wordt. De temperaturen, vochtigheden en tijd-ruimtelijke patronen hiervan veranderen voortdurend: tijdens bepaalde perioden kon het wel even warm zijn geweest als nu, maar het kon ook droger zijn geweest, en de zeeën lager doordat veel water in het landijs was opgeslagen. Ook de luchtsromingen verliepen anders door de aanwezigheid van uitgestrekte, honderden meters hoge schilden van ijs, of vanwege ongekend grote randmeren van smeltwater eromheen. Gedurende een ijstijd trokken veel soorten zich in relatief kleine refugia terug, van ijstijd tot ijstijd door toeval in geheel verschillende samenstellingen en gekenmerkt door een nu onvoorstelbaar hoge soorten diversiteit. Soorten verschenen en verdwenen en dit met specifieke snelheden en richtingen. Niets is constant, maar alles wisselt, ook de snelheid en de aard van de wisselingen. Vandaar de diversiteit van het leven, de biodiversiteit. Dat is wat we veilig moeten stellen.

Als we over een ruimtelijk oppervlak kijken, wordt de zaak nog hopeloziger, zoals de microklimatologie al laat zien. Maar mondiaal stijgende temperaturen leiden ook al niet tot brede temperatuurzones die geleidelijk aan naar het noorden schuiven: hier wordt het warmer, maar een paar honderd kilometer verderop juist kouder. Precies zo met jaargemiddelden: soms wordt een stijging ervan alleen door hogere wintertemperaturen veroorzaakt, terwijl het voorjaar of de zomer gelijkblijven of zelfs koeler zijn geworden. En dat verschilt dan vervolgens weer in de

geografische ruimte. Combinaties van soorten met specifieke responsen – en die hebben ze allemaal – worden dus voortdurend door elkaar gegooid. En binnen een soort krijgen telkens andere eigenschappen een kans, resulterend in telkens veranderende selectiedrukken die, vanwege de specificiteit van responderen, al even specifiek zijn. Al deze onvoorziene en overal andere wisselingen in leefomstandigheden kunnen maar één gevolg hebben, een voortdurende evolutie, een voortdurende diversificatie, ofwel: het ontstaan van biodiversiteit. In de tijdsopname die we er nu van maken, kunnen we niets anders doen dan naar de eigenschappen van elk van de soorten afzonderlijk kijken, geen eigenschap is hetzelfde als die van welke andere soort dan ook.

Vanwege uiteenlopende oecologische omstandigheden tussen verschillende delen van het geografische verspreidingsgebied van een soort zijn de erfelijke eigenschappen niet uniform over dat gebied verdeeld. In verschillende delen lopen de eigenschappen uiteen, terwijl ze zich soms uitbreiden en zich dan weer terugtrekken. Genetische biodiversiteit dus. Een bekend voorbeeld hiervan is de geografische variatie in erfelijk vastgelegde bloedgroepen bij de mens. Niet alleen loopt de samenstelling hiervan over verschillende bevolkingsgroepen uiteen, maar als gevolg van de uitbreiding van de boerenstand vanuit het Middenoosten ten koste van de Europese jagerbevolking tijdens de Neolithische Revolutie, zijn er in Europa nog altijd verschillen aantoonbaar die een, inmiddels gefixeerde, historische uitbreidingsgolf weerspiegelen.

Maar, wordt dat niet wat ondoenlijk om onderzoek te doen aan al die miljoenen soorten om ons heen? En welke algemene maatregelen kunnen we dan nog nemen? Kunnen we toch niet soorten gaan groeperen zodat we in elk geval met kleinere aantallen groepen kunnen werken?

SOORTGROEPEN

Een van de manieren om soorten te groeperen is die naar hun gezamenlijk voorkomen in oecosystemen. Dit is een oecologisch criterium, een dat goed bij biodiversiteit als adaptatie past. Het grote probleem hierbij betreft echter de afgrenzing: wat hoort nog wel bij het oecosysteem in kwestie en wat niet? Juist vanwege de grote verlopen in milieucondities, zowel in de tijd als in de ruimte en vanwege de specificiteit van de oecologische soortresponsen, zijn de nu onderscheiden oecosystemen zowel in de tijd als in de ruimte uniek. Een aantal duizenden jaren geleden, maar nog wel ruim na het einde van de laatste IJstijd, had geen van de toenmalige oecosystemen dezelfde samenstelling als de huidige. En ook, een klein aantal honderden kilometers in verschillende richtingen vanuit Nederland kunnen we geen oecosystemen meer aantreffen met dezelfde soortensamenstelling. Die samenstelling is dus niet vast en de soorten hierbinnen zijn zeker niet ‘gecoëvolueerd’. Ook de grote wisselingen in kwantitatieve verhoudingen van soorten binnen huidige, lokale oecosystemen duiden hierop. Soorten verplaatsen zich individueel door de geografische ruimte als respons op de wisselende omstandigheden. Als gevolg hiervan hebben hun arealen per tijdsperiode een eigen geografische lokatie, grootte en vorm. Als we naar hun lokale voorkomen kijken, dan zien we het zelfde: de ene soort heeft grote terreinen als minimumoppervlak nodig en een andere een klein. Een deel van de soorten in een oecosysteem blijft het hele jaar

door in het zelfde gebied, terwijl andere elders overwinteren of overzomereren. Bovendien komen soorten in het ene deel van hun geografische verspreidingsgebied in veel associaties voor en in andere in slechts weinige of in een. Ook komen ze in telkens andere typen voor: hier in open terrein en daar in bos. Wat is nu een oecosysteem? En tot welk behoort nu een bepaalde soort? Oecosystemen blijken uiterst heterogeen te zijn en als zodanig op zich wel een uitdrukking van de diversiteit van het leven. Maar voor praktisch beheer valt er juist daardoor geen pijl op te trekken. Behalve wanneer we naar de individuele soorten erbinnen kijken. En dat wilden we niet. We kunnen het grote aantal soorten ook terugbrengen als we alleen naar sleutelsoorten zouden kijken. Ook minder werk dus. Maar deze soorten zouden juist een sleutelpositie in een oecosysteem innemen, waarbij we terug zijn bij de problemen rond de afgrenzing daarvan. Bovendien zouden ze er een bepaalde rol in vervullen: juist zij bepalen het voorkomen en gedrag van andere soorten in het systeem. Maar hoe weten we dat? Door eerst de mate te bepalen waarin de verschillende soorten elkaar beïnvloeden en er vervolgens de soort met de grootste invloed uit te kiezen? Dat zal wel moeten, maar dit verkleint de hoeveelheid werk allerm minst; het zal het eerder vergroten. Deze manier van tijdwinnen werkt dus ook niet. Tenslotte is er nog de manier om soorten te groeperen naar hun respons op de milieuvariatie zelf. Immers, bij een reductie van de variatie vallen niet alle soorten tegelijk uit, maar alleen die welke juist aan het uitgevalen deel zijn aangepast. Vroeg en vaak maaïen onderdrukt veel weideplanten, behalve de zich vegetatief voortplantende die de boer over wil houden. Ook veel weidevogels komen op deze manier zwaar onder druk te staan. Onder andere door de frequentie van vertrappen door vee zijn polvormende grassoorten over grote delen van Noord-Amerika verdwenen en vervangen door onze, aan vertrapping aangepaste, zodenvormende soorten. De frequentie ook waarmee bomen gekapt worden bepaalt hun maximum leeftijd en tegelijkertijd welke insectenfauna in het nu altijd jonge bos kan overleven. Volgens dit criterium van groeperen van soorten moeten we dus naar de biologische eigenschappen van de soorten zelf kijken; missen we langlevende insecten of polvormende grassen, dan duidt dit op aantasting van een bepaalde, lage frequentie van variëren van het milieu. Deze gerichte aantasting van de biodiversiteit kan direct in een praktische maatregel vertaald worden, en wel door deze specifieke frequentie weer toe te laten. Groepering naar oecosystemen of naar sleutelsoorten kan daarentegen niet rechtstreeks vertaald worden doordat deze geen relatie hebben met het proces dat tot biodiversiteit leidt en tot de lokale achteruitgang daarvan.

Waar het dus in het algemeen om gaat is aantals- of frequentieverdelingen op te stellen en deze te analyseren: welke frequenties zijn over- en welke ondervertegenwoordigd? Wat is de frequentieverdeling van leeftijden van bomen in een bos, van rivierhoogten en overstromingen van uiterwaarden, van de grootte van open land of van bos, van diepten van meren; wat is de verdeling van onderlinge afstanden van bepaalde milieutypen en van de rustperiodes tussen landbewerking zoals ploegen? En wat zijn de corresponderende verdelingen van soorteigenschappen om deze frequenties 'aan te kunnen' om uitsterving te voorkomen? Waar zal het mislopen en wat kunnen we nog bijsturen en hoe?

CONCLUSIES

Biodiversiteit resulteert als een voortdurende biologische aanpassing aan variatie van milieufactoren in ruimte en tijd op uiteenlopende schalen daarvan. Door menselijk toedoen wordt de breedte van variatie ingeëngd, of wordt de mogelijkheid tot variëren uitgedund. De directe consequentie is dat de verzameling van soorten die aan het weggeven deel van de milieuvaryatie zijn aangepast, uitsterft. Door te analyseren welk type soorten afwezig is, kunnen we bepalen hoe de milieuvaryatie te herstellen en daarmee hoe verdere aftakeling van de biodiversiteit tegen te gaan. Deze dynamische definitie van autoecologische soortresponsen vult de statische benadering aan. Een soort wordt dus niet alleen bedreigd door eutrofiëring of door kaalkap en dergelijke, maar tevens doordat zijn levenscyclus of larvale periode te lang blijkt ten opzichte van een door de mens ingesteld regime, de afstand tussen overwinteringsgebieden en broedgebied te groot, of de seizoensvariatie in bodemvochtigheid te gering en dergelijke. Deze sluipende, zonder onderzoek veelal onzichtbare vorm van afname van biodiversiteit is typisch het gebied van de oecologie. Voorwaarde is echter dat de oecologie zelf zich meer op biologische eigenschappen richt dan tot voor kort het geval was. Herstel van de biodiversiteit in Nederland en elders vormt daarom, zowel voor de theorie als voor de praktijk, een uitdaging van de eerste orde. Dat een beter begrip van de biologische aanpassingen van soorten uiteindelijk hun redding mag zijn!