

## Hoofdstuk 1: Introductie

### 1 WAT IS ECOLOGIE?

#### 1.1 DEFINITIES

- The comprehensive science of the relationship of the organism to the environment (Haeckel)
  - ⇒ Ecologie gaat over de relaties van het organisme tot de omgeving
- The science which concerns itself with the external relations of plants and animals to each other and to past and present conditions of their existence (Burdon-Sanderson)
  - ⇒ Planten – dieren interacties; huidige omstandigheden die maken op welke manier die organismen kunnen overleven
  - ⇒ In tegenstelling tot fysiologie (interne relaties) en morfologie (structuur)
- Opsplitsing in planten- en dierenecologie (Tansley, Elton)
  - ⇒ Hoe planten zich tot de omgeving en tot elkaar gaan verhouden (afhankelijk van de habitat)
  - ⇒ Samenwerking tussen verschillende diersoorten en tussen de omgeving
  - ⇒ Economie (grondstoffen en efficient omzetten) en sociologie (onderlinge verhouding)
- Ecologie behelst het onderzoek van **organismen en hun interacties**
- Ecologen onderzoeken de **interactie tussen leven en het fysisch milieu** (bv. Hoe organismen cycli van elementen beïnvloeden → koolstofopslag in bossen)
- Algemene definitie:
  - Ecologie** = De wetenschappelijke studie van de verspreiding en het voorkomen van organismen, de interacties die deze verspreiding en het voorkomen bepalen, en de relaties tussen organismen en de transformatie en flux van energie en materie

#### 1.2 TOEGEPASTE WETENSCHAP/ECOLOGIE

- **Ecologie is de oudste wetenschap**
  - De eerste mensen kenden de ecologie (interacties van dieren en hun omgeving) al en konden daardoor jagen en aan landbouw doen
  - Bv. Gedomesticeerde dieren (paarden, kippen, schapen, katten enz.)
  - Bv. Planten vrijhouden van aantasting
  - Bv. Geneeskunde (interacties micro-organismen in het menselijke lichaam)
  - Bv. Ecologische kennis nodig voor verspreiding van bv. Tijgermug die parasieten kunnen meedragen (waterplassen bemonsteren om de aanwezigheid te monitoren)
- Dit waren voorbeelden van de toegepaste wetenschap
  - ⇒ Te beschrijvend en te onsystematisch (nauwelijks experimenten)

#### 1.3 FUNDAMENTELE WETENSCHAP

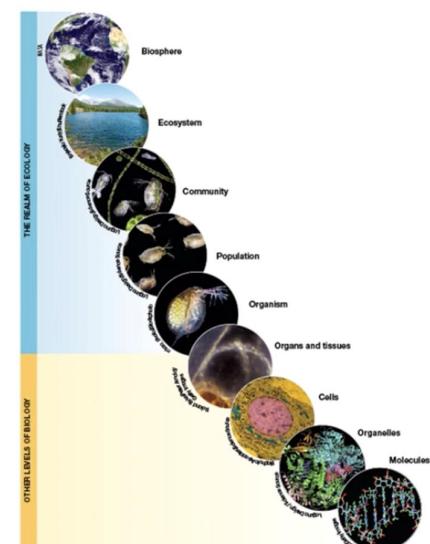
- **Fundamentele wetenschap: systematiek invoeren (Tansley)**
  - Bv. Overbevissing onderzoeken toen de kabeljauw verdween: men ontdekte dat de volwassen vis zijn eigen jongen ging opeeten omdat er zodanig was overbevist (eigen soort vernietigen)
  - **Biocontrole** = bij een plaag zetten we een bepaald organisme in om de plaag te bestrijden
    - Bv. Bij aanwezigheid muizen zet men een kat in om te muizen te vangen
    - Bv. In jaren '50 werden er te veel pesticides gebruikt hiervoor waardoor er enorme populaties verdwenen
    - Ondertussen is deze techniek terug opgepakt en beginnen de populaties terug aan te groeien
    - Bv. Mensen hebben massaal pesticiden gebruikt om de buxusmot te bestrijden en dit werd gegeten door vogels, waardoor er massale sterfte van die vogels plaatsvond
    - Bv. *Obama nungara* is een worm die meekomt met exotische planten en deze worm gaat zich voeden met regenwormen, maar regenwormen zijn enorm belangrijke organismen voor het functioneren van onze ecosystemen (bioturbatie)
- Ecologie is complex, omdat het bijzonder geconfronteerd wordt met **uniciteit** (miljoenen **soorten**, miljarden **genetisch** verschillende individuen, die allemaal leven)
  - Bv. Mutaties bij virussen; gevoeliger aan de ene mutatie dan aan de andere

- Het dwingt ons om schijnbaar eenvoudige vragen te beantwoorden, op een manier die rekening houdt met de **uniciteit en complexiteit** van alle aspecten van de natuur
- Ecologie zoekt naar **patronen en voorspellingen** binnen deze complexiteit
- Ecologie wilt:
  - o Begrijpen
  - o Verklaren
  - o Voorspellen
    - Bv. klimaatverandering
- Ecologen willen weten wat er gaat gebeuren met populaties van organismen onder bepaalde omstandigheden
  - ⇒ Op basis vd voorspellingen de populaties controleren, exploiteren en behouden
  - ⇒ Sommige maatregelen kunnen genomen worden zonder het diep te begrijpen of kunnen verklaren
- 3 vragen:
  1. Hoe vergaren we ecologische kennis?
  2. Wat begrijpen we, en wat niet?
  3. Hoe kan ecologische kennis bijdragen aan de voorspelling, beheer, oplossen van milieuproblemen en controle

## 2 SCHAAL, BENADERING EN GELDIGHEID

### 2.1 SCHAAL

- 3 algemene punten
  - o Ecologische fenomenen spelen zich af op **verschillende ruimtelijke en temporele schalen**
  - o Ecologische evidentie komt van een waaier van **verschillende bronnen**
  - o Ecologie baseert zich op **wetenschappelijke evidentie**
- Ecologie speelt zich af op verschillende schalen
  - o Temporeel
  - o Ruimtelijk
  - o Biologisch
- Ecologie beschouwt de volgende niveaus:
  - o Organismen, populaties, gemeenschappen, ecosystemen en de globale biosfeer
- **Biologische hiërarchie** (incl ecologische) hebben 3 algemene principes:
  1. De **eigenschappen** die waargenomen worden op een **bepaald niveau** resulteren uit het functioneren uit delen van **niveau daaronder**
    - o Of een plant goed tegen droogte kan zal afhangen van hoe hij metabolismisch bepaalde aanpassingen heeft gedaan dat hij beter tegen de droogte kan
      - Bv. Kameel overleeft in droge woestijn
  2. Om de mechanistische redenen **te verstaan** ve eigenschap die waargenomen wordt op een bepaald niveau, moet het **onderliggend niveau bestudeerd worden**
    - o Bv. Hoe komt het dat een kameel zo goed tegen warmte en droogte kan? Zie metabolisme en anatomie van de kameel
  3. **Eigenschappen** waargenomen op een **bepaald organisatieniveau** kunnen voorspeld worden, **zonder het functioneren op de onderliggende niveaus te begrijpen**
    - o Bepaalde cycli in het voorkomen van bepaalde organismen kunnen voorspellingen doen
    - o Voorspellingen doen adhv vergelijkbare cycli
- Geen ruimtelijke schaal is te groot of te klein om een eigen ecologie te hebben
  - o Hele kleine eenheden worden beschouwd als ecosysteem
- **Ecologische succesie** = opeenvolgende en continue kolonisatie ve plaats door populaties van bepaalde soorten, vergezeld door het lokaal uitsterven/verdwijnen van andere
  - o Bv. Op een verlaten bouwwerf zullen eerst papavers en kamillen (pionierssoorten) groeien.
    - In 2<sup>e</sup> instantie zullen er andere kruiden groeien die de papavers en kamillen zullen verdringen
      - Die zullen op hun beurt verdrongen worden door de eerste bomen enzovoort



- Tijdschaal hangt af vd vragen die moeten beantwoord worden
  - o Bv. Hubbards Brook Experiment Forest
    - Invloed van de zuurtegraad van de regen op een bosgemeenschap
    - Op een tijdspanne van 1 jaar: geen significante veranderingen
      - Verkeerde conclusie
    - Tijdspanne over enkele jaren: licht dalende trend
      - Conclusie: zuurtegraad neerslag heeft wel degelijk een negatief effect op de bosgemeenschap

## 2.2 BENADERING

- Ecologische evidentie wordt aangeleverd w vanuit verschillende bronnen en benaderingen
  - o Observaties
  - o Experimenten (labo, veld)
  - o Mathematische modellen
  - ⇒ 2 benaderingen combineren
- Observatie is geen uitleg, maar aanzet tot begrijpen → formuleren ve hypothese
  - o Bv.
    - Observatie: 4-5 jarige cycli in het voorkomen van sneeuwhonen
    - Hypothese: cycli te wijten aan accumulatie parasitaire wormen
    - ⇒ **Manipatief veldexperiment** om hypothese te staven
      - Hypothese klopt tot het moment waar aangetoond kan worden dat ze niet meer klopt (!)  
(~ schuldig tot het tegendeel bewezen is)
    - ⇒ **Vergelijkende veldobservaties** = explicet vergelijken van dezelfde soort data van verschillende plaatsen (om hypothese te staven)
      - Bv. Heeft de graad van stikstofvervuiling een invloed op de biodiversiteit van graslandgemeenschappen?
- Labo-experimenten om hypothese te staven
  - ⇒ Hier voor moet het systeem vereenvoudigd worden (Whitehead)
  - o Bv. Structuur en dynamiek ve gemeenschap met 20 dier- en plantensoorten, incl competitors, predatoren en parasieten... (een eenvoudige gemeenschap); vereenvoudiging kan enkel als we basiskennis hebben van nog eenvoudigere gemeenschappen → labotoetsen
  - o Zelfs eenvoudige gemeenschappen zijn moeilijk te onderhouden (om bv. Parasietvrij houden)

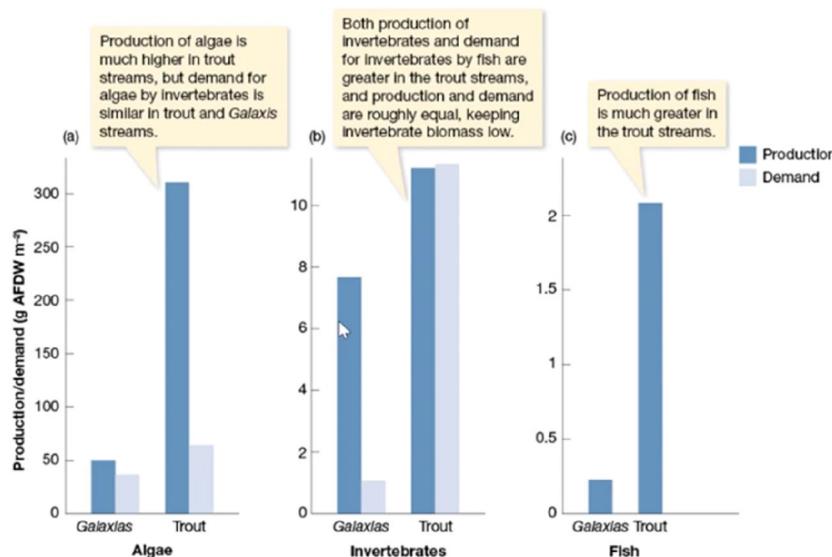
## 2.3 GELDIGHEID

- Betrouwbare data nodig om tot correcte en betrouwbare inzichten te komen
- **Confounders** = verstorende factoren
  - ⇒ Hoe meer, hoe zwakker de relatie is die men verwacht, hoe meer herhalingen er nodig zijn
- Vele experimenten bouwen op groot aantal herhalingen voor elke behandeling
  - ⇒ Continue evenwicht zoeken tussen proefopzet: financiële limieten en goede resultaten krijgen
- **Experimenten**
  - o Continue trade-off tussen realiteit en herhalingen
    - Bv. Kleine vijvercontainers laten makkelijk herhalingen toe, maar vatten niet alle complexe interacties in natuurlijk ecosystemen
  - o Op grote schaal zijn dikwijls niet te herhalen
    - Bv. Schindler et al. verzuurden een volledig meer met zwavelzuur gedurende verschillende jaren om de invloed van zuren neerslag te kennen
  - ⇒ **Ecologie vertrouwt op het bekomen van schattingen van representatieve stalen**

## 3 ECOLOGIE IN DE PRAKTIJK

- **Succesie op oude velden in Minnesota:** een studie in ruimte en tijd → **natuurlijk experiment (Inouye)**
  - Velden (prairies) bestuderen die op verschillende tijdstippen werden verlaten en dan zien wat er gebeurt
  - Doel: Invloed van tijd nagaan op de verschillende succesiepatronen en het functioneren

- Met toenemende tijd na verlating (na stopzetting vh landbouwbeheer);
  - aantal invasieve soorten dalen
  - aantal typische prairiesoorten stijgen
  - éénjarigen verdwijnen
  - meerjarigen stijgen
  - bodemstof neemt toe
- **Hubbart Brook Experimental Forest:** lange termijn ecosysteemstudie
  - Doel: in- en uitstroom aan stoffen uit bosgebieden bepalen
  - Ruimtelijk niveau: **stroomgebied (catchment)**
  - Monitoren atmosferische input en output via waterstromen
  - Met toenemende tijd na ontbossing vh stroomgebied
    - Enorme uitstroom van  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{NO}_3^-$
  - Met toenemende tijd na ontbossing vd controle eenheid
    - Beperkte uitstroom ionen
    - Dit toont aan dat het ecosysteem een hele grote controle heeft op de uitstroom
- **Canada's experimentele merengebied:** decades van exploreren vd consequenties van menselijke activiteiten op meren
  - Doel: Effect van **eutrofiëring** (groei van algen en cyanobacteriën als gevolg van uitstroom van nutriënten) bestuderen
  - Toevoeging van nutriënten zoals P,N,C in flessen en met opvolging van algengroei over dagen tot weken → onduidelijke resultaten → geen beleidsmaatregelen tot duidelijkheid
  - Na toevoeging van nutriënten aan een meer
    - Fosfaten stimuleert de eutrofiëring op meren → stoppen met productie van fosfaten
      - ⇒ Eutrofiëring in meren en rivieren werden gestopt
      - ⇒ Eutrofiëring op de zee stopte maar niet ?!
    - Koolstoffen stimuleren eutrofiëring op zee (dit werd te laat ontdekt)
- **Introductie van een exotische vissoort in Nieuw-Zeeland**
  - Deze nieuwe vissoort deed het daar op sommige plaatsen heel goed en kon zelfs andere vissoorten overnemen
    - Doel: ecologische hiërarchische niveaus onderzoeken (linken tussen deze niveaus belangrijk om werkelijke inzichten te verwerven)
  - Toevoeging bepaalde waterinsecten aan water met de exotische vissoort en aan water zonder
    - Bij *Galaxias* stroom zijn de observaties bij dag en nacht quasi hetzelfde
      - Deze vissen jagen vooral sensorisch waardoor het verschil tussen dag en nacht klein is
    - Bij de forel stroom zijn de observaties tijdens de dag veel lager dan tijdens de nacht
      - Dit komt doordat de forel bij dag jaagt, de insecten hebben dus vrijwel meteen door dat het gevanger is bij dag
    - Wanneer forel aanwezig is, is de biomassa van invertebraten lager
    - Lage hoeveelheid insecten wanneer forel aanwezig is, leidt tot een grote algengroei



| a) Aanwezigheid algen                                | b) Aanwezigheid insecten                                   | c) Populatiegrootte   |
|--|--|---|
| <u>Galaxias stromen</u>                              | <u>Galaxias stromen</u>                                    | <u>Galaxias stromen</u>   |
| - Lage aanwezigheid algen<br>- Lage vraag naar algen | - Hoge aanwezigheid insecten<br>- Lage vraag naar insecten | Kleine populatie (weinig insecten dus weinig voedsel)           |
| <u>Forel stromen</u>                                 | <u>Forel stromen</u>                                       | <u>Forel stromen</u>  |
| - Hoge aanwezigheid algen<br>- Lage vraag naar algen | - Hoge aanwezigheid insecten<br>- Hoge vraag naar insecten | Hele grote populatie (heel veel insecten dus heel veel voedsel) |

- **Aziatische gieren:** op weg naar uitsterven (de waarde van modelstudie)
  - o Afname gieren → meer kadavers → ratten & wilde honden → hondsdolheid, ziekte overdragen door vliegen  
→ Hypothese: afsterven gieren kwam door diclofenac (geneesmiddel voor huisdieren)

⇒ aan de hand van de modellen inzichten krijgen en conclusies trekken

## 4 ECOLOGIE EN EVOLUTIE

- Beslissingen nemen aan de hand van goede modellen
  - o COVID-19 pandemie
  - o Klimaatwijzigingen

### 4.1 EVOLUTIE DOOR NATUURLIJKE SELECTIE

- Aarde is bevolkt door vele verschillende type van organismen
- Ze zijn noch random, noch evenredig verdeeld over de aarde
  - o Aan de polen komen er veel minder soorten voor dan elders
- Waarom zijn er geen aantal "super organismen" ontwikkeld die alles en iedereen overtreft? Waarom verspreiding zo beperkt?
  - ⇒ **Evolutieprocessen** bestuderen
- **Charles Darwin** heeft de theorie van de evolutie ontwikkeld
- **Alfred Russell Wallace** is op hetzelfde moment tot dezelfde conclusie gekomen
- Malthus (1798) "An Essay on the Principle of Population" over de groei van de menselijke populatie
  - o Als we ongecontroleerd zouden groeien, zouden we teveel verbruiken en te weinig grondstoffen
  - o Gedachtenexperiment: uitgaan van de verdubbeling van de populatie elke 50 jaar
    - Over 750 jaar:
      - Is de populatie gegroeid tot 200 biljoen mensen
      - Heeft elke wereldbewoner  $0,73 \text{ m}^2$  ter beschikking
      - Bevolkingsdichtheid van 138 miljoen inwoners/km<sup>2</sup> (135 keer zo dichtbevolkt als New York in 2008)
    - ⇒ Een dergelijke ongeremde groei kan niet gebeuren/blijven doorgaan
    - ⇒ Als populaties zo gaan groeien, gaan ziektes meer naar de voorgrond treden
- Darwin en Wallace: evengoed toepasbaar op alle planten en dieren
- Theorie van **evolutie door natuurlijke selectie**:
  1. **Individuen** die een populatie van een soort vormen zijn **niet identiek** (uiterlijke kenmerken)
    - o Bv. een hond en een wolf zijn dezelfde soort, ze kunnen zich reproduceren en de nakomelingen zijn vruchtbaar
  2. **Sommige** van de **verschillen** tussen individuen is **overerfbaar** (dus heeft een genetische basis)
    - o Bv. kleur van ogen
  3. Elke populatie kan groeien aan een snelheid die de **omgeving kan overspoelen/ overheersen**; maar vele individuen **sterven** voor zij zich kunnen voortplanten en ook de **voortplanting** gebeurt niet aan maximale snelheid
    - o Theoretisch gezien zou een vrouw zo'n 20 kinderen op de wereld kunnen zetten
  4. Verschillende **voorouders** hebben een **verschillend aantal nakomelingen**, degenen die meest bijdragen hebben de **grootste impact** op de overerbare kenmerken van de **volgende generaties**
    - o Hoeveel kinderen hebben mijn ouders? → stamboom

- **Evolutie** is de **verandering over tijd in de overerfbare eigenschappen van een populatie of soort**
  - o Evolutie is **onvermijdelijk**
    - Bv. Wijsheidstanden
  - o Interacties tussen organismen en hun omgeving liggen aan de basis van **natuurlijke selectie**
    - Bv. In koude omgevingen, kunnen de individuen met een dikkere vacht of een trager metabolisme kunnen gemakkelijker overleven
- **Survival of the fittest** (Spencer)
  - o Overleving is slechts een deel van het verhaal
    - Als je omkomt door een auto ongeluk dan is dat GEEN natuurlijke selectie
  - o Differentiële reproductie
    - De keuze om u voort te planten
- **Fitness** = succes van individuen in het proces van de natuurlijke selectie
  - o In bepaalde omgevingen zullen bepaalde individuen fitter zijn dan andere
- Menselijke selectie heeft een bedoeling
  - o Mensen kiezen of ze zich voortplanten op basis van geloofsovertuigingen, financiële status, leeftijd enzovoort
  - o Mensen kweken planten en dieren om bepaalde eigenschappen te exploiteren
  - o Natuurlijke selectie heeft GEEN bedoeling
- Organismen die we nu aantreffen zijn gevormd door **vroegere gebeurtenissen**
  - o Ze zijn nu nog aanwezig omdat de omgeving relatief traag verandert
    - Bv. de ijsbeer heeft zich kunnen ontwikkelen door de zeer trage vorming van de polen en als het ijs nu te snel wegsmelt, zal de ijsbeer moeilijk (onder hulp) kunnen overleven
  - o Als die omgeving wel snel zou veranderen dan is hun voortbestaan niet gegarandeerd

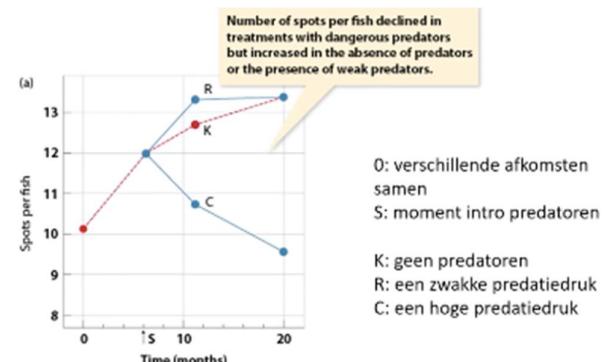
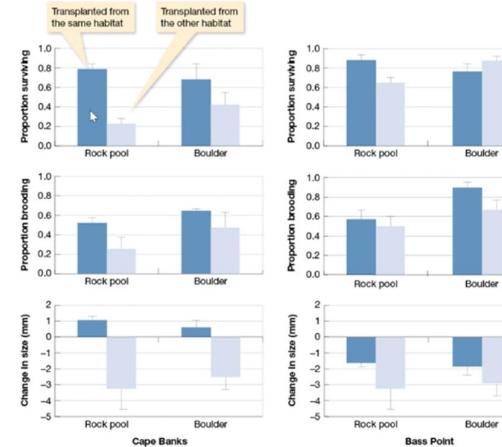
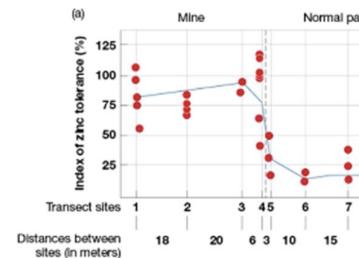
## 4.2 EVOLUTIE BINNEN SOORTEN

- Er zijn duidelijke grenzen tussen organismen
- Carl Linnaeus, 1789
  - o Erkende dat er karakteristieken waren die weinig omgeving veranderlijk waren, en die toelieten soorten van elkaar te onderscheiden (bv. bloemvorm)
- Natuurlijke selectie en evolutie speelt zich af binnen soorten, binnen generatie
  - o Bv. Wijsheidstanden, meer of minder slagaders
- Om de evolutie van soorten te begrijpen moeten we de evolutie binnen soorten begrijpen !!

### 4.2.1 GEO-VARIATIE

- **Gebied** waarin een soort voorkomt verschilt in kenmerken, natuurlijke selectie kan dus leiden tot **verschillende variaties** van een soort op verschillende plaatsen
  - o Bv. Staartmees in onze streken komt voor met een grijze kop en in Scandinavië met een witte kop
    - Dit kan op termijn leiden tot een nieuwe soort als andere eigenschappen mee-evolueren
- Deze populatiekarakteristieken zullen **divergeren** als
  - o Er voldoende overerfbare karakteristieken zijn op dewelke selectie kan inwerken
  - o Er voldoende selectieve krachten zijn die menging en hybridisatie van individuen van verschillende plaatsen tegenwerk
    - Bv. Als de gewone staartmees en de witte staartmees in dezelfde gebieden voorkomt en zich voortdurend met elkaar mengen, dan wordt de vorming van een nieuwe soort tegengewerkt
    - Isolatie van populaties bevoordeeld differentiatie
- Bv. *Arabis fecunda*
  - o 19 bestaande populaties; groep hoog in gebergte & groep laag in gebergte
  - o Hoog: kouder
  - o Laag: meer droogte (bodem en water)
  - o Common garden experimenten = op een 3<sup>e</sup> plaats beide soorten laten groeien
    - Planten van lage afkomst gaan efficiënter zijn: meer CO<sub>2</sub> capteren/ hoeveelheid water verdampft
    - Planten van hoge afkomst zijn minder efficiënt
  - ⇒ Zelfs in dezelfde omgeving, maar op verschillende hoogte leidt tot verschillen

- **Bv. countergradiënt variation *Rana temporaria***
  - o Eitjes verzamelen op verschillende breedtegraden (in totaal verschillende milieu omstandigheden)
  - o Tijd om te ontwikkelen in kaart brengen
  - o Eitjes laten ontwikkelen tegen verschillende temperaturen
    - Eitjes van hoogste breedtegraden gaan zich het snelst ontwikkelen (bevinden zich heel noordelijk → hebben heel kort groeiseizoen → moet zich heel snel ontwikkelen)
    - Bij soorten uit warmere omgevingen speelt de temperatuur een minder grote rol: zij nemen de tijd om te ontwikkelen
- **Bv. zinktolerantie in *Anthoxanthum odoratum***
  - o Gras komt voor bij een mijn met hoge concentraties zink en lood (toxische stoffen)
  - o Zinktolerantie van gras:
    - Gras id buurt vd mijn: hoge zink tolerantie
    - Gras verder vd mijn: lage zink tolerantie
  - ⇒ Hoewel deze grasoorten meters van elkaar groeien; toch heeft de ene wel tolerantie en de andere niet
  - ⇒ Aanpassingen worden niet overgegeven via generaties!
  - o Planten aangepast aan zink zullen vroeger bloeien → geen of nauwelijks kans op hybridisatie (= plantensoorten kunnen zich niet met elkaar mengen)
- **Bv. *Chamaecrista fasciculata*: geografisch verschillende varianten met een genetische basis**
  - o Deze soorten zullen wel hybridiseren en toch genetisch materiaal kunnen uitwisselen
  - ⇒ Hier zal de afstand niet leiden tot subpopulaties en nieuwe soorten
- **Reciprocal transplant experiments:** (wederkerig plantenexperiment): overeenkomst testen tussen organismen en hun omgeving
  - o **Bv. Zeeanemoon *Actinia tenebrosa*:** geografisch verschillende varianten met een genetische basis
    - Komt voor in 2 verschillende habitats
      - In rots poelen
      - Op de rotsten
    - Beiden soorten plukken en herplanten een deel terug op dezelfde plaats & deel op een andere plaats ⇒ lokale effecten kunnen onderscheiden van verplaatsingseffecten
    - Degenen die van habitat veranderd zijn:
      - Verminderde kans op overleving
      - Verminderde kans op voorplanting
      - Afname in grootte
- Door gebrek aan genetische variatie, sterke hybridisatie, vertragingen in verandering omgeving in populatie: geen fundamentele aanpassingen
  - o Soms aanpassingen, soms niet
- **Bv. guppy *Poecilia reticulata***
  - o Voor elke kracht die verandering stimuleert is er een andere kracht die deze verandering tegenwerkt
  - o Guppy's van verschillende gebieden samenbrengen
  - o Mannetjes hebben vlekken voor vrouwtjes aan te trekken om te paren
  - o Jagers introduceren: mannetjes met vlekken vallen op (→ gevaar)
  - o Selectie naar mannetjes die deze vlekken niet hebben bij hoge predatiedruk
  - o Bij lichtere predatiedruk zullen beklekte mannetjes terug bevordeeld wordt
  - ⇒ Snelle evolutie van maanden: zeer variabel kenmerk



#### 4.2.2 ANTROPOGEEN

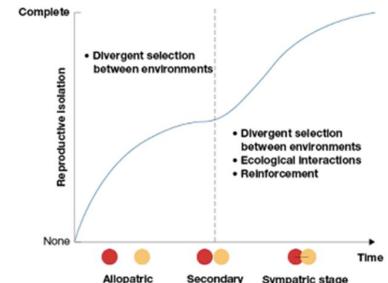
- Milieuvervuiling stuurt de meest dramatische voorbeelden aan van natuurlijke selectie
  - o Meer dan 100 soorten nachtvinders: industrieel melanisme (= zwart zijn)
- Bv. *Biston betularia* (eerste in 1848; 98% in 1895) = mot
  - o Witte soorten overleven goed: goede camouflage op witte berken
  - o Soms zwarte individuen: normaler snel geëlimineerd door vogels die op zicht jagen
  - o Door industrie en luchtvervuiling (afzetting roet op berken): bomen werden zwart
    - ⇒ Zwarte individuen vielen minder hard op tov de witte (normale): witte individuen massaal weggeplukt
    - ⇒ Zwarte verscheidingsvorm enorm hard toegenomen op heel korte periode: selectief voordeel
  - o Buiten de industriezones (in VK) kwamen geen zwarte individuen meer voor
  - o In 1996 omkering situatie: witte individuen komen weer veel meer voor door vermindering zwarte rook wolken
    - ⇒ Verandering van milieuomstandigheden geeft aanleiding tot zeer snelle aanpassing, maar wanneer verandering ongedaan wordt gemaakt is er een snelle normalisering als de verandering niet te lang heeft geduur

#### 4.2.3 (CO)EVOLUTIE

- 2 soorten gaan interageren
  - o Bv. guppy's: predator jaagt vooral op guppy's met vlekken. Stel lange tijd: Predator zal jaagpatroon aanpassen zodat op den duur alle guppy's even sterk bejaagt worden
- Gastheer en parasiet: eeuwig durende aanpassing
  - o Bv. Koekoeksgong (parasitaire vogel); legt ei in nest van andere vogel (ei aanpassen aan gastheer)
- Mutualisme: wederzeeds voordeel

### 4.3 DE ECOLOGIE VAN SOORTENVORMING

- **Biospecies:** organismen behoren tot dezelfde soort als ze vruchtbare nakomelingen kunnen verwekken
  - o Moeilijk te testen → genetische barrière
- Voor ecologische soortenvorming
  1. Ecologische aanzet tot divergerende selectie
    - a) Verschillende omgeving
    - b) Een verschillende interactie met andere soorten
  2. Reproductieve isolatie (in plaats of in tijd)
    - ⇒ Geen toevallige gebeurtenis zoals een chromosoomverdubbeling bij abnormale celdeling
- Het meeste orthodoxe scenario voor soortenvorming: 3 stadia
  1. **Geografische isolatie**, natuurlijk selectie stuurt genetische aanpassingen aan de omgeving
    - o Bv. Nieuwe soort muggen ontwikkeld in Londen door constructie metro: door het graven van gangen waar muggen in terechtkwamen
      - aanpassen aan de nieuwe omstandigheden
      - nieuwe soort op enkele jaren tijd
  2. Samenvallend: een zekere graad van **reproductief isolement**
    - o Pre-zygotische isolatie (andere manier van hofmaken)
      - Bv. Andere tijdstippen vruchtbaar zijn
    - o Post-zygotische isolatie (verminderde fitness)
      - Bv. Minder fit voor leefomgeving
  3. De populaties komen **opnieuw samen** en natuurlijke selectie bevoordeelt dan eigenschappen die dat reproductie isolement versterkt
- Soortenvorming is een proces, geen gebeurtenis
  - o **Allopatrisch** = subpopulaties op verschillende plaatsen
    - Bv. Darwin's vinken (ontwikkeld en aan het ontwikkelen is), Galapagos Archipel
    - Endemische soorten (verspreiden)
      - Hoeveelheid endemische soorten hangt af van de mobiliteit van de individuen
      - Vogels kunnen makkelijk van een eiland naar het andere vliegen: minder endemische soorten
    - Ringsoorten = soorten die aftakking hebben doordat ze in verschillende richtingen zijn gemigreerd

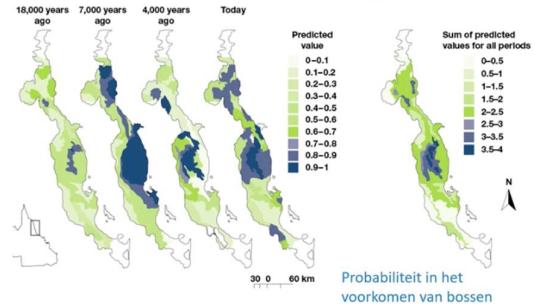


- **Sympatrisch** = subpopulaties in dezelfde plaatsen
  - Bv. Londense muggen
  - Bv. Cichlid fish *Amphilophus citrinellus* in Nicaragua
    - Groot meer met klein krater meer ernaast: afsplitsing van soorten
    - 2 soorten: witte & zwarte: hebben een verschillend voedingspatroon ontwikkeld
      - De ene voedt zich met plankton dat zich in open water bevindt
      - De andere voedt zich met bodem voedsel

⇒ Ander voedingspatroon omdat ze zich op andere hoogtes en dieptes van elkaar bevinden

#### 4.4 EFFECTEN VAN KLIMAATVERANDERING OP EVOLUTIE EN DISTRIBUTIE VAN SOORTEN

- Voorkomen van een soort in een omgeving, wilt niet zeggen dat die soort nergens anders zou kunnen overleven
  - Bv. Pinguïns zouden technisch gezien kunnen leven op de Noordpool, maar geraken daar niet omdat het te ver is
- Verandering in klimaat, vn gedurende ijstijden (heel extreme klimaten) vh Pleistoceen verklaren veel vd huidige verspreiding van planten en dieren
  - Bv. Voorkomen boomsoorten in EU; bepaalde boomsoorten komen hier niet meer voor door de ijstijden
- Veel vd huidige distributie van soorten vertegenwoordigen een fase in het herstel van klimaat uit het verleden
  - Bv. Ijstijden hebben vegetatie teruggedrongen naar het zuiden
    - Ijstijden zijn gestopt (10000 jaar geleden)
    - Vegetatie is langzaam begonnen opschuiven (Bv. Beuk is 3000 jaar bij ons begonnen voorkomen)
    - We zitten nog steeds in de herstelfase
    - Toenemende vegetatie naar het noorden toe (zeer langzaam) + toenemende fossiele resten
- Soortenrijkdom heeft duidelijk de neiging het grootst te zijn op meest stabiele plaatsen
  - Ijstijden hebben grote impact op biodiversiteit: in EU zijn veel soorten uitgestorven door ijstijden
  - In zones waarbij temperatuur vrij stabiel is: vegetatie heeft zich goed kunnen ontwikkelen
  - Soorten konden zich terugtrekken naar stabiele oorden, om dan bij heropwarming terug te gaan verspreiden
  - Er zijn zones waar er altijd bossen zijn gebleven (zelfs tijdens ijstijden) = restgebieden
    - Daar is een bijzonder hoge biodiversiteit (en de grootste soortenrijkdom)
- Klimaatopwarming
  - Postglaciale temperatuurtoename van 8°C gebeurd over 20000 jaar of 0,04°C/ eeuw (zeer stabiel)
  - Huidigeklimatsopwarming: 1,75°C
  - Een snelheid die onmogelijk bij te houden is door de vegetatie
    - Verandering in groeibereik 300-500 km/ eeuw
    - Typische snelheden in het verleden 20-40 km/ eeuw
      - Uitsterven *Picea critchfieldii* tijdens vrij snelle postglaciale opwarming 15000 jaar geleden (terwijl de snelheid nu veel sneller is)
  - ⇒ Nu valt te verwachten dat er veel meer soorten zullen uitsterven zoals
  - ⇒ Nakomelingen hebben de tijd niet om zich te vestigen wooraleer de omgeving/ het klimaat destructief wordt
    - sterven veel sneller uit dan normaal (vooral planten)
  - Bv. De beuk die hier nog maar een littele 3000 jaar staat



Probabiliteit in het voorkomen van bossen

#### 4.5 CONTINENTENDRIFT, PARALLELLE EN CONVERGENTE EVOLUTIE

- Door beweging vd tektonische platen hebben hele landmassa's zich verplaatst = **continentendrift**
  - Populaties werden gescheiden
  - Sterk gedifferentieerde vegetatiegordels ontwikkelen
- Dit tijdens temperatuursveranderingen die zich voordeden op veel grotere schaal dan glaciale cycli vh Pleistoceen
- Populaties kenden onafhankelijke **parallele** ontwikkeling
  - Zoogdieren tvv buideldieren
    - Parallelle ontwikkeling met sterke overeenkomsten

- Soorten komen niet voor omdat zij daar het beste horen in die omgeving, maar door een reeks gebeurtenissen in de (geologische) geschiedenis
- **Convergente evolutie:** structuren zijn analoog (hebbenzelfde vorm/functie), maar zijn niet homoloog (afkomstig van een gemeenschappelijke voorouder)
- **Conclusie**
  - Er bestaat niets zoals "best denkbare organisme"
  - Kenmerken overgeerfd vd voorvaderen geven soms enorme nadelen
    - Vis is perfect aangepast aan water, maar kan niet overleven op land
  - Evolutie geeft een achtergrond waartegen we alle ecologische gebeurtenissen moeten bekijken
  - Evolutie vindt zowel plaats op lange termijn als op korte termijn (continue proces)

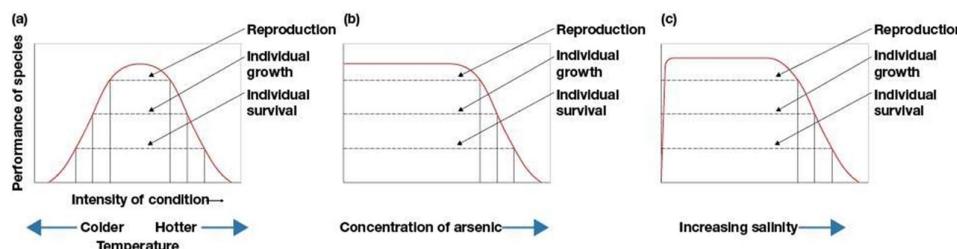
## Hoofdstuk 2: Milieucondities & hulpbronnen

### 1 MILIEUCONDITIES

- Condities: fysio-chemische karakteristieken van de omgeving
  - Bv. T°, relatieve vochtigheid, pH, saliniteit...
  - Hier is geen "strijd" voor (wel om bijvoorbeeld een plek in de zon te bemachtigen)
- Bronnen: worden geconsumeerd door organismen gedurende hun groei en productie
  - Bv. Voor planten: CO<sub>2</sub>, water, nutriënten, zonnestraling
  - Bv. Konijn voor vos (prooi)
- Gebruik van bronnen leidt tot competitie
  - Bv. Zullen planten onderling strijden om voldoende aan voldoende zonnestraling te komen?
  - Bv. Zullen roofdieren onderling gaan strijden om de muizen te vangen?
- Bepaalde milieucondities zijn extreem voor de ene soort en goed voor de andere soort

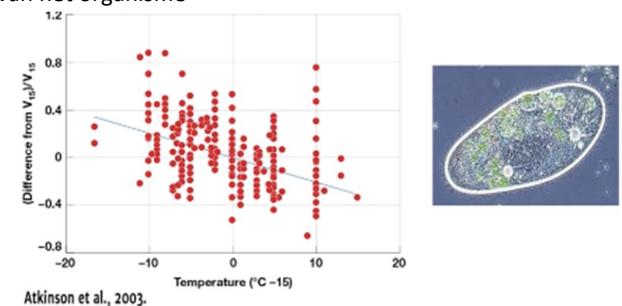
### 1.1 RESPONSCURVES

- Effecten van omstandigheden
  - Y-as: performance of species
  - X-as: intensiteit van conditie



- a) Conditie: temperatuur
  - Er is een gebied dat zodanig goed is voor het organisme dat het organisme zich bij die temperatuur kan gaan voortplanten
  - Bij lagere temperaturen kunnen die organismen wel groeien
  - Bij nog lagere temperaturen kunnen de organismes wel overleven
    - Bv. Winterslaap bij dieren: zo kunnen zij de extreem koude temperaturen overleven
- b) Conditie: concentratie aan arseen
  - Hoe hoger de concentratie tot een bepaald omkeerpunt; is het nog goed om aan voortplanting te doen
  - Als concentraties blijven stijgen kan er in de 1<sup>e</sup> fase niet meer aan voortplanting gedaan worden
  - In de 2<sup>e</sup> fase zal het organisme wel kunnen blijven groeien, maar niet meer voortplanten
  - In de 3<sup>e</sup> fase zal het organisme overleven (niet voortplanten & niet groeien)
- c) Conditie: saliniteit
  - Er moet wel een bepaalde hoeveelheid zout aanwezig zijn om te overleven
  - Minimum en maximum

- **Bv. Coloradokever**
  - o X-as: temperatuur
  - o Y-as: performance (zuurstofgebruik)
  - o Als  $T^\circ$  toeneemt; neemt zuurstofgebruik toe tot aan het omkeerpunt waar het terug begint te dalen  
→ Door een bepaalde metabolische aanpassing
- **Bv. Marineprotist**
  - o X-as: temperatuur
  - o Y-as: groeisnelheid
  - o Groeisnelheid is positief gecorreleerd aan de  $T^\circ$
  - o Binnen een bepaalde limiet
- **Bv. Roofmijt**
  - o X-as: temperatuur
  - o Y-as: ontwikkeling
  - o Positief verband tussen ontwikkeling vh organisme en de temperatuur  
⇒ Temperatuur speelt een grote rol in het metabolismisch functioneren van het organisme
- Groei- en ontwikkelingssnelheden bepalen de finale grootte van een organisme
- Ontwikkeling neemt gewoonlijk sneller toe met de temperatuur dan groei
- Studie met protisten:
  - o Bij hogere temperaturen (boven 15°C): ontwikkeling gaat sneller dan de groei
  - o Resulteert in kleinere organismen



## 1.2 EXTREME MILIEUCONDITIES

- Het oplossen van ecologische vraagstukken gaan meer en meer uit van voorspellingen
  - o **Bv.** Wat zijn de consequenties van een toename in de  $T^\circ$  van 2°C (toenemende droogte)
- Hoge/lage temperaturen zijn bedreigend
  - o Destabilisatie enzymen, bevriezen
- Thermofiel = bestand tegen extreme temperaturen
  - o **Bv. Pyrodictium occultum** bij 105°C
- Schade door afkoeling
  - o Veel planten en dieren verdragen temperaturen tot vrij ver onder het 0°C op voorwaarde dat er geen ijs gevormd wordt
  - o **Bv. Mytilis edulis**
- De temperatuur die een organisme ervaart is belangrijk, maar ook de timing en duur van de extremen zijn belangrijk ⇒ aanpassen
  - o Organismen moeten de vorstperiodes kunnen overleven (anders niet verder groeien)
  - o Lage temperatuur in de zomer zou catastrofaal kunnen zijn
  - o **Bv. Cactussen** zouden korte vorstperiodes kunnen overleven maar wel geen lange  
→ Zie maar extreme winter in Texas (USA)
- Een individu maar 1 keer afgedood worden
  - o 1 extreme periode kan voldoende zijn om individu te doden
  - o Zowel voor temperatuur als wind

## 1.3 CONDITIES ALS STIMULI

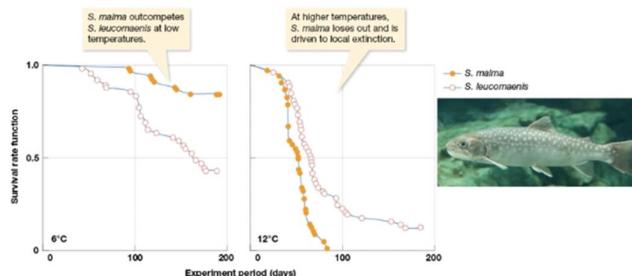
- Milieu-omstandigheden sturen in eerste instantie de snelheid van de fysiologische processen
- **Fotoperiode** wordt algemeen gebruikt om de timing van dormanie, bloei en migratie op te meten
  - o **Bv. Vlinders**
  - o In de lente (stijgende daglengte); lage larvale ontwikkeling
    - Naarmate meer naar de zomer, zijn er langere dagen: Vlinders weten dat er nog veel tijd is voor de ontwikkeling: geen haast ⇒ ontwikkelingssnelheid gaat trager

- In de herfst (dalende daglengte); stijgende larvale ontwikkeling
  - Vlinder weet dat extreme omstandigheden (winter) er aan komt dus gaan sneller ontwikkelen ⇒ ontwikkelingssnelheid gaat sneller
- Zaaddormantie
  - Bv. Berk (*Betula pubescens*): interactie temperatuur en fotoperiode
    - Signaal van temperatuursverandering: op dit moment temperaturen tot 20°C in februari → zaden gaan nu al tot ontwikkeling willen komen
    - Fotoperiode geeft beter aan waar in het seizoen we ons nog bevinden zodat zaden niet nu (februari = winter) al tot ontwikkeling komen
  - Bv. Lodgepole pine: bosbranden nodig om zich dan te ontwikkelen
    - Bij bosbranden sterven oudere individuen af: ideale omstandigheden voor zaden om te ontkiemen (geen concurrentie voor bv. waterbronnen)
- Acclimatisatie
  - Passen de organismen zich aan bij veranderende omstandigheden (extreem koude temperaturen of extreem warme)?
  - Bv. Springstaart soort in labo: passen zij zich aan/acclimatissen zij aan winteromstandigheden?
    - Bij springstaarten maakt het niet veel uit of ze al dan niet geacclimatiseerd zijn bij 5°C
      - Koud (winter): passen zich aan aan de koude temperaturen (verschil controle en acclimatisatie)
      - Bij nog hogere of lagere temperaturen is dat minder uitgesproken, omdat die omstandigheden niet geschikt zijn ⇒ geen effect (geen verschil)
      - Concentratie aan glycerol (antivries): glycerolgehalte heel hoog op het einde van de winter en zeer laag in de zomer, want in de zomer geen risico tot bevriezing
        - Hoe groter het glycerolgehalte in de springstaarten, hoe meer negatief het supercooling point zal zijn (hoe kouder, hoe meer glycerol)
        - Voor een bepaalde concentratie glycerol is er een bepaald supercooling point

⇒ We zien dus duidelijke aanpassingen aan de omstandigheden (temperatuur, seizoen, ...)

#### 1.4 EFFECTEN VAN CONDITIES OP INTERACTIES TUSSEN ORGANISMEN

- Condities kunnen de beschikbaarheid van bronnen beïnvloeden (organismen, maar ook competitors, prooien, parasieten...)
- Bv. Rusmot (*Coleophora alticolella*) worden begraasd door nachtvlinders
  - Boven bepaalde hoogtegrens, wordt temperatuur te koud en gaan de russen (zaden) niet meer ontkiemen
  - Rupsen gaan verhongeren en kunnen de russen niet meer aantasten
- Condities kunnen de ontwikkeling van ziektes beïnvloeden
  - Bv. aanwezigheid pathogene fungi op sprinkhanen (*Camnula pellucido*)
    - Effect van temperatuur op de ontwikkeling van ziektes bij sprinkhanen
      - Ontwikkeling van fungi is groter en sneller bij 30°C dan bij 15°C
      - Bij 35°C ontwikkelen de fungi zich niet
        - Sprinkhanen passen zich hieraan aan; hun temperatuur expres laten oplopen
          - 24u blootstelling aan 40°C per dag: geen ontwikkeling van fungi meer ⇒ infecties terugdringen
    - Bv. 2 zalmsoorten in Japan: *Salvelinus malma* (b) en *S. leucomaenis* (o)
      - Overlevingsmogelijkheden van de malma zijn veel groter leucomaenis bij lage temperaturen
      - Bij hoge temperaturen worden malma gedreven tot extinctie
      - Hele kleine verschillen in milieumonditieën kunnen hele grote veranderingen teweeg brengen
        - Klimaatopwarming kan grote verschillen binnen ecosystemen teweeg brengen

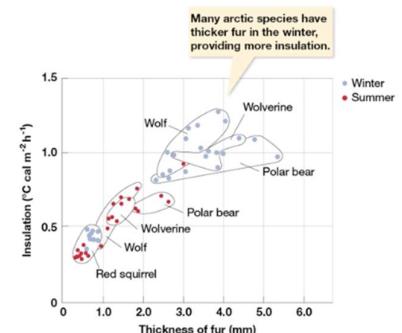


## 1.5 RESPONSEN VAN SEDENTAIRE ORGANISMEN

- **Sedentaire organismen** = gebonden aan de plaats (bv. Planten, sponzen, koralen, mosselen, oesters)
- Vorm en gedrag kunnen variëren in het seizoen
  - o **Fenologie** = beschrijving van verschillende fasen van organismen
- Bv. Narcis (Paasbloem): beginnen al te bloeien (begin maart)
  - o Als T° toeneemt zullen de bloemen eerder bloeien
  - o Manier om te laten zien dat er effectief klimaatopwarming is
- Bv. Koraalriffen in Australië
  - o Korallen: symbiose van een dier
  - o Laatste jaren worden korallen wit omdat xanthellen wegtrekken door temperatuur- en zuurtegraadstijging
  - o In watermilieu worden weeromstandigheden gebufferd
    - Verhoging aan hele grote snelheid waardoor korallen zich niet kunnen aanpassen
  - o Hele ecosysteem is in elkaar aan het storten (qua aanpassing en voeding,...)
- Morfologisch en fysiologische karakteristieken zijn nooit ideaal voor alle fasen van de cyclus
  - o Veranderen gedurende het seizoen: loofbomen
  - o Een vaste oplossing: naalden (steviger)
  - o Beide oplossingen kosten grote energetische inspanningen
    - Elk jaar nieuwe loofbladeren aanmaken kost veel energie
    - Behoud van naalden kost ook veel energie
  - o Op eenzelfde plaats kunnen verschillende soorten een andere compromis-oplossing hebben

## 1.6 RESPONSEN VAN DIEREN OP OMGEVINGSTEMPERATUUR

- **Ectotherm** = externe warmtebron die metabolismesnelheid bepalen
  - o Bv. De zon voor adders & hagedissen
- **Endotherm** = regelen hun eigen lichaamstemperatuur door warmteproductie in het lichaam
  - o Bv. Zoogdieren
- Opsplitsing is niet absoluut
  - o Insecten (spieractiviteit)
  - o Reptielen (tijdelijke warmteproductie)
  - o Vis (counterconcurrent bloedstroom tegen afkoeling)
  - o Plant (T° van bloemen verhogen, want bevatten voorplantingsorganen)
- Andere methoden voor temperatuursregeling
  - o Bv. Winterslaap zoogdieren (eekhoorns, vleermuizen,...)
    - LichaamsT° is zeer constant doorheen het jaar, maar in de winter gaat de eekhoorn de T° vd omgeving aannemen
    - Belangrijk dat ze niet uit hun winterslaap verstoord worden, want dat zou te veel energie vergen wat de dieren niet zullen overleven
- Over een bepaald temperatuurbereik verbruiken endotherme energie aan basale snelheid, buiten de comfortzone toenemende hoeveelheid energie nodig
  - o → relatief onafhankelijk van milieucondities (temperatuur, wolken,...)
  - o → meer efficiënt in zowel het zoeken naar voedsel en ontsnappen aan predatoren
  - o → hoge nood aan energie via voedsel (dieren moeten veel eten)
- Verspreiding van organismen kan beperkt zijn, niet door de omstandigheden, maar door te hoge energetische kost om deze condities te tolereren
  - o Bv. *P. vulgaris* heeft bij lage salinitéit een hele hoge metabolisme kost ivgl met *P. pugio*
- Endothermen hebben morfologische aanpassingen die de energiekosten reduceren
  - o Koud (vacht)
  - o Warm (grote ogen met veel bloedvaten)
- Seisoenale veranderende temperaturen stellen specifieke problemen
  - o Bv. Dikte van de pels
    - X-as: dikte van de pels
    - Y-as: isolatie
    - Bij winter neemt de pels toe in dikte en betere isolatie
  - o Bv. Migartie van dieren tijdens de winter (bv. Ooievaar, Noordse stern...)



## 1.7 MICRO-ORGANISMEN IN EXTREME OMSTANDIGHEDEN

- Overal waar planten en dieren voorkomen en daarbuiten
- Ongustige omstandigheden vermijden, tolereren, specialiseren
  - o Bv. Vermijden = wegtrekken
  - o Bv. Tolereren = aanpassen
  - o Specialiseren (bv. Bij warmwater bronnen in Yellowstone National Park)
- **Thermofiel** = hele hoge temperaturen kunnen overleven
- **Acidofiel** = heel lage pH's kunnen overleven
  - o Bv. Om industriële terreinen te reinigen

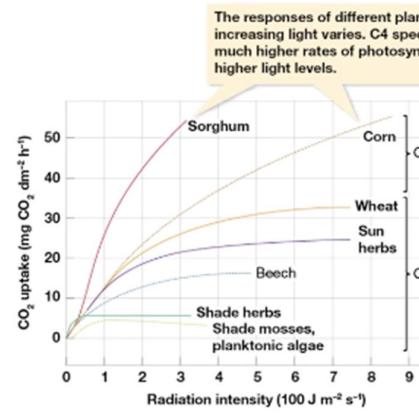
## 2 HULPBRONNEN

### 2.1 BRONNEN VOOR AUTOTROFEN (ZELF ANORGANISCH MATERIAAL OMZETTEN NAAR ORGANISCH MATERIAAL VIA VB. FOTOSYNTHESE)

- Autotrofen zijn basis voor ecologische gebeurtenissen (voedselpiramide)
  - o Doen zelf aan fotosynthese
  - o Meest voorkomende organismen (planten, algen,...)
- Bronnen = Biotische en a-biotische zaken die organismen gebruiken om te groeien, voor te planten enzovoort
- Beweegbaar/niet-beweegbaar (planten)
- Planten afhankelijk van
  - o Stralingsenergie
  - o CO<sub>2</sub>
  - o Minerale kationen
  - o Water en opgeloste anionen

#### 2.1.1 ZONNESTRALING

- Fotosynthese ⇒ zonnestraling = hulpbron
- C4 planten hebben geen affiniteit met zuurstof (C3 wel)
  - o Grottere efficiëntie in het volledige fotosynthese systeem
- Bij C4 planten zal de CO<sub>2</sub> opname meer stijgen bij een hogere intensiteit (er is geen limiet in CO<sub>2</sub> opname)
- Nadelen zonnestraling
  - o Foto-inhibitie = lichtintensiteit is zodanig groot dat het het fotosynthese systeem aantast (bij bomen die in donkere plaatsen groeien)
  - o Oververhitting
  - o Regelmatig en systematisch verloop (jaarlijks en dagelijks): dagverlopen aangepast aan seizoenen (temperaturen en lichtintensiteit)
    - Rond de evenaar variëren de seizoenen amper, bij ons bijvoorbeeld wel
    - Dus over de wereld uitgesproken en juist beperkt
- Zonnestraal vermindert met diepte in het gewas en water
- Verschil tussen zonne- en schaduwbladeren (zie plantkunde)
- Grote variatie in bladvorm: verschillende redenen
  - o Optimale efficiëntie van watergebruik (droogte)
  - o Minimale begrazing
  - o Beperking op oververhitting
- Eigenschappen van een volledige plant reflecteren zowel
  - o Plantenarchitectuur (stam, positie takken)
  - o Bladmorfologie (grote vs kleine bladeren, veel of weinig haren)
  - o Bladfisiologie (OTOS, zonne- en schaduwbladeren...)



### 2.1.2 WATER

- Planten bestaan voornamelijk uit water
- Bij fotosynthese wordt CO<sub>2</sub> vastgelegd, en dit kan enkel via natte oppervlakken
- Als CO<sub>2</sub> de plant binnenkomt, gaat er water verloren door het openen van de stomata
  - o Bij opengaan stomata zal er ook water verdampen
    - Kan leiden tot interne uitputting en deficit
- Tijdelijk bestaat er vaak een onevenwicht tussen opname en afgifte van water
  - o Als verliezen aan water zijn veel groter dan de opname aan water: dan zal de plant tijdelijk zijn stomata sluiten waardoor de stomata niet door zal kunnen gaan
- Voor overleven droogte 2 strategieën:
  - 1) Vermijden
    - o Éénjarige woestijnplanten, dormant als zaad
      - Gaan op een hele korte (natte) periode ontkiemen, bloemen ontwikkelen, zaden vruchtbaar maken, planten zullen afsterven
      - Zaden zullen dormant de droogte overbruggen
    - o Bomen: afwerpen bladeren, of veranderen bladtype
      - Planten vermijden droogte door bladeren af te werpen om verlies water te minimaliseren
- 2) Verdragen
  - o Laag metabolisme (en fotosynthese)
    - Een soort van overwinteringsstrategie, maar dan om droogte te overleven

⇒ Beide strategieën kunnen samen voorkomen

- o Bv. Australische savanne
  - Ene soort is een bladverliezende boom en de andere soort behoudt zijn bladeren
    - Bladhoudende soorten hebben veel grotere droogtestress dan bladverliezende soorten door sterke overlevingsmodus (→ vergt veel meer energie) om bladeren te kunnen houden
    - Bladloze periode heeft geen fotosynthese, maar ook bladhoudende soort heeft verminderde fotosynthese (stomata sluiten)
- Oververhitting tegengaan door
  - o Bv. Haren, doornen, waslagen
- Specifieke architectuur
  - o Bv. succulenten (gezwollen opp voor opslag water)
- **Gespecialiseerde biochemische processen**
  - o C3:
  - o C4: kunnen heel efficiënt met water omgaan (grotere water use efficiency)
    - C4 zijn slechts 3% vd terrestrische planten, maar bevat toch bijna 30% van alle fotosynthese
    - Bv. Spartina alterniflora
  - o CAM: succulente cacti ('s nachts stomata openen als het kouder is) Bv. Ananas
    - ⇒ Bij klimaatopwarming zijn C4 planten in voordeel (grotere waterefficiëntie)
    - ⇒ Bij teveel CO<sub>2</sub> uitstoot zijn C3 planten in voordeel (competitie met O<sub>2</sub> meer in het voordeel voor CO<sub>2</sub>)
- Waterbeschikbaarheid afhankelijk van bodem
  - o Zandbodem: slechte waterretentie
  - o Kleibodem: zeer sterke waterretentie
- Rond wortels: **resource depletion zone (RDZ)**
- Wortelvorm ligt veel minder vast dan bovengronds deel (ongehinderde bodems of niet): grote variatie

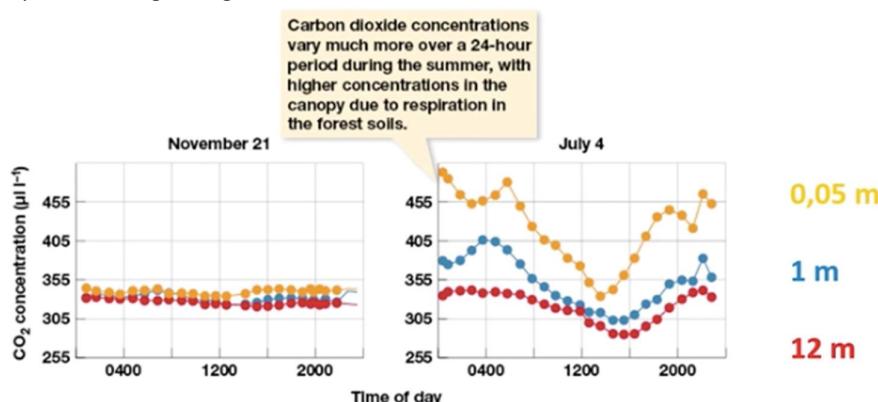
### 2.1.3 NUTRIËNTEN

- Macronutriënten: N, P, S, K, Ca, Mg, Fe
- Micronutriënten: Mn, Zn , Cu, B
- De mens heeft een enorme impact op de verspreiding van deze nutriënten, meer dan op CO<sub>2</sub>
  - o Door landbouw, voedseltransport, consumptie, verstedelijking, bemesting
    - ⇒ nutriënten herverdelen
  - o Bv. P brengen op landbouwgronden vanuit de tropen tot bij ons

- Bodems zijn patchy en heterogeen (vs water)
- Nutriëntrijkere delen zijn meer doorworteld
- Nitraat: wateroplosbaar
- Fosfaat en ammonium: gebonden in bodem
- In water diffunderen nitraat, fosfaat en ammonium met gelijke snelheden naar de celoppervlakten
  - o Armer: kleinere algen
  - o Rijker: grotere algen

#### 2.1.4 CO<sub>2</sub>

- Concentratie varieert op verschillende schalen (ifv tijd)
- In 1750: 280 ppm
- In 2014: 400 ppm, toename 0,5 ppm/ jaar
- Hoogste concentratie gedurende miljoenen jaren (terwijl dat toen het zeeniveau veel hoger lag)
  - o Seizoенale trend bij CO<sub>2</sub>-uitstoot door fotosynthese (in zomer minder dan in herfst)
- Hoe reageren planten en ecosystemen?
  - o Voornamelijk lange-termijn consequenties op gemeenschap- en ecosysteemschaal
- Figuur: CO<sub>2</sub> metingen in bos ecosysteem op verschillende hoogtes
  - In winter: weinig activiteit
  - In Zomer: veel bodemrespiratie (CO<sub>2</sub> wordt vrijgesteld)
    - Op 1m hoogte: lage concentraties
    - Op 12m hoogte: lage concentraties (grote ventilatie + fotosynthese-activiteit)
    - Op 0,05m hoogte: hoge concentratie

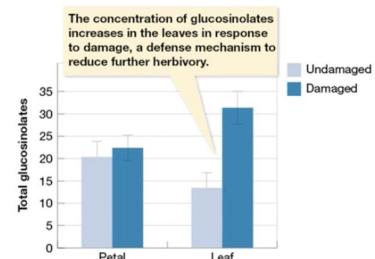


- **Autotrofen** (primaire producenten) = maken gebruik van CO<sub>2</sub>
- **Heterotrofen** = maken gebruik van de autotrofen (consumeren autotrofen)
- **Chemo-autotrofen** = verkrijgen hun energie door het oxideren van de gereduceerde energie in anorganische componenten van waterstofsulfides (op de bodem van de zee)
  - o Fotosyntheseproces, maar uit een andere verbinding dan CO<sub>2</sub>
    - De energiebron is verschillend, maar voor de rest C3 autografie
  - o Zeer waterrijke omstandigheden (O<sub>2</sub> diffundeert moeilijk)
    - Moerassen, meren en mariene kustecosystemen

#### 2.2 BRONNEN VOOR HETEROTROFEN

- Alle dieren, fungi, archaea, bacteriën (behalve de fotosynthetiserende en de chemo-autotrofen)
- Groeperen als:
  - o Ontbinders = ontbinden dood organisch materiaal
  - o Parasieten = leven ten koste van andere organismen
  - o Predatoren = jagers, doden hetgeen dat ze eten
  - o Grazers = organismen niet volledig doden maar enkel schade toebrengen (gras en koeien)
- Gespecialiseerd dieet
  - o Bv. Bepaalde rupsen

- Generalisten
  - o Bv. Zaad etende vogels; maakt niet uit welk zaad; als het maar voldoende is
- Verschillende plantendelen hebben verschillende samenstelling
  - o De grootste concentratie aan proteïnen (N) bevinden zich in de meristemen
  - o Planten proberen hun stikstofverliezen te minimaliseren
  - o Platen zijn zeer vezelrijk (hoog C gehalte), maar de meeste dieren kunnen cellulose niet afbreken, en de celwanden bemoeilijken de opname verder → kauwen, koken, vermalen (vogels)
- De diversiteit vd voedselbronnen door planten wordt oa weerspiegeld in de monddelen (vnl insecten en vogels) en spijsverteringsstelsels
- Vele planteneters zijn, door gebrek aan cellulose afbrekende enzymen een mutualistische relatie aangegaan met bacteriën en archea in hun darmen
  - o Het rumen (of soms lindedarm) zijn temperatuurgeregelde cultuurkamers
  - o De herbivoren ontvangen vele van de biproducten van de microbiële fermentatie, voornamelijk vetzuren
- In tegenstelling tot planten bevatten dieren geen structurele koolhydraten of vezels; dierlijke weefsels zijn rijk aan vetten en eiwitten
  - o C/N ratio: verhouding platen: min 40:1 (vaak hoger)
  - o C/N ratio dieren, bacteriën en fungi: max 8:1
  - o **Herbivoren** verbranden massa's C, aangezien de C/N verhouding daalt; afvalproducten zijn rijke C verbindingen (CO<sub>2</sub> en vezels)
  - o **Carnivoren** halen meer van hun energie uit proteïnen en vetten uit hun prooi; hun afvalstoffen zijn N-rijker dan bij herbivoren
- Algen hebben geen structureel materiaal
  - o → Samenstelling zeer verschillend van deze van platen
  - o Lagere C/N verhouding
  - o → Voor herbivoren: eiwitrijker dieet (voor dieren in de zee) dan wanneer voeden met planten
  - o Bv. Relatie mier en bladluis
- De waarde ve voedingsbron wordt niet enkel bepaald door de inhoud, maar ook de manier waarop het verdedigd wordt
  - o Bv. Brandnetel, kastanje (schaal breken)
- Planten, dieren, veel algen en bacteriën: chemische verdediging
  - o Voornamelijk planten rijk aan secundaire metabolieten
  - o Bv. cyaan beschermt bladeren
- 2 types schadelijke plantenchemicaliën
  - 1) **Kwantitatieve of constitutieve chemicaliën**
  - o Worden geproduceerd zelfs in de afwezigheid van aanvallen door herbivoren
  - o Hoge vaste investeringskost
  - 2) **Kwalitatieve of induceerbare chemicaliën**
  - o Worden geproduceerd in respons op aanvallen
- Afweermechanismen verschilt van soort tot soort en van weefsel tot weefsel
  - o De belangrijkste weefsels dienen beschermd te worden door dure, constitutieve chemicaliën
  - o De minder belangrijke door induceerbare
- Dieren hebben meer afweermogelijkheden of chemische strategieën
  - o Overkomen als een gevaarlijk insect (bv. Zweefvlieg, spanrupsen)
  - o Camouflage (bv. Luliaard: algen in laten groeien)
  - o Opvallende kleuren (bv. Pijlgifkikker: "Pas op ik ben gevaarlijk")
  - o Verstoppen in holten
  - o Zich dood houden
  - o Verticale migratie in water en door wieren
  - o Vluchten
- Voedsel is meestal beperkt aanwezig ⇒ Competitie
  - o **Intraspecifieke competitie** (individuen avn dezelfde soort)
    - Vaak eenzijdig (door timing, random gebeurtenis, genetisch)
  - o **Exploitatie** = indirecte competitie door gemeenschappelijke hulpbronnen
  - o Interferentie competitie (bv. Gieren die elkaar wegjagen)



- Competitie leidt tot vitale effecten (overleving, groei, voortplanting) en is densiteitsafhankelijk
  - o Bv. Vissen
    - Als er weinig voedsel per dag aanwezig is
      - Bij lage densiteit, een beperkte mortaliteit
      - Bij hoge densiteit, een enorme mortaliteit
  - o Hoe meer voedsel ter beschikking, hoe meer de mortaliteit zal zakken
  - o Bv. Planten
    - Als densiteit van planten gaat toenemen, gaat het aantal zaden per plant afnemen
- Intraspecifieke competitie is dikwijls éénzijdig (1 individu gaat de andere uit de competitie jagen)
  - o Door timing, random gebeurtenis (bv. Plaats kieming), genetisch
  - o Dikwijls densiteitsafhankelijk
    - Bv. Watervlo
      - Bacteriën toevoegen: bij lage densiteit
        - Weinig verschil in het aantal sporen dat gevormd worden
    - Hoe hoger de densiteit
      - Hoe kleiner het aantal sporen

### 3 ECOLOGISCHE NICHE

- **Habitat** = waar een organisme leeft
- **Niche** = een samenvattend concept van de toleranties en benodigheden van een organisme
  - o Waar een organisme zich kan houden
    - Bv. Temperaturen waar de ene soort wel kan voorkomen en de andere niet
    - Bv. Zandgarnalen waar densiteit voorspeld kan worden adhv temperatuur en saliniteit
    - Bv. Planten die in zout water gaan groeien, niet omdat ze het daar "leuker vinden", maar omdat daar veel minder competitie is met andere soorten
    - Bv. 2 vogelsoorten die op een ander tijdstip gaan jagen → vervullen een andere niche → zijn geen rechtstreekse concurrenten van elkaar

### Hoofdstuk 3: Klimaat en biomen

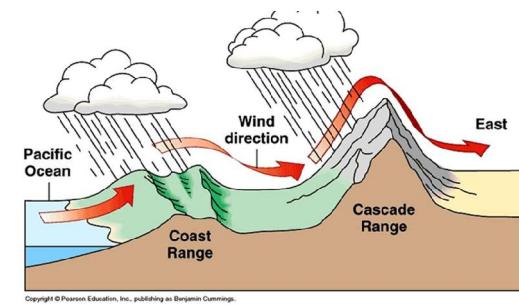
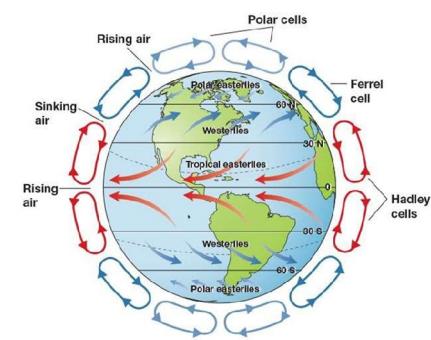
#### 1 KLIMAAT

- Klimaat belangrijke factor voor verdeling biomen
  - o Terrestrische biomen
  - o Aquatische biomen
    - Terrestrische en aquatische biomen (bv. Meren)
    - Volledige aquatische biomen (bv. Oceaan)

##### 1.1 KLIMAAT OP AARDE

- Hoe condities en bronnen hele gemeenschappen en ecosystemen beïnvloeden & hoe deze gemeenschappen en ecosystemen verdeeld zijn over de aarde
- Lokale factoren (bv. Bodem) zorgen voor de variatie en patchiness op gemeenschappen en ecosystemen op lokale schaal
  - o Aan kust: kleibodem
  - o Aan Kempen: zandbodem
  - ⇒ Milieu variaties!
- Kritische variaties voor ecologische gemeenschappen geburen over alle schalen heen (lokaal en globaal)
- Wereldschaal:
  - o Vochtigheid en temperatuur heel belangrijk op het land
  - o Interacties tussen winden en oceaanstroomingen belangrijk in de oceanen
- **Klimaat** =
  - o Gedreven door de onevenwichtige verdeling van straling
  - o Gedreven door de interactie van de atmosfeer met de oceanen en gebergtes (neerslagverdeling)
- In de tropen valt de zonneschijn loodrecht, bij de grotere breedteliggingen neemt de zonshoogte af
  - o Hoe meer loodrecht; hoe meer energieoverdracht op een kleiner oppervlak
  - o Hoe groter de hoek; hoe meer energieoverdracht op een groter oppervlak

- Deze grotere opwarming op de evenaar accumuleert hier niet maar wordt herverdeeld
  - o 60% door luchtmassa's (wind)
    - Kunnen vrij snel warmte herverdelen (hangt af van de windrichtingen)
    - Wind kan heel ver gaan (over land en zee)
    - Nadeel: lage warmtecapaciteit
  - o 40% door watermassa's
    - Oceaanstromingen worden gelimiteerd door de oceanen zelf
    - Kunnen heel traag warmte herverdelen
    - Voordeel: warmtecapaciteit is heel hoog (hele hoge energieoverdracht)
- ⇒ Onevenwichtige opwarming zet bepaalde fluxen in gang
- Herverdeling door beweging in de atmosfeer: 3 cellen van luchtstromingen  
(ZIE CURSUS KLIMAAT)
- Het rondwentelen van de aarde heeft een invloed op de beweging van de luchtmassa's nabij het oppervlak
  - ⇒ **Corioliseffect**
  - o Op het noordelijk halfrond, worden luchtstromingen afgebogen naar rechts
    - Windstroming van het westen
  - o Op het zuidelijk halfrond, worden luchtstromingen afgebogen naar links
    - Windstroming van het oosten
  - o In België (52° NB): westenwinden
- Het opstijgen en dalen van de luchtmassa's heeft een enorm effect op de neerslagpatronen
- Universele gaswetten: bij constant volume is de temperatuur van een gas proportioneel met de druk
  - o → Stijgende luchtmassa's → afnemende druk → daling temperatuur → condensatie → Neerslag (tropische regenwouden)
  - o → Dalende luchtmassa's → toenemende druk → stijging temperatuur → wolken verdwijnen → droog (woestijnen)
- Een extra complicatie is de seizoenaliteit veroorzaakt door de hoek van de draaias van de aarde rond de zon
- De hele seizoenale oscillatie in de ruimtelijke verdeling van de opwarming zorgt voor het voorschuiven van de Hadley-cellentypen
  - ⇒ Verschuiving van de neerslaggebieden
- Neerslag beïnvloedt door gebergtes
  - ⇒ **Regenschaduw**
  - o Bv. Death Valley (California): hele droge lucht omdat de lucht die daar aankomt systematisch is uitgeregend door de gebergtes langs beide kanten
- Duidelijk verschil tussen de windgerichte kant van het gebergte en de andere kant in helling, zon en straling
  - o Bv. Himalaya gebergte:
    - Langs de ene kant groene gordel: winden die vanuit het zuiden komen willen over het gebergte gaan en gaan massaal uitregenen → overvloed aan neerslag
    - Langs de andere kant woestijn: winden volledig zijn uitgeregend → hele droge lucht
- Oceaanstromingen en de herverdeling van warmte:
  - o Gedeeltelijk aangedreven door de overheersende winden en net zoals de winden zijn ze onderhevig aan het Corioliseffect

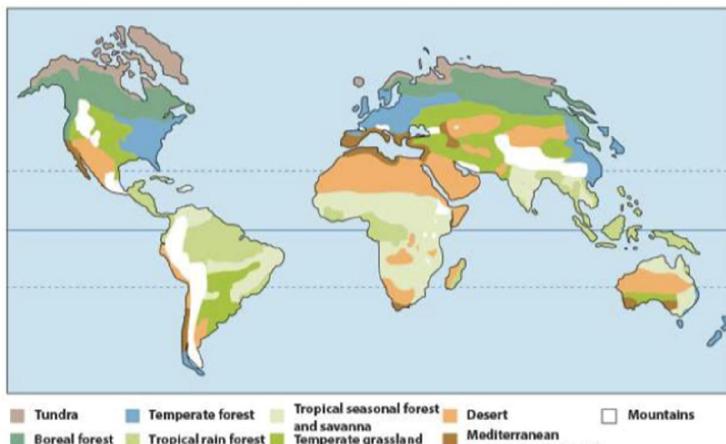


## 2 BIOMEN

- Biomen = associaties van planten en dieren die vrij duidelijk van elkaar gaan verschillen
- Genetisch en evolutionair tussen typen biomen zijn altijd heel verschillend
- Graduele overgang tussen biomen
- Biomen zijn niet homogeen binnen hun hypothetische grenzen
- Elke biotoom heeft gradiënten van fysio-chemische condities gerelateerd aan de lokale topografie en geologie
- Binnen de globale mozaïek, veel kleinere mozaïek op kleinere schaal

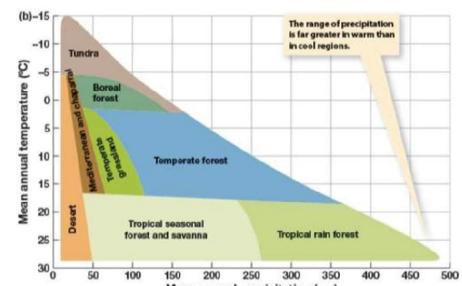
## 2.1 TERRESTRISCHE BIOMEN

- De variatie aan invloed factoren op het klimaat levert een mozaïek op van droge, natte koele en warme klimaten op over het aardoppervlak, met een hoge variatie in jaarlijkse neerslag
- Over deze mozaïek vinden we een aantal goed te onderscheiden verschillende associaties van planten en dieren = biomen
- Biomen zien er ± gelijkaardig uit + hebben gelijkaardige aanpassingen aan hun leefmilieu, maar geschiedenis is totaal verschillend



- Scherpe opdelingen zijn een gemak, geen realiteit
- Biomen zijn niet homogeen binnen hun hypothetische grenzen
- Elk biotoom heeft gradiënten van fysico-chemische condities gerelateerd aan de lokale topografie en geologie
- Binnen de globale mozaïek, veel kleinere mozaïek op veel kleinere schaal
- De gemeenschappen (planten/dieren) in dit heterogen lappendeken kunnen zeer verschillend zijn

- Figuur geeft verdeling van biomen weer



- X-as: gemiddelde jaarlijkse neerslag
  - In België: ± 780 mm/jaar
- Y-as: gemiddelde jaarlijkse temperatuur
  - Bovenaan koudste T°
  - Onderaan warmste T°
- Heel hoge temperaturen + veel neerslag = tropisch regenwoud
- Heel lage temperaturen + weinig neerslag = toendra
- Brede ranges temperaturen + heel weinig neerslag = woestijn
- Lokale topografie kan de bovenstaande patronen verstoren
  - Effect van stijgende en dalende lucht op neerslag en regenschaduw
  - Door temperatuureffect → afname temperatuur: 6,5°C
  - Stijging in hoogte gaat gepaard met een daling in temperatuur
    - Bv. Kilimanjaro in Afrika: hoge berg met sneeuw in een tropische vlakte

### 2.1.1 BIOMEN EN CONVERGENTE EVOLUTIE

- Isolatie is cruciaal om te divergeren onder selectiestress
- Geografische distributie van soorten, genera, families en hogere taxonomische categorieën van planten en dieren reflecteren deze geografische distributie
  - Bv. Alle lemuren komen enkel voor op Madagaskar
  - Bv. 230 soorten Eucalyptus komen voor in Australië en 2 of 3 in Indonesië en Maleisië
    - ⇒ Wilt niet zeggen dat deze soorten enkel daar kunnen gedijen
- Soorten met verschillende evolutie oorsprong convergeerden in hun vorm en gedrag
  - Bv. Vogel en vleermuizen: volledig verschillende afkomst, maar evolueren wel beiden om te kunnen vliegen
- Ook verschillende taxonomische groepen die zich ontwikkelden in verschillende soorten met opvallende gelijkenissen in vorm en gedrag = **parallele evolutie**
  - Bv. Buideldieren en placentadieren (onafhankelijk ontwikkeld door isolatie)
- Biomen onderscheiden door **functionele (vegetatie) types**, NIET door soorten of organismen die er voorkomen!!
  - Bv. Het voorkomen van een soort in een Aziatisch regenwoud garandeert niet dat deze soort zal voorkomen in het Afrikaanse regenwoud
  - Maar er zijn wel duidelijke kenmerken die in de verschillende biomen terugkomen
    - Woestijnen worden gekenmerkt door het grotendeels afwezig zijn van vegetatie
    - Steppes worden gekenmerkt door het voorkomen van grassen
    - Savannes worden gekenmerkt door het voorkomen van grassen met af en toe een boom
    - Regenwouden worden gekenmerkt door heel veel bomen

## VAN VOLGENDE SOORTEN BIOMEN NIET ALLE DETAILS KENNEN, GEWOON DE HOOFDLIJN WETEN

### 2.1.2 TROPISCH REGENWOUDE

- Piek in terrestrische biologische diversiteit
- Bedekken ±12% van de landoppervlakte, en bevatten meer dan de helft van de terrestrische biomassa
- Meest productieve bioom op aarde met primaire productiviteit van 800 g C/m<sup>2</sup>/jaar door:
  - o Hoge zonnestraling doorheen het jaar (+ voldoende hoge temperaturen)
  - o Regelmatige, overvloedige en betrouwbare neerslag
    - ⇒ Hoog in de altijdgroene kruinen (geen bladverliezende soorten)
    - o Fotosynthese, bloeiën, vruchtvorming, predatie, herbivorie (predatie van de vruchten)
- Onderaan is het donker
  - o Door de goede verticale ontwikkeling
- Naast vele bomen ook andere strategieën van planten
  - o Klimplanten (zoals lianen) & epifyten (= planten die op andere planten zullen groeien)
- Dieren en planten zijn actief gedurende het volledige jaar, maar bloeiën en rijpen van de vruchten gebeurt dikwijls in sequentie (dieren verplaatsen zich mee met bloeiende vruchten)
- Soortenrijkdom is bijzonder hoog doordat
  - o Relatieve stabiliteit van patches tijdens de ijstijden; tropisch regenwoud trok zich terug op "eilanden" in een "zee" van savanne
    - Isolatie (vegetaties kunnen zich terugtrekken)
    - Soortenvorming
- Waarom is niet 1 soort dominant geworden
  - o Gespecialiseerde pathogenen en herbivoren rond volwassen boom
    - Nakomelingen kunnen zich maar op een afstand ontwikkelen
      - Bv. Een dier dat zich voedt met kersen zal zich ophouden in de buurt van de planten die kersen produceren (→ gespecialiseerde organismen): Verspreiding soorten beperkt
- Intense bodemactiviteit (hoge intensiteit van hulpbronnen)
- Nergens ter wereld wordt bladafval zo snel afgebroken (door warmte & vochtigheid → veel bacteriën)
  - Naakte bodem
  - Mineralen in bodem
  - Door overvloedige neerslag uitlogen (leaching) diep in bodem buiten bereik van plantenwortels
  - Bijna alle mineralen worden vastgehouden door vegetatie
- **Ontbossing**
  - Enorme uitspoeling van mineralen (ergst op hellingen waar de volledige bodem kan wegspoelen)
  - Herstel bodem en nutriëntenbudget kan eeuwen duren

### 2.1.3 SAVANNE

- Net zoals tropisch regenwoud: continu warme temperaturen
  - o Temperaturen wormen geen beperking
  - o Neerslag wel
- Maar wel regenseizoen en droogseizoen (door seizoenale beweging van de Hadley cel)
- 9% van het landoppervlak
- Grasland met her en der kleine bomen, maar grote oppervlakte bestaat enkel uit gras
  - o Hoe meer neerslag, hoe meer kleine bomen in de savanne
- Bomen groeien enkel gedurende het regenseizoen
- Bosontwikkeling ook beperkt door begrazing
  - o Bv. Zebra en gnoe: bevoordeelt grassen
    - Embryonale cellen in knoppen juist onder maaiveld
- Vuur bevoordeelt ook grassen met hun ondergrondse rhizomen (horizontale stengels met opslagmogelijkheden) en meristemen
- Sterke afwissel overvloed aan voedsel en tekort
  - Grote grazers ervaren enorme hongersnood en mortaliteit in drogere jaren
    - De overvloed aan zaden en insecten trekken enorme hoeveelheden vogels aan van hogere breedteliggingen, maar slechts weinig vogels resideren
  - o Door weinig water

- Door geen continue aanwezigheid van voedsel
- ⇒ Wanneer kuddes gnoes en zebra's voorbijtrekken wordt de hele vegetatie weggegeten en wordt omgewoeld door hun hoeven
- ⇒ Hierdoor is het heel belangrijk dat zij altijd verder trekken voor de revival van het ecosysteem
- Door de grenzen van landen worden de dieren tegengehouden en blijven te lang in een grasland ter vernietiging van de vegetatie

#### 2.1.4 GEMATIGDE GRASLANDEN

- Behalve in Antarctica is gematigd grasland de natuurlijke vegetatie over grote oppervlakken
- Lange grasvlakten prairie (Noord-Amerika) en pampa's (Zuid-Amerika)
  - Gematigde neerslag
  - Rijke bodems
- Korte grasvlakten steppe (Rusland)
  - Drogere, meer semi-aride(woestijn) omstandigheden
  - Leunen dichter aan bij woestijn omstandigheden
- Bedekken nu 5% van de aardoppervlakte (vroeger 9%, nu landbouwgebied)
- Gematigde graslanden ondervinden seizoenale droogte
- Ook sterke impact van grazers
  - Sprinkhanen (ongewervelde) kunnen een grotere biomassa innemen dan gewervelde grazers (bizons)
- Grazers:
  - Noors-Amerika: bizon, pronghorn antelope, gophers
  - Rusland: saiga antelope, marmot
- Vele van graslanden worden voor landbouw gebruikt, vn voor het telen van graangewassen
- Samen met rijst in de tropen vormen ze het *staple food* voor de mens
- Historische toenames in menselijke populaties af van het kunnen telen van deze graangewassen en van de beschikbare gedomesticeerde dieren
- Aan de drogere grenzen van het biotoom is melk- en veeproduktie de enige optie, soms enkel met nomadische levensstijl
- Van alle biomen is deze het meest door de mens bedekt, gebruikt en getransformeerd
  - Grote impact op de fauna en flora van deze gebieden

#### 2.1.5 WOESTIJNEN

- In meest droge (warme of koude) woestijnen is geen (of nauwelijks) plantenleven mogelijk
  - Death Valley, California
  - Sommige gebieden in Antarctica
- Waar voldoende neerslag is, is de timing hiervan onvoorspelbaar
  - Dieren en planten moeten strategieën ontwikkelen om aan te passen aan onvoorspelbaarheid
- Bedekken 10% van de aarde
  - Dit getal is zeer sterk aan het toenemen (zelfs in Europa; Spanje & Portugal)
- Woestijnvegetatie gebruikt 2 verschillende strategieën:
  1. **Opportunistische levenswijze: (vermijden van stress)**
  2. **Langlevens, met langzame fysiologische processen**
  - Cacti en andere succulenten, struiken met kleine, dikke en dikwijls harige bladeren
  - CAM-metabolisme ('s nachts CO<sub>2</sub> uit de lucht halen om overdag stomata gesloten te houden)
- Aangezien vriestemperaturen algemeen voorkomen is vriestolerantie bijna even belangrijk als droogtolerantie
- Weinig dierenleven illustreert de beperkte plantenproductiviteit en de onverteerbaarheid (naalden, giftige stoffen om zich te beschermen)
  - Er zijn altijd wel dieren, die toch weten om te gaan met die giftigheid
  - Dan is het weer aan de planten om een nieuw beschermingsmechanisme te ontwikkelen
- Vele planten verdedigen zich met chemicaliën tegen dierenvraat
  - *Artemisia* (wormwood), *Larrea mexicana* (creosote plant) (VSA)
  - Sommige eucalyptussoorten (Australië)
- Mieren en kleine knaagdieren hangen af van zaden als betrouwbare bron van voesel en water
- Vogels zijn vooral nomadisch, op zoek naar water
- Woestincarnivoren zijn de enigen die kunnen op het vocht verkregen van hun prooien

### 2.1.6 GEMATIGDE BOSSEN

- Bevatten een variatie aan vegetatietypes
- Bij de ondergrens (qua breedteligging) van zijn verspreidingsgebied:
  - o Milde winters met zelden vrieskou of droogte
  - o Altijd groene loofbomen
  - o Aan bv. Mediterrane zone van Europa
- Bij de bovenkant van zijn verspreidingsgebied:
  - o Duidelijk seizoenen, korte winterdagen en tot 6 maanden vorst
  - o Bladverliezende loofbomen (retranslocatie mineralen)
  - o Voorjaarsflora
    - Vegetatie die zich in het voorjaar ontwikkelen om de lichtcompetitie met bomen te vermijden (bv. Bosanemoontjes)
    - Bomen ontwikkelen hun bladeren later op het jaar
- 8% van de terrestrische biosfeer, iets meer bladverliezend loofbos
- Bossen zijn patchy, omdat oude bomen sterven en zo plaats laten voor nieuwe kolonisten
  - o Op sommige plaatsen afsterven van oude bomen en op andere plaatsen ontwikkeling nieuwe bomen in hetzelfde bos
  - o Soms grootschalig na orkanen (grote, oude bomen) en branden (gevoelig bomen)
- De bestanden zijn dikwijls gemengd, met hoge bomen en onderlaagsoorten
  - Grote variatie
    - o Kruidachtigen
    - o Struiksoorten
    - o Boomsoorten
  - Voornamelijk voedselvoorziening voor seizoenaal voorkomende dieren
  - Enkel dieren met een korte levenscyclus kunnen zich specialiseren in bepaalde voedingsbronnen
    - o Vb. bladetende insecten
  - Veel trekvogels
  - Bodems zijn rijk aan organisch materiaal, dat continu toegevoegd, afgeborken en omgewoeld door een rijke gemeenschap van detrivoren
    - o Wordt trager afgebroken dan in tropische regenwouden
  - Waterzieke bodems en een lage pH (verzuring) kunnen de afbraak van het organisch materiaal stilleggen en de accumulatie van turf veroorzaken
    - o Door beperkte zuurstof in de bodems
  - Veel van het gematigde bos werd gekapt voor de landbouw
  - Sommige van deze gronden werden weer verlaten waardoor deze terug gekoloniseerd worden door verschillende soortentypes: **succesie**
  - Een erfenis vd landbouw zijn dikwijls hogere concentraties aan nutriënten (bv stikstof en fosfor)

### 2.1.7 BOREAAL BOS (TAIGA)

- Bestaan vooral (of uitsluitend) uit naaldboomsoorten
- Vegetatie en fauna worden gelimiteerd door (dichter bij polen)
  - o Korte groeiseizoen (in winter veel minder licht)
  - o Koude wintertemperaturen
- Zomers zijn warmer, met soms gematigde invloeden
- Boomflora is vrij beperkt
- Waar de winters minder streng:
  - o Dominantie van altijdgroene dennen en sparren en een menging van bladverliezende soorten zoals lork, berk en populier
- Meer noordelijk vervangen door monoculturen van sparren over enorme oppervlakten
- Lage diversiteit is het gevolg van ijstijden
  - o Heel lang bedekt geweest met ijs (10000 jaren)
  - o Zones moesten helemaal opnieuw gekoloniseerd worden na ijstijden
- Verplaatst zich nog steeds noordwaarts
- Permafrost → creëert permanente droogte, behalve als zon de oppervlakte opwarmt
- Wortelen in slechts een beperkte diepte

- Ecosystemen met een beperkte diversiteit zijn extreem ziektegevoelig
  - o Spruce budworm (*Coristoneura fumiferana*) → cyclus van 40 jaar
  - o Hele grote oppervlakken kunnen afsterven
  - o Wordt bevordert door klimaatopwarming
- Branden vormen ook een grote bedreiging
  - o Als OM ook brandt → grote fluctuaties CO<sub>2</sub> in de atmosfeer → temperatuurtoename
  - o Belangrijke branden om 75 à 100 jaar → volwassen bomen dood → successie start opnieuw → niet allen bossen laag in biodiversiteit, maar ook gelijkjarig (organismen allemaal in dezelfde levensfasen)

#### 2.1.8 TOENDRA

- Ten noorden van de boreale wouden domineren polaire luchtmassa's en koude temperaturen zelfs gedurende de zomer
- Lage struiken, grassen, zegges, kleine bloeiende planten, mossen & korstmossen
- Permafrost nog meer uitgesproken nog dan in boreale woud
  - waar niet smelten: mossen en korstmossen (epifyten)
- 5% van de terrestrische landoppervlakte
- Noordpool: 600 (meer zuidelijk) – 100 (meer noordelijk) soorten hogere planten
- Antarctica: 2 vaatplanten, enkele mossen en korstmossen en enkele kleine invertebraten
- De biologische productiviteit van Antarctica concentreert zich langs de kust en hangt nagenoeg volledig af van de zee
  - o Bv. Pinguïns voeden zich met vissen die zich voeden met plankton enz.
- Sterk gelimiteerde dekompositie → bodems rijk aan OM
- Branden waren zeldzaam, maar klimaatopwarming
  - meer branden de laatste 10 jaar
  - o Warmere temperaturen → grotere verdamping → drogere bodems
  - o Onweer, vroeger quasi onbestaand, wordt algemener → bliksem → branden
- Branden → CO<sub>2</sub>-concentratie in de atmosfeer stijgt → warmer → nog meer branden → ...
  - ⇒ **Positief feedback mechanisme**

#### Conclusie terrestrische biomen:

- In de loop vd geschiedenis van de aarde hebben de biomen zich als eb en vloed verplaatst over de aarde, vn in respons op de ijstijden
- Met de voorspelde veranderingen in het globale klimaat kan worden verwacht dat er opnieuw veranderingen in de verspreiding van de biomen zal optreden

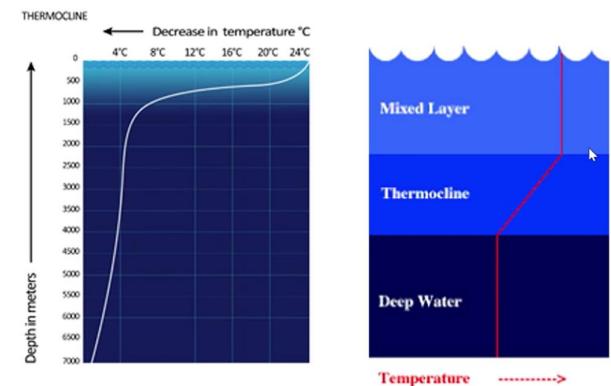
#### 2.2 AQUATISCHE ECOSYSTEMEN OP LAND

- Meren, vijvers, rivieren en wetlands
- <1% van het landoppervlak
- Slechts 0,007% van het water op de planeet
  - o Heel weinig, maar wel van bijzonder belang voor de ecologie, mens, natuur etc.
- Grootste deel van water in oceanen
- Grootste deel zoetwater in gletsjers en ijskappen
  - o Ijskappen liggen in de oceanen en wanneer deze smelten, is het zoet water verloren
- Niettegenstaande van enorm belang voor ecologie van omliggend landschap, kritische hulpbron voor de maatschappij en ecologisch interessant op zich

#### 2.2.1 VIJVERS EN MEREN

- Relatief stationair karakter van het water
  - o Water blijft ter plaats
  - o Vijvers zijn eerder dynamisch aanwezig (aanwezig in het regen halfjaar, winter, & in de zomer verdampen)
- De verblijfstijd van het water varieert (maanden – decennia)
- Vijvers zijn
  - o kleiner (< 1 ha) dan meren
  - o Minder diep → licht rijkt tot aan de bodem → frequent wortelende waterplanten
- Komen voor in tuinen, stedelijke ecosystemen als fontein: dode ecosystemen wegens gebrek aan biodiversiteit
  - o Vaak in leven gehouden door de mens

- Meren zijn groter, en gewoonlijk ook dieper
- In ondiepe meren kan het licht tot de bodem doordringen
  - Wortelende waterplanten en algen (en mogelijk een deel drijvende waterplanten)
- In diepere meren
  - Weinig licht tot aan de bodem
  - Voornamelijk fytoplankton als primaire producenten
  - Beperkt aantal wortelende en drijvende waterplanten
    - Begraasd door zooplankton
    - Totaal ander voedselweb dan in ondiepe meren
- Elk meer heeft zijn eigen karakteristieken en beheer
- Water heeft een grote warmtecapaciteit
  - Veel energie nodig om op te warmen, maar houdt lang warmte vast
  - Oceanen en. Grote meren variëren beperkt in temperatuur gedurende het jaar
- Als water afkoelt → denser
- Maar bij 4°C → lichter → ijs drijft → isoleert → onder ijs vloeibaar water
  - Hoe dieper het systeem, hoe meer uitgesproken dit effect is
- Verticale stratificatie van water in respons op temperatuur
  - Warmer water ligt bovenaan
  - Kouder water ligt onderaan
- Oppervlakte warm (door windbeweging), veel O<sub>2</sub> door uitwisseling met atmosfeer → wanneer voldoende nutriënten → hoge algenproductie (hoge primaire productiviteit) en veel dieren
- In zomer ontstaan thermokliene (zone waarin temperatuur snel daalt met water)
  - We krijgen een menging door atmosferische omstandigheden
  - X-as: temperatuur
  - Y-as: diepte
  - In de laag met de menging; beperkte gradiëntopbouw (temperatuurprofiel nagenoeg constant)
  - Daaronder (minder menging): **temperatuurverval** → thermokliene laag
    - Grootste dichtheid van water
    - Geen menging van het water
  - Laag zonder zonnestraling en geen menging: lage constante temperatuur
  - ⇒ 3 vrij stabiele lagen die door verschil van densiteit mooi van elkaar worden gescheiden
- Vormt barrière tussen oppervlakte en het diepere koelere water
- Er komt nauwelijks licht in deze diepere laag door
  - Absorptie
  - Verstrooiing door het water en partikels
    - geen fotosynthese
- Dood organisch materiaal zinkt
  - Wanneer nutriënten vallen op bovenste laag (mensen die eenden voeden)
    - door veel licht en hoge temperatuur: grote productie
    - ook productie in thermokliene laag (hoewel minder licht en kouder)
    - wanneer zij zinken tot diepste laag zijn de nutriënten onbeschikbaar voor het ecosysteem
- Geen O<sub>2</sub> door uitwisseling en fotosynthese
  - Als afbraak
  - Volledige uitputting O<sub>2</sub> mogelijk
  - Enkel geschikt voor microbiële processen die niet afhangen van O<sub>2</sub>
- Elke kleine uitwisseling over de thermokliene kan belangrijk zijn om nutriënten terug naar boven te gaan brengen
  - maakt nieuwe primaire productie mogelijk
- **Stratificatie** = Gelaagdheid van een waterkolom door verschillen in zoutgehalte of watertemperatuur



- In gematigde zone
  - o Stratificatie verdwijnt in de herfst want kouder door minder insraling → uitwisseling water → O<sub>2</sub> naar bodem tot de winterstratificatie → oppervlakteslaag is het koudst → dieper rond de 4°C → lente zorgt voor opwarming en menging → zomerstratificatie
  - o Jaarlijks 2 momenten van menging
  - o Hierdoor wordt de opstapeling van OM nog beperkt
- In tropen
  - o Vele meren hebben een permanente stratificatie → continue warmte oppervlakteslaag → er is nooit voldoende afkoeling om deze stratificatie te doorbreken → dikwijls geen opgeloste O<sub>2</sub> in de diepere lagen
  - o Bodemnutriënten gaan wel verloren
  - o Heel arm ecosysteem
- In aride gebieden (graslanden, savannes en woestijnen)
  - o Hebben de meren dikwijls geen uitstroom en verlaagt het water niveau door verdamping (door hoge temperaturen) → mogelijke zoutaanraking → dergelijke zoutmeren komen evenveel voor als zoetwatermeren
  - o Hele hoge zoutconcentraties
  - o Zoutmeren zijn dikwijls vruchtbare → dikwijls grote populaties van fotosynthetische cyanobacteriën
    - Lake Nakuru, Kenia: veel plankton-filterende flamingo's
    - Kan kunstmatig worden aangelegd

#### 2.2.2 WETLANDS (MOERASSEN)

- Intermediair tussen terrestrisch en aquatisch
- Waterzichte gronden: tijdelijk of permanent; soms is de volledige vegetatie met water bedekt
  - o Bodem heeft weinig zuurstof
  - o Groei planten is moeilijker
- Gecatalogeerd volgens vegetatie
  - o Met bomen: swamp
  - o Grassen en zegges: marsh en laagveenmoeras
  - o Mossen: laagveen (dikwijls zeer zuur)
  - o Langs rivieren soms dunne stroken oevermoeras
- Kunnen grote gebieden bedekken
  - o Bv. Pantanal (Zuid-Amerika): menging van tropische swamps en marshes van meer dan 140.000 km<sup>2</sup>  
→ Wordt heel erg verstoord: bossen worden afgebrand om in landbouwgrond om te zetten
- Afwisseling water en land: heel divers
- Water is niet limiterend
- Nutriënten dikwijls heel hoog (→ hoge productiviteit)
  - o → plantenproductie is zowat het hoogst van alle natuurlijke ecosystemen op aarde (niet voorbogs die dikwijls zuur zijn)
- O<sub>2</sub>-diffusie in water is 10000x trager dan in de lucht
  - veel organisch materiaal in de bodem
  - zuurstofarm/loos
  - microbiële processen in afwezigheid van O<sub>2</sub>
  - veroorzaakt een resem biochemische veranderingen
- o Bv. Nitraat → N<sub>2</sub>

#### 2.2.3 STROMEN EN RIVIEREN

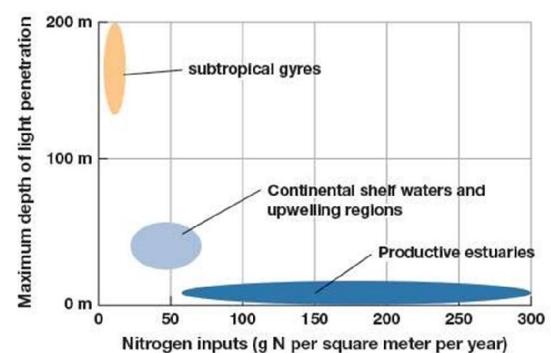
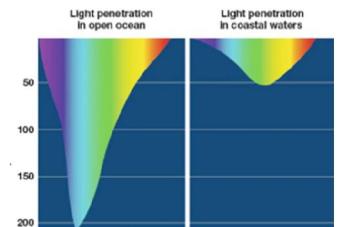
- Sinds ontstaan beschaving worden stromen en rivieren afgetapt, afgedamd, rechtgetrokken, verlegd, gerdegd en vervuild
- Om de impact (van de vervuiling) en duurzaamheid te begrijpen kennis nodig van stroom- en rivierecologie
- Lineaire vorm, unidirectionele stroming, variërend debiet en onstabiele bedding en oevers
  - o Meandering kan afgesloten van de rest van de rivier worden (bv. Leienarmen)
- Vormen een continuüm van verschillende kleine stromen die samenkommen → rivier
- Kleinere rivieren komen samen → steeds grotere gebieden
- **Stroomgebied** = landoppervlakte waarvan het drainerende water terechtkomt in de rivier
  - o Via grondwaterstroming, oppervlaktewater of beide
  - o Kunnen beperkt, maar ook vrij groot zijn
  - o Bv. IJzer heeft een beperkt stroomgebied en mondt uit in de Noordzee
  - o Bv. Maas heeft een groot stroomgebied en nog groter is dat van de Rijn

- Als we in een stroomgebied iets gaan bouwen of als er vervuiling plaatsvindt of er valt enorm veel neerslag, zal dat dus een impact hebben op de rivier van dat stroomgebied
  - o Debieten hebben een grote impact op erosie en de bedding van de oevers
  - o Bv. Als we dammen plaatsen
- De ecologische functie van rivieren hangt heel nauw samen met deze van het stroomgebied
- Samen met het water worden er uit het stroomgebied ook nutriënten, opgeloste stoffen en geërodeerde partikels aangevoerd
  - o Als de helft van het stroomgebied loopt door bossen, is dat natuurlijk anders dan wanneer die loopt door een landbouwgebied
- Deze input beïnvloedt de stromen en rivieren, maar transporterend deze stoffen ook naar meren en kustzones
- Dammen
  - o Water kan dan opgespaard worden voor in tijden van waterschaarste
  - o Hydro-elektriciteit winnen als 'duurzame energiebron'
    - Kan hele ecosystemen verstoren dus hoezo duurzaam?
    - Men bedoelt eigenlijk een CO<sub>2</sub> vrije energie bron
- Consequenties van dammen:
  - o De vallei die daar oorspronkelijk was, komt helemaal onder water te staan
    - Men vergeet dat daar hele ecosystemen leven
    - De vissen die landinwaarts trekken (bv. De paling) of omgekeerd (bv. Zalm); we brengen hierdoor de vispopulaties in gevaar
    - Oplossing: een dam in hele kleine stapjes aanleggen, zodat de vissen er over kunnen springen (= vistrap), maar dit vormt toch nog steeds veel barrières
  - o Men gaat vaak een dam plaatsen in een snelstromende rivier, dus dan krijgen we plots stilstaand water
    - Dit kan opwarmen op een totaal verschillende manier
    - Hierdoor kunnen er veel watergebonden insecten groeien
    - Insecten zijn vaak dragers van ziektes
- Nagenoeg alle biomen worden doorsneden door rivieren
  - o Minder op de polen en woestijnen, maar ook daar kunnen we in bepaalde regenseizoenen of regengebieden grote rivieren aantreffen
- De omringende vegetatie heeft een grote invloed op de stroom
  - o Stromen in beboste gebieden worden beschaduwd, met nauwelijks licht beschikbaar
    - Algenproductie is laag
    - De instroom van OM is groot (bladafval, en opgelost OM)
    - Gespecialiseerde insecten eten en verkleinen bladeren
      - Bacteriën maken gebruik van het opgeloste OM
      - Geconsumeerd door insecten
    - Door beschaduwing koel → veel opgelost O<sub>2</sub> → forel
  - o In graslanden vaak beschaduwing door bomen op de oever
    - Temperatuur wordt gecontroleerd + influx OM
  - o In woestijnen worden minder beschaduwt
    - Algenproductie op stenen en rotsen; warm → minder opgeloste O<sub>2</sub>
- Belang van de vegetatie voorbeeld
  - o Wanneer een bos en oeverbomen worden verwijderd voor landbouw: drastische gevolgen
  - o Minder schaduw → warmer → minder opgeloste O<sub>2</sub>
  - o → Minder toevoer OM
    - Of een hele grote uitstroom van nutriënten (zie les 1)
  - o → insecten die OM afbreken verdwijnen + verhoogde groei van algen en waterplanten
  - o → drastische veranderingen van de gemeenschappen
  - o → waterstroom stijgt door verlaagde verdamping
    - Verdamping verminderd doordat de vegetatie langs de oevers (die heel veel water verbruikte) verdwenen is
    - Kan ook meer verdamping zijn (afhankelijk van de situatie)
  - o → erosie stijgt → hoger aantal minerale deeltjes
  - o → input nutriënten stijgt → eutrofiëring meren en kustzones
- Als rivieren samenkomen en groter worden → relatief minder beschaduwing

- In warmere klimaten
  - water warmer
  - minder opgeloste O<sub>2</sub>
  - productie van vastgehechte algen en waterplanten stijgt
- In grotere regio's → belangrijke productie fytoplankton
- In stroompjes en kleine rivieren is fytoplankton beperkt omdat ze sneller worden afgevoerd dan dat ze kunnen groeien
- Bij hoge waterstanden nemen ze een groter gebied in: de overstromingsgebieden
  - o Overvloedige neerslag in de winter doet de watertafel van de rivieren harder stijgen dan overvloedige neerslag in de zomer
  - o Meer verdamping in de zomer + bomen hebben bladeren in de zomer: meer opname
- Grootte overstromingsgebieden functie van grootte rivier
  - o Amazone bij laag debiet enkele km breed, gedurende de jaarlijkse vloedperiode wordt de rivier tot 50 km (aan de monding) breed
  - o Dit creëert buffergebieden waar geen mensen mogen wonen: probleem

### 2.3 OCEANEN

- Bedekken meer dan 70% van de planeet, bevatten 97% van alle water
- Gemiddeld 4 km diep, tot 11 km
- Primaire productie is gemiddeld 50% van de terrestrische biomen
  - dus de totale productiviteit is ongeveer gelijk voor land als oceaan
  - o Primaire productie zeer afhankelijk van plaats tot plaats
  - o Dit is een gemiddelde waarde
- Fytoplankton (éencelligen) is het dominerend fotosynthetiserend organisme
  - o Korte levenscyclus (dagen)
    - Totale biomassa (van de fytoplankton) op een gegeven moment: oceaan << land
    - Maar gaan wel veel sneller regenereren
  - Net als in meren wordt zonlicht geabsorbeerd en verstrooid
    - o In helderblauw water soms doordringen tot 200 m
      - Hier is nauwelijks leven (fytoplankton) aanwezig
    - o In meer productieve kustwateren: 50 m of minder
      - Want hier is veel meer fytoplankton aanwezig
        - Zij gaan straling afschermen
  - Op de figuur zien we welke kleuren worden geabsorbeerd
    - o Dit hangt af van de algen en welke kleuren zij absorberen en waar ze zich bevinden
    - o Op diepe plaatsen: algen die blauw licht absorberen
  - Fotische zone = Zone waar het licht zal doordringen
    - Hieronder geen licht en dus geen fotosynthese
  - Net als op land verschillende zones, maar nu niet gedreven door temperatuur en neerslag maar door
    - o Diepte fotische zone
    - o Nutriënten
    - o Deze worden dan weer grotendeels bepaald door fysische mengingskarakteristieken de nabijheid van land
  - Figuur
    - o X-as: stikstof input
    - o Y-as: maximale diepte van lichtdoordringing
    - o Subtropical gyres:
      - Bij hele lage stikstof input
      - Hele diepe lichtdoordringing
    - o Continental shelf waters and upwelling regions (kustgebieden)
      - Hogere stikstof input
      - Veel minder diepte lichtdoordringing
    - o Productive estuaries (heel productief)
      - Heel veel stikstof input
      - heel geringe lichtdoordringing



### 2.3.1 DE DIEPE OCEAAN

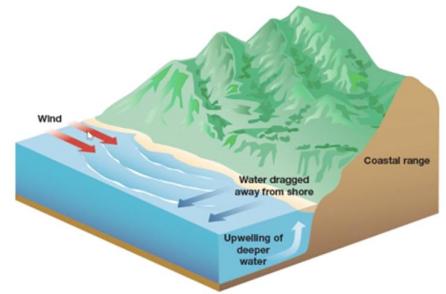
- 96% van het water in de oceaan: diepe oceaan, onder de fotische laag
  - o In deze lage geen fotosynthese mogelijk
  - o Dragen niet bij tot de productie
- Voedselweb wordt aangedreven door een regen van dood organisch materiaal vanuit de fotische zone  
→ Geconsumeerd door heterotrofen  
→ Vrijstelling anorganische nutriënten en CO<sub>2</sub> (als verbrandingsproducten)
- Meeste oceanen zijn enorm gestratificeerd
  - o → Grootste deel onder de thermokline ( $\pm 4^{\circ}\text{C}$ )
  - o → Trage bacteriële decompositie
  - o → Desalinettemin: bodems zeer arm aan organisch materiaal (geen opstapeling zoals bij terrestrische biomen)
    - → Mede door lage input
- Uitzonderlijke biologische productiviteit
  - o Wormen, schaaldieren, weekdieren en vissen
  - o Vele invertebraten zijn klein en hebben een trage metabolische snelheid → tot decades oud
- Warme kraters → oase van biologische diversiteit (waar de tectonische platen uit elkaar drijven, MOR)
  - o Totaal verschillende ecosystemen door hogere temperaturen
- H<sub>2</sub>S → chemo-autotrofe bacteriën → met de energie van nieuw organisch materiaal vormen uit CO<sub>2</sub>
  - o Door gebrek aan zuurstof
  - o In plaats van energie op te wekken uit licht, wekken zij energie op via chemische bindingen
- Vele van deze chemo-autotrofe bacteriën zijn symbionten van dieren
  - o Om voedselbeschikbaarheid veilig te stellen

### 2.3.2 SUBTROPISCHE GYRES

- 5 subtropische gyres
- Grote watermassa's die halfgeïsoleerd zijn en omringd worden door circulaire stromingen → Werveling door de Corioliskracht
  - o Wijzersin (richting van de werveling) voor de 2 in NH
  - o Tegenwijzersin voor de 3 in ZH
- Bedekken ongeveer 50% van de oceaanoppervlakte, of 35% van de aardoppervlakte
  - o Sargassozee (*Sargassum* wieren): zeer weinig uitwisseling met naburige oceanen
    - Hier komt de paling van bij ons, paren; want de eitjes kunnen zich verschuilen tussen de wieren
- Primaire productiviteit laagst van alle aquatische ecosystemen, en vergelijkbaar met dat in de meest droge woestijnen
  - Helderblauw water
  - Licht kan nergens zo ver doordringen
- Tekort aan nutriënten
  - o Even weinig N en P als in gedestilleerd water
  - o Lage productiviteit
- Meeste soorten zijn klein → aanpassing (hoge oppervlakte/volume)
  - o Om een groot contactoppervlak met de omgeving te hebben, om de opname van de geringe nutriënten te maximaliseren
- Kleine fytoplankton soorten → kleine zooplankton → iets grotere dieren → ...
  - o Lange voedselketens
    - aangezien bij elke stap verlies is
    - energiestroming naar toppredatoren is klein
    - lage visproductie
- Desondanks: hoogste diversiteit in plankton gedomineerde ecosystemen
  - o Mogelijk door beperkte verstoring
  - o Hele specifieke levensomstandigheden
  - o Organismen moeten heel inventief en creatief zijn om te kunnen overleven in deze omstandigheden
    - Bv. Blauwe vinvis: grootste dier ter wereld
      - Brengen wervelingen in de oceaan door enorme lichaam bij het duiken
      - Brengen nutriënten naar boven
      - Stimulatie voedselketen doordat er meer nutriënten zijn voor fytoplankton

### 2.3.3 OPWELLINGSZONES

- Nutriëntenrijk water uit de diepe oceanen beweegt langzaam opwaarts tot in de fotische zone
  - Zeer hoge primaire productie en fytoplankton biomassa
  - Beperkte lichtdoordringing
  - Door turbulentie blijven algen in de fotische zone (in suspensie)
  - Toch nog voldoende productie en dus licht
- Door sterke winden parallel aan de (west)kustlijn: Coriolis-effect
  - Water beweegt in een hoek van 90° op de overheersende wind
  - Opwelling
- De 5 opwellingszones produceren 25% van de visvangst, maar bedekken slechts 5% van het oceaanoppervlakte gaan bedekken
- Figuur: Aan westkust in het NH
  - Wind waait parallel aan de continenten
  - Wind gaat door mechanische wrijving het water in beweging zetten
  - Wanneer zij in beweging wordt gezet, zal zij een Corioliskracht ondergaan en in het NH, buigt ze af naar rechts
  - Oppervlaklaag vh water, zet de onderliggende laag ook in beweging (door wrijving)
  - Ook die krijgt een afbuiging naar rechts
  - De laag daaronder wordt ook weer in beweging gezet en afgebogen naar rechts enzovoort
  - Tot als we op een diepte komen, dat er een loodrechte (op de windrichting) waterstroming weg van de continenten zal voordoen
  - Als compensatie van de massabalans, zal vanuit de diepte water naar boven opwellen
- In tegenstelling met de gyres
  - Fytoplankton relatief groot
  - Zooplankton groot
  - Planktonetende vissen en walvissen
  - Relatief korte voedselketens
  - Efficiënte energie-overdracht
- Productiviteit is hoog, maar de diversiteit is laag
  - Heel veel organismen
  - Maar minder soorten



### 2.3.4 CONTINENTALE PLATEN

- Opwellingszones op plaatsen met een beperkte continentale plaat
  - Bv. Op 1 km van de kust van Californië diep oceaan water
  - Gemiddeld echter een 80 km, met een waterdiepte van < 150 m
- Hoge nutriënteninput kan leiden tot zeer hoge primaire productiviteit
- Waterkolom vaak gestratificeerd met een relatief beperkte fotische zone afhankelijk van de productiviteit
  - Bv. Bij de monding van rivieren
- Nutriënten kunnen van verschillende bronnen komen
  - Rivieren:
    - Mississipi: veel nutriënten vanuit landbouwgebieden (veel N & P)
    - Overstimulering van primaire productiviteit
    - Fytoplankton sterft in bodemwater in de zomer gedurende de stratificatie
    - Tekort aan zuurstof
    - "dead zone" van min 20000 km², waar geen dieren kunnen overleven
  - Diepe oceanen leveren ook nutriënten
    - Noordzee
    - Georges Banks: 30000 km² groot; 100 km van de kust; enkele meters diep  
→ Overbevissing
- Groot fytoplankton → korte voedselketens → efficiënte energie-overdracht
- Lage biodiversiteit

### 2.3.5 KUSTGEBONDEN MARIENE ECOSYSTEMEN

- Getijdengebied, ondergedompelde ondiepe kustzones, estuaria
- Kweekkamer voor vele soorten vis en invertebraten
- Kritische habitats voor veel soorten
  - o Zeeschildpadden, kustvogels, zeehonden
- Trekken miljoenen toeristen aan

#### A) GETIJDENGEBIED

- Eb/ vloed
  - o Verder van kust zelden meer dan 1 m
  - o Dichter bij kust tot 20 m (Bay of Fundy, Canada)
  - o Mediterrane zee, nauwelijks verschil
- Breedte afhankelijk van helling en getijden
- Algen en dieren sterk beïnvloed door
  - o Mechanische krachten
  - o Temperaturen
  - o Uitdroging
- Golfbrekers:
  - o Vormen ecosysteem op zich (rotskusten)
  - o Breken golven (tegen golfwerking)
- Als zandige gebieden en modderige getijdengebieden beschermd worden tegen de golfwerking → wetlands
  - o Gematigde gebieden: saltmarshes → *Spartina* (grassen)
    - Schorre- en slikkegebieden (modder en slijk)
  - o Tropen: swamps met mangroven

#### B) ONDERGEDOMPELDE ONDIEPE KUSTZONES

- Onder de eblijn
- Afhankelijk van de bodem
  - o Rotsen, zand, modder
- Licht meestal tot op de bodem
  - Vastgehecht primaire producenten zijn belangrijk
    - o *Macrocystis pyrifera*
    - o *a* (reuzenkelp): tot 50 m
    - o Tot hoogste primaire productiviteit
    - o Op andere plaatsen ander macro-algen (andere kelpen, rode en groene algen)
- Zee-otters gaan zich voeden met zeesterren in de kelpwouden
  - o Zeesterren zijn grazers
  - o Mensen gingen massaal zee otters vangen waardoor de zeesterren ongelimiteerd konden groeien en grazen
  - o Na paar jaar werd de bodem een woestijn; alle kelpen verdwenen
    - ⇒ Door 1 schakel weg te nemen uit een ecosysteem, kan een volledig ecosysteem worden verwoest !!
- Licht meestal tot op de bodem
  - Vastgehechte primaire producenten zijn belangrijk
  - o Op zandige bodems: zeegrasen
    - *Zostera marina* (gematigd)
    - *Thalassia testudinum* (tropen)
  - o Koraalrif
    - Zeer gevoelig voor globale klimaatveranderingen:
      - Hogere temperaturen → bleaching (verlies van algensymbionten)
        - Water warmt heel traag op en dus koralen leven met een hele kleine temperatuurgrens
        - Minste opwarming haalt de symbiose uit evenwicht
        - Samenwerking wordt verstoord
      - Verzuring door de stijgende atmosferisch CO<sub>2</sub> concentratie → carbonaat moeilijker uit te scheiden
        - Symbiose komt onder druk te staan

### C) ESTUARIA: MONDING VAN EEN RIVIER WAAR ZOETWATER IN ZOUTWATER TERECHT KOMT

- Zilte, meer omsloten wateren die water uitwisselen met meer open kustwateren
  - o Hoe verder stroomopwaarts in de rivier, hoe minder de kustcondities aanwezig
  - o Gradiënt
- Dikwijls bij de monding van een rivier
  - menging zoet en zout water
  - Brede waaiers aan condities
- Dens zout water stroomt via de bodem verder in het estuarium, terwijl minder dens zoetwater over het zoutwater stroomt
- De zoutgradiënt met de diepte zorgt voor een jaarrond sterke stratificatie, bovenop een eventueel temperatuurstratificatie
  - Op de bodem dikwijls lage concentratie lage concentraties of ontbreken van O<sub>2</sub>
- Ook polluenten worden meer tegengehouden
- Ontvangen vaak veel nutriënten (N & P) via rivieren en stedelijk rioolwater
  - Eutrofiëring (enorme algengroei)
- 2/3 gemaatigd tot zwaar gedegradeerd door nutriëntenvervuiling
  - o Indammen van rivieren
  - o Rioolwater

### Hoofdstuk 4: Individuen en populaties

#### I) DYNAMIEK BINNEN POPULATIES EN INTERSPECIFIKE COMPETITIE

##### 1 VERSPREIDING EN VOORKOMEN VAN ORGANISMEN

- Verspreiding en voorkomen soorten zijn niet gelijk verdeeld
- Reden:
  - o Controleren pest (invasieve soorten)
  - o Beschermen bedreigde soort
  - o Modelleer: voorspellen ifv scenario's
- Verschillende niveaus: klein naar groot
  - o Individu (basis van de natuurlijke selectie)
  - o Populatie (eenheid van evolutie)
  - o Gemeenschap

##### 1.1 POPULATIE

- **Populatie** = groep van individuen van 1 soort, op eenzelfde locatie en op zelfde moment in interactie met elkaar
- In praktijk
  - o Alle individuen die samen binnen bepaalde geografische grenzen met elkaar interageren
    - Bv. Meer, eiland
  - o Doelstelling en praktische grenzen
    - Bv. Alle bladluizen vs bladluizen op zomerlinde in stad Antwerpen
- Processen
  - o Geboorte (individuen bijkomen)
  - o Sterfte (individuen verdwijnen)
  - o Migratie
    - Immigratie (individuen bijkomen)
    - Emigratie (individuen verdwijnen)
- Hoe hierop inspelen om
  - o Populatie konijnen op de campus in te perken?
    - Ziektes invoeren, contraceptie in hun voedsel inbrengen, ...
  - o Populatie palingen in de Nete op te krikken?

##### 1.2 INDIVIDU

- **Individu** = Basiseenheid van populatie
- Unitaire organismen: vogels, insecten, vissen, zoogdieren, ...
  - o Structuur & ontwikkeling is vastgelegd & voorspelbaar
  - o In theorie: 1 zygote per embryo produceert 1 organisme

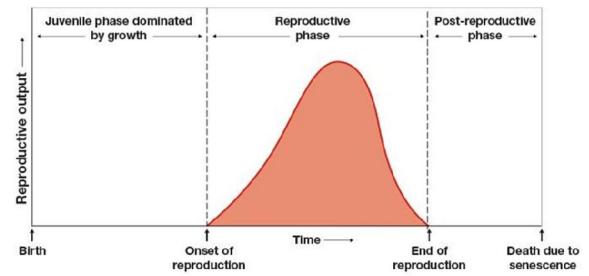
- Bij planten is het moeilijker om 1 individu te definiëren
  - o Bomen met meerdere stammen
  - o Planten met uitlopers
  - o Zwammen met meerdere vruchtlichamen
  - ⇒ Wat is hier het individu
  - ⇒ Modulaire organismen: bomen, struiken, kruidachtige, mossen, koralen, bacteriën, korstmossen, sponzen...
  - o 1 zygote/ embryo produceert 1 module, welke nieuwe modules maakt
  - o Groei door de herhaalde productie van modules
  - o Structuur & ontwikkeling niet vastgelegd en onvoorspelbaar, beïnvloed door omgeving
  - o Meeste zijn geworteld en dus niet mobiel
  - o Onderscheid maken tussen:
    - Genetische module: start van 1 zygote en sterft als alle componenten dood zijn  
(Bv. Bomen)
    - Module: start als multi-cellulaire uitgroei van een andere module en ontwikkelt los van de ontwikkeling van het genetisch individu  
(Bv. Takken)
- Unitaire of modulaire organismen meest voorkomend?
  - o Aantal soorten: unitaire organismen zijn veel beter vertegenwoordigd dan modulaire
  - o Biomassa: unitaire organismen zijn veel minder vertegenwoordigd dan modulaire

### 1.3 VAN INDIVIDU NAAR POPULATIE

- Abundantie van populatie
  - o Aantal individuen: tellen! → Aantal individuen, dichtheid (aantal/oppervlakte)
    - Maar, er zijn organismen die enorm moeilijk te tellen zijn
  - o Biomassa (bv. Bosbouw, viskwekerij)
  - o Schatten:
    - Representatief staal in arbitraire eenheid (bv. #bladluizen per blad → #bladeren/opp)
    - Capture – recapture methode:
      - Eerste vangsessie: M-individuen → markeren & dan terugzetten
      - Tweede vangsessie n individuen → waarvan R gemaakteerd & aandeel gemaakteerd = R/n
      - Totaal aantal individuen  $N = n/R \cdot M$
      - Randvoorwaarde 1; geen geboorte, geen sterfte, geen migratie
      - Randvoorwaarde 2; vangkans voor elk individu is gelijk
      - Randvoorwaarde 3; De gemaakte dieren moeten zich volledig terug mengen met de rest van de populatie
  - Het Grote Vogelweekend of Het Grote Mollenweekend
    - Burgers gaan tellen in hun tuin
    - Aantal verkeersongevallen, uitwerpselen...
- Spreiding: ruimtelijke verspreiding van individuen binnen een populatie
  - 1) Random:
    - Locatie van elk individu is onafhankelijk van andere
    - Zeldzaam
  - 2) Uniform:
    - Individuen op regelmatige afstanden van elkaar
    - Concurrentie: territoriumverdediging, beschaduwen (bij bomen)
  - 3) Geaggregeerd:
    - Individuen in groepjes of clusters (aggregaties)
    - Sociaal gedrag of voorkeur voor lokaal gunstigere omstandigheden
    - Grote afstanden tussen aggregaties met eigen dynamiek subpopulaties of metapopulaties (uitwisseling)
- Schaalgrootte van spreiding!
  - o Belangrijk bij bemonstering & betrouwbaarheid schatting van gemiddelde dichtheid
  - o Bv. Bladluizen die geaggregeerd (locaties waar ze meer of minder) voorkomen
    - Onderscheid: tussen bomen, tussen takken van 1 boom, tussen bladeren van 1 tak

## 2 LEVENSCYCLUS

- Gesimplificeerde & gegeneraliseerde levenscyclus van unitaire organismen
- Tussen geboorte en begin vd reproductie = juveniele fase (gedomineerd door de groei)
- Reproductieve fase
- Post-reproductieve fase (vrij ongewoon, maar wel bij de mens)
- 4 tijdsanduidingen op de figuur
  - o Geboorte
  - o Pre-reproductie
  - o Reproductie
  - o (Post-reproductie)
  - o Dood
- Meerdere generaties per jaar, 1 generatie per jaar tot meerdere jaren per levenscyclus
- Groei vs reproductie: beiden vragen energie (reproductie ten koste van groei)
  - o **Semelpaar** = 1 massale reproductie, zonder reserves voor overleving  
→ Zij sterven na reproductie
  - o **Iteropaar** = meerdere voortplantingen met reserves voor overleving

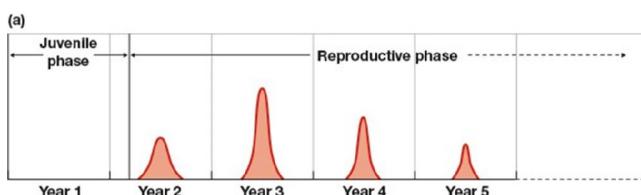


### 2.1 LEVENSCYCLUS: ÉÉN JAAR

- Iteropaar:
  - o Bruine sprinkhaan
    - Komt uit het ei in het voorjaar
    - Doorgaat 4 juveniele stadia als nymph
    - Wordt adult in de zomer (& legt ondertussen eieren)
    - Sterft in het najaar
  - o Kleine kruiskruid
    - Blijft groeien en bloeien doorheen het groeiseizoen en produceert daarbij ook zaden
    - Sterft bij de eerste vorst in de winter
- Semelpaar:
  - o Plotse en zeer massale bloei en zaadzetting gevolgd door dood
  - o Veel eenjarige planten, vooral kruidachtige en gewassen
  - o Meeste hebben een dormante periode als zaad, spore, cyst of ei
    - Levensvatbaar voor vele jaren
    - Ontsnappen aan ongunstige omstandigheden (seizoенale of langere termijn)
    - Kiemen na verstoring of in gunstige omstandigheden
    - Zaadbank samenstelling kan verschillen van vegetatie

### 2.2 LEVENSCYCLUS: MEERDERE JAREN

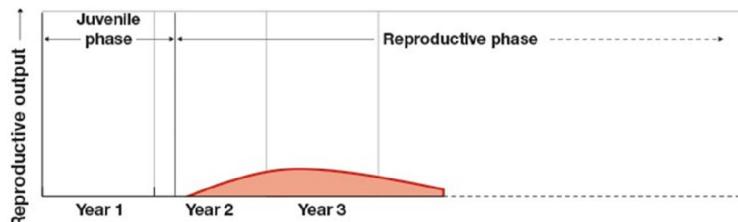
#### 2.2.1 ITEROPAAR MET SEIZOENALE VOORTPLANTING



- Meerdere perioden van voortplanting, met afname senescentie
- Jaarlijks, trigger door fotoperiode (lichtfase in dagelijks licht – donker-cyclus):
  - Uitkomen/ geboorte/ rijpen in gunstige omstandigheden (bv. Voedsel, predatie, T°)
- Regio's met duidelijke seizoenaliteit
- Generaties overlappen
  - o Verschillende leeftijden komen voor in eenzelfde populatie
- Populatie overleeft door overlevende adulthen en nieuwe adulthen

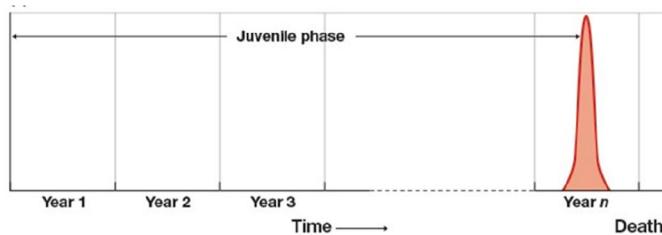
- Bv. Amerikaanse boslijster
  - o Onderstel 316 adulten in de populatie
  - o Hiervan overleeft 45% die zullen overgaan naar het volgende jaar (generatie)
  - o 140 adulten blijven dus over die zullen 1000 eieren leggen
  - o Slechts 67% van de eieren overleven en geven aanleiding tot jongen die 1 maand oud zijn
  - o In totaal 670 jongen
  - o Hiervan zal 61% overleven
  - o Na 4 maanden overleven 462 jongen
  - o Waarvan 33% zal overleven en uiteindelijk in de adulte fase terechtkomen:
  - o 291 adulten in totaal: degene van de vorige jaren + de nieuwe generatie

### 2.2.2 ITEROPAAR MET CONTINUE VOORTPLANTING



- Continue bloei/ zaadzetting of voortplanting, met afname door senescentie
- In equatoriale regio's met weinig variatie in T°, neerslag en fotoperiode
- Ook in regio's met seizoenale klimaten maar stabiele omgevingen gecreëerd door mens (bv. Kakkerlakken)

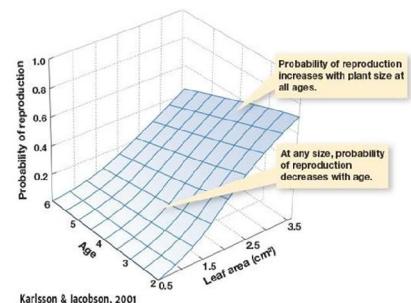
### 2.2.3 SEMELPAAR



- Lange niet-productieve (juvenile) fase, gevolgd door dodelijke massale voortplanting
- Ze leven wel meerdere jaren
- Bv. Pacifische zalm, bamboe
  - o Zalm leven hun eerste jaar in zoet water en migreert dan naar de zee
    - Reist voor duizenden kilometers
    - Keert terug naar zoet water wanneer ze volledig volwassen zijn om te paaien
    - Sterven dan
  - o Bamboe kan honderden jaren duren voor die bloeit, maar eens ze bloeit, bloeit de ganse populatie massaal en sterft dan af

### 2.3 LEEFTIJD VS GROOTTE

- Leeftijd is soms een slechte voorspeller van bloei/ voortplanting of groei  
⇒ Grootte is beter
- Voornamelijk relevant bij modulaire organismen
- Het kan zijn dat een organisme heel klein is maar toch al volwassen is:
  - o Doordat hij klein moet zijn vanwege predatie
  - o Of omdat hij leeft in hele extreme gebieden
- Bv. Figuur
  - o De kans op reproductie wordt groter naarmate het bladoppervlak van de plant groter wordt
    - Dit gebeurt onafhankelijk van de leeftijd
  - o Als we kijken naar leeftijd, in het geval van grote planten: de kans op reproductie toeneemt naarmate de planten jonger zijn
    - Maar als de planten klein zijn, is er helemaal geen effect van leeftijd



### 3 POPULATIEDYNAMIEK

$$N_{t+1} = N_t + G - S + I - E$$

$N_t$ =aantal individuen op tijdstip t  
 G: aantal geboortes S: aantal sterftes  
 I: aantal immigranten E: aantal emigranten

in grote populaties:  $E = I \rightarrow N_{t+1} = N_t + G - S$

$$\rightarrow \text{relatieve populatieverandering: } N_{t+1}/N_t = 1 + \frac{G}{N_t} - \frac{S}{N_t}$$

**geboortecijfer**    **sterftecijfer**

- In grotere populaties mogen we aannemen dat het aantal immigranten gelijk is aan het aantal emigranten  
 $\rightarrow$  Reductie formule
- Relatieve populatieverandering = verandering van de populatie doorheen de tijd
- **Sterftecijfer** of mortaliteit:  $q = S/N_t$ 
  - o Aandeel individuen dat sterft binnen een bepaalde periode van een gegeven populatie
  - o Kans op sterfte kan verschillen tussen leeftijdsgroepen
- **Geboortecijfer** of fecunditeit:  $b = G/N_t$ 
  - o Aandeel nakomelingen dat geboren wordt binnen een bepaalde periode van een gegeven populatie
  - o Meestal uitgedrukt per vrouwelijk individu
  - o Fecunditeit tussen leeftijdsgroepen
- Hoe bepalen/ voorstellen?

#### 1. Cohorte levenstabellen

- Opvolgen van lot van individuen in cohorten (zelfde tijdstip geboren)
- X-as: tijdstippen
- Y-as: leeftijd
- **Cohort** = alle individuen die binnen eenzelfde periode geboren worden (meestal 1 jaar)
- Cohort gaan opvolgen en zien hoe ze zich doorheen de verschillende levensfasen ontwikkelen

- Bv. Cohorte levenstabel van een éénjarige plant

Overleving:

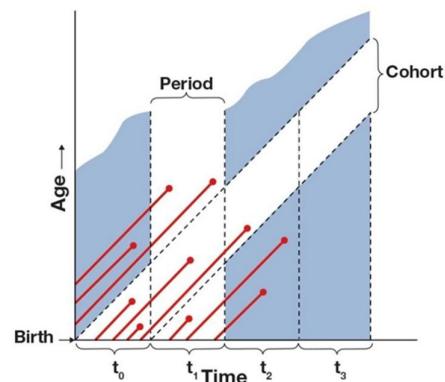
vb. éénjarige plant

# individuen in leven aan begin van stadium/interval x ( $a_x$ )

**overleving**

prop. van originele cohorte in leven aan begin van stadium/interval x ( $I_x$ )

| Stage (x)          | Number alive at the start of each age class $a_x$ | Proportion of original cohort surviving to the start of each age class $I_x$ | Number of female young produced by each age class $F_x$        | Number of female young produced per surviving individual in each age class $m_x$ | Number of female young produced per original individual in each age class $I_x m_x$ |
|--------------------|---|--|--|--|---|
| Inland subspecies: |   |  |  |  |   |
| Seed (0)           | 746   | 1.00   | 0  | 0  | 0   |
| Emergence (1)      | 254   | 0.34   | 0  | 0  | 0   |
| Flowering (2)      | 66  | 0.09   | 28,552   | 432.61   | 38.29   |
|                    | = ruwe velddata                                   | = gestandaardiseerd  | $I_0=1.00$<br>$I_1=254/746=0.34=34\%$<br>$I_2=66/746=0.09=9\%$ |  |   |



## Reproductie:

→ cohorte levenstabellen  
vb. éénjarige plant

**geboorte of reproductie**

stadium of leeftijdsinterval (x)

| Stage (x)          | Number alive at the start of each age class $a_x$ | Proportion of original cohort surviving to the start of each age class $I_x$ | Number of female young produced by each age class $F_x$ | Number of female young produced per surviving individual in each age class $m_x$ | Number of female young produced per original individual in each age class $I_x m_x$ |
|--------------------|---|--|---|--|---|
| Inland subspecies: |   |  |   |  |   |
| Seed (0)           | 746   | 1.00   | 0   | 0  | 0   |
| Emergence (1)      | 254   | 0.34   | 0   | 0  | 0   |
| Flowering (2)      | 66  | 0.09   | 28,552  | 432.61   | 38.29   |
|                    |   |  | = ruwe velddata   | = gestandaardiseerd  | $m_2 = 28552/66 = 432.6$  |

## Reproductie + overleving:

vb. éénjarige plant

afhankelijk van overleving ( $I_x$ ) en geboorte of reproductie van de overlevers ( $m_x$ )

stadium of leeftijdsinterval (x)

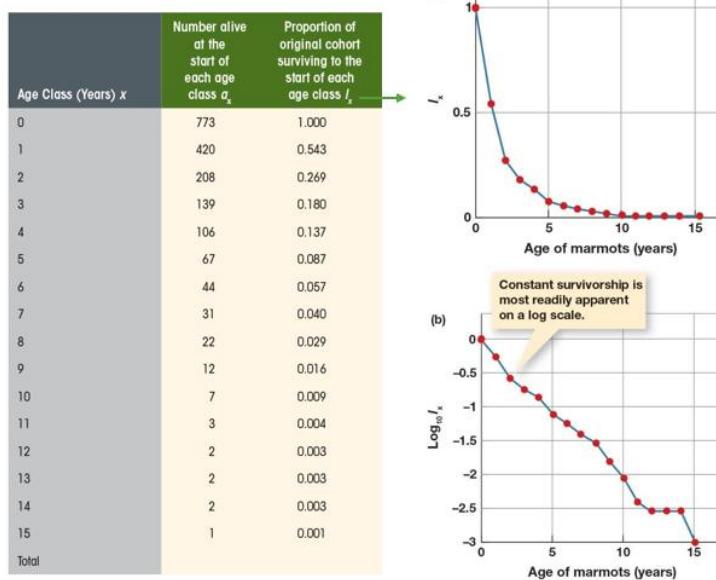
| Stage (x)          | Number alive at the start of each age class $a_x$ | Proportion of original cohort surviving to the start of each age class $I_x$ | Number of female young produced by each age class $F_x$ | Number of female young produced per surviving individual in each age class $m_x$ | Number of female young produced per original individual in each age class $I_x m_x$ |
|--------------------|---|--|---|--|---|
| Inland subspecies: |   |  |   |  |   |
| Seed (0)           | 746   | 1.00   | 0   | 0  | 0   |
| Emergence (1)      | 254   | 0.34   | 0   | 0  | 0   |
| Flowering (2)      | 66  | 0.09   | 28,552  | 432.61   | 38.29   |
|                    |   |  |   |  | $I_2 m_2 = 432.6 * 0.09 = 38$   |

Conclusie: elk zaadje geeft aanleiding tot 38 nieuwe zaadjes

## - Bv. Marmot: overlevingscurves

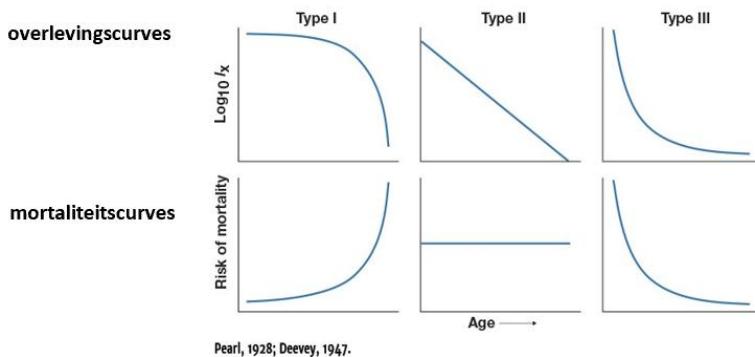
vb. marmot

## overlevingscurves



- Organismen hebben een constante afname in overlevingskansen

- Overlevingscurves en overeenkomstige mortaliteitscurves



Pearl, 1928; Deevey, 1947.

- Type I: sterfte neemt toe op hogere leeftijd, geconcentreerd aan maximale leeftijd
    - Overleving op het begin is vrij constant en hoog, maar daarna forse daling
    - Bv. Bij de mens en bij veel dieren
  - Type II: constante mortaliteit
    - Overleving daalt stelselmatig
    - Bv. Zaden in zaadbank
  - Type III: hoge sterfte op jonge leeftijd, maar ongeveer constant eens een kritische leeftijd/ grootte is bereikt
    - Bv. Bij planten die veel zaden produceren, bij invertebraten en vissen die veel eieren produceren waarbij er weinig overleven
2. Statische levenstabellen
- Gebaseerd op aantal individuen per leeftijdsklasse op eenzelfde moment: leeftijdsstructuur
  - Bv. In populatie treffen we 300 pasgeborenen, 100 1-jarigen en 60 2-jarigen
  - Gemakkelijker igv overlappende generaties & langere levensduur
  - Interpretatie zoals coherente cohorttabellen maar veronderstelt wel een stabiele populatie

## 4 DISPERSIE EN MIGRATIE

- Meeste soorten zijn mobiel in 1 of meerdere stadia van hun leven
- Dieren ifv voedsel en veiligheid
  - Bladluizen zijn mobiel binnen enkele centimeters
  - Monarchvlinders leggen jaarlijks duizenden kilometers af
- Planten: zaden/ modulen verplaatst met wind, water, dieren en grond
- Heeft effect op abundantie & ruimtelijke spreiding

### 4.1 DISPERSIE

- **Dispersie** = proces waarbij individuen zich van elkaar verwijderen
- Vb. Zaden gaan weg van de moederplant of jonge wolf gaat op zoek naar eigen territorium
- Actief of passief
- Planten:
  - Autochorie: plant staat zelf in voor de verspreiding van zaden
    - Barochorie: plant maakt gebruik van zwaartekracht (bv. Appels en noten)
    - Ballochorie: zaden worden met kracht weggeblazen in de ruimte
  - Allochorie: plant valt terug op andere vectoren (water, wind, andere organismen)
    - Anemochorie: plant maakt gebruik van wind voor spreiding
      - Zaden zijn zeer klein, of hebben vleugels
    - Hydrochorie: plant maakt gebruik van water voor spreiding
      - Zaden hebben een hele grote draagkracht
    - Zoochorie: plant maakt gebruik van dieren voor verspreiding
      - Endozoochorie: zaden worden opgegeten en passeren doorheen het maagdarmstelsel van het dier
      - Epizoochorie: zaden worden verspreid aan de buitenkant van de dieren (kleven op de pels van het dier)
      - Antropochorie: zaden worden verspreid door de mensen (aan onze schoenen, onze auto's etc.)

- Grote rol in abundantie van populaties (vn. Koloniseren van een nieuw habitat)
- Bv. Dispersie maïswortelboorder
  - o Origineel eerste uitbraak in jaren '40 in Nebraska
  - o In begin jaren '90 verschijnt in Zuid-Oost-Europa en is daar stelselmatig begonnen uitbreiden
  - o In 2007 volledig Europa ingenomen
- Bv. Boom- & struiksoorten in heide
  - o Toename bedekking struiken in heidegebieden (en heel soms afname)
  - o Dit komt door de dispersie van zaden van gewassen van naburige gebieden
- Grootste drijvende kracht achter dispersie: dichtheid
  - o Positieve relatie: als densiteit van een populatie toeneemt, zal de dispersiegraad toenemen
    - Meer intense competitie voor voedselbronnen
    - Directe interferentie tussen individuen
    - Bv. Territoriale dieren (vos, lynx, wolf)
  - o Negatieve relatie: als densiteit van een populatie toeneemt, zal de dispersiegraad afnemen
    - Beperken van intreet & daarmee samenhangend lagere fitness vh nageslacht
    - Voordeel uit samenwerking > nadeel door competitie
      - Bv. Sociale dieren (stokstaartjes, woelmanzen, zwarte wouw)
- Grote rol in samenstelling van populaties
  - o Vaker door jonge individuen en in specifieke levensstadia
  - o Meeste zoogdieren: dispersie vaker door mannelijke individuen
    - Bv. Competitie voor partners door mannelijke individuen vs competitie voor voedsel voor vrouwelijke
  - o Sommige zoogdieren (vn. Primaten) en vogels: vaker door vrouwelijke individuen
    - Bv. Voorkomen van intreet bij polygynie (1 mannetje en meerdere vrouwtjes) soorten waarbij mannen langer leven dan vrouwen bij eerste dracht (door herkenning familieleden)
    - Bv. Afrikaanse wilde hond, chimpansee, tweestrepige vleermuis
- Belang:
  - o Genetische uitwisseling & behoud van fitness
  - o Reductie van intra/ interspecifieke competitie
  - o Kolonisatie & introductie

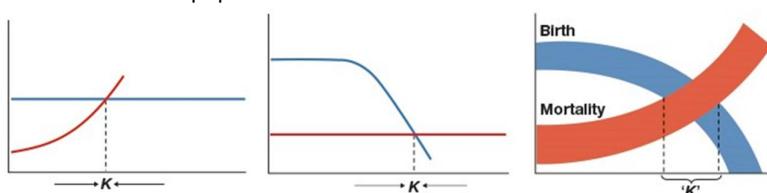
#### 4.2 MIGRATIE

- **Migratie** = massale directionele beweging van grote aantallen van een soort van 1 locatie naar een andere
- Seizoonaal: meerdere jaren – jaarlijks – diurnaal (meerdere keren per dag)
  - o Bv. Sprinkhaanzwermen hebben grote delen van Afrika door gezworven
  - o Bv. Bultruggen: zomerverblijven (om zich te voeden) & winterverblijven (om zich voort te planten)
  - o Bv. Getijdenmigratie; Pacifische zandkraak, plankton, pladijs: migreren 2 keer per dag
    - Hoogtij: voeden
    - Laagtij
- Meestal van regio waar voedsel afneemt naar regio waar voedsel abundant is (voor zichzelf of de nakomelingen), soms enkel tijdelijk

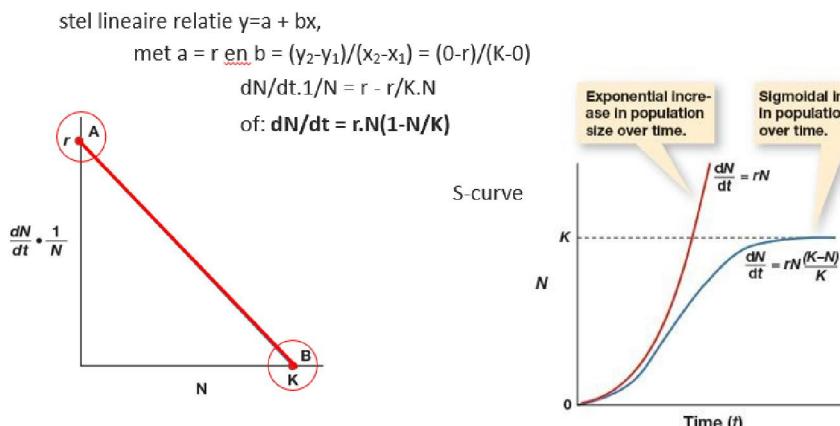
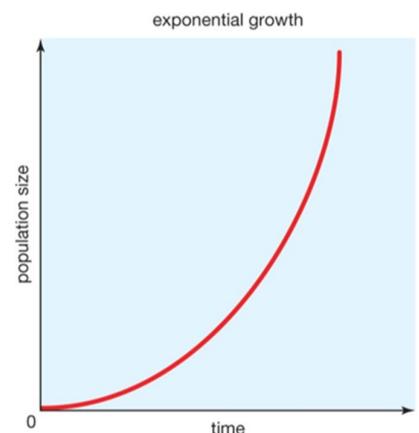
#### 5 IMPACT VAN INTRASPECIFIKE COMPETITIE

- Competitie tussen individuen van zelfde soort
  - o Indirect: via gezamenlijke hulpbronnen → exploitatie (bv. Algen)
  - o Direct: vechten over hulpbronnen → interferentie (bv. Aasgieren)
- Gestuurd door beschikbaarheid hulpbronnen
- Effect op geboorte, sterfte & migratie/ dispersie
  - o Beperkte hulpbronnen → groeien trager, sterven, later & minder nakomelingen, zich van elkaar verwijderen of migratie naar meer hulpbronnen
- Intensiteit van competitie voor hulpbronnen hangt samen met de densiteit van de populatie
- Figuur:
  - o Bij toenemende densiteit:
    - Geboortecijfer zal afnemen
    - Sterftecijfer zal toenemen
    - Op punt K: geboorte = sterfte; op dit moment is de populatie stabiel en zal de densiteit niet meer veranderen

- Draagkracht (punt K) = het aantal individuen dat maximaal aanwezig kan zijn in het milieu waarin de populatie zich bevindt
  - Densiteit < K: populatie groeit
  - Densiteit > K: populatie neemt af



- Variatie in sterfte en geboorte door natuurlijk variabiliteit in populaties  
→ K = niet 1 onveranderlijke densiteit, maar variatie aan K's
- Intraspecifieke competitie houdt densiteit binnen bepaalde grenzen en reguleert dus de grootte van populaties
- Seizoенale variabiliteit: ifv levenscycli
  - Vb. met b>q (lente) en q>b (hoge jongen sterfte)
- Populatiegroecurves:
  - Lage densiteit snelle groei mogelijk: exponentiële groei
  - Stel populatie met N individuen op tijdstip t
    - $dN/dt$ : toename in populatie per tijdseenheid
    - $dN/dt * 1/N$ : gemiddelde toename n populatie per individu  
= constante r: intrinsieke natuurlijke groeisnelheid
    - netto-groeisnelheid van een ganse populatie:  $dN/dt = rN$
  - pas bij hogere densiteit: intraspecifieke competitie: logistische groei
  - stel  $N \approx 0$ :  $dN/dt * 1/N$ : gemiddelde toenema populatie per individu  
= r: interspecifieke natuurlijke groeisnelheid
  - stel  $N = K$ :  $dN/dt * 1/N$ : gemiddelde toenem in een populatie per individu = 0



- S-curve:
  - Rode lijn: exponentiële groei in veronderstelling dat er geen intraspecifieke competitie aanwezig is  
→ Populatie blijft maar groeien
  - Blauwe lijn: logistische groecurve: densiteit neemt toe tot de draagkracht bereikt wordt
- Netto-recruiteringscurves: aantal geboortes – aantal sterfte
  - Netto toename geboorte in het begin is klein (door het beperkt aantal individuen in het begin)
  - Geboorte neemt toe tot de draagkracht bereikt is
  - Geboorte neemt weer af wanneer de draagkracht is overschreden
  - Geboorte is maximaal bij gemiddelde densiteit
  - Geboorte is minimaal bij een beperkt aantal individuen en wanneer de draagkracht overschreden wordt (bij hele hoge densiteit)

## 6 PATRONEN IN LEVENSGESCHIEDENIS

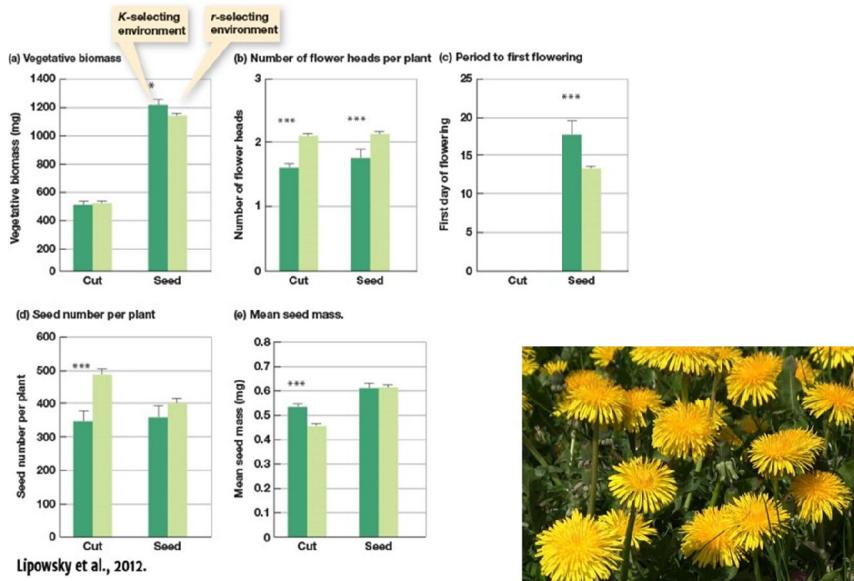
- Types organismen linken aan types habitat door patronen in levensgeschiedenis
- Beperkte hoeveelheid E en andere hulpbronnen voor groei & productie
- Kosten voor productie en groei → trade-off
  - o Bv. Smalle groeiringen in mastjaren
    - Negatieve relatie tussen variatie in meteorologie en hoeveelheid zaden die worden geproduceerd per m<sup>2</sup>
    - Hoe meer zaden de boom produceert per m<sup>2</sup>, hoe lagere zijn groei zal zijn in dat jaar
  - o Bv. Overleving van rode eekhoorn na productie
    - Als de vrouwtjes een succesvol nest hebben geproduceerd in het vorige seizoen, dan is hun overleving lager
    - Dit treedt op bij zowel jonge als oude dieren, maar niet bij vrouwtjes van middelbare leeftijd
- Ecologisch concept: onderscheid maken tussen r-soorten en K-soorten

### 6.1 OPPORTUNISTEN OF R-SOORTEN

- Reproductie vroeg in het leven, snelle vermenigvuldiging, zonder investering in groei en overleving (kortlevens, kleine massa)
- Produceren veel en kleine nakomelingen met lage overlevingskans, weinig/ geen zorg voor hun nakomelingen
- Grootste deel van hun leven in bijna-exponentiële r-gedomineerde fase van populatiegroei
- Habitats die deze soorten bevorderen: r-geselecteerde habitats
  - o Kortlevende omgeving: typisch voor aquatische soorten in tijdelijke poeltjes (en dus vrij snel uitdrogen)
  - o Snelle kolonisatie van nieuwe habitats en nieuwe hulpbronnen, gevolgd door explosieve groei: typisch voor terrestrische organismen die verstoord land innemen (bv. Onkruiden) na kaalkap
- Vb. bacteriën, diatomeën, insecten, vissen, grassen, knaagdieren

### 6.2 K-SOORTEN

- Vormen vaak dense populaties waarbij alle individuen winnen die sneller gegroeid zijn of groter zijn of energie hebben gestoken in agressie of een ander competitievoordeel ipv geïnvesteerd te hebben in nakomelingen (langlevend, grote massa)
- Produceren weinig maar grote nakomelingen met grote overlevingskans, broedzorg
- Grootste deel van hun leven in K-gedomineerde fase van populatiegroei, dicht tegen de grens van draagkracht
- Habitats met vaak intense competitie voor hulpbronnen, K-selecterende habitats
- Bv. Mens, walvis, arend, olifant, stern
- Bv. Experiment met paardenbloem: 2 verschillende manieren gegroeid (over periode van 5 jaar)
  - o Dense omgeving met meerdere soorten: multi-soorten gemeenschap
    - K-selecterende habitat
  - o In omgeving waar ze regelmatig (vroeg op het jaar) werden uitgedund
    - r-selecterende habitat
  - o Achteraf alle bloemen verder laten groeien in een 'common garden', waar dus alle eigenschappen identiek zijn



- R-geselecteerde soorten;
  - Waren uiteindelijk kleiner
  - Investeerden meer in reproductie (meer bloemenkoppen)
  - Produceerden meer (kleinere) zaden
- K-geselecteerde soorten; tegengesteld
- Maar r-K-schema kan niet alles verklaren
  - Bv. Guppy soort onder hoge en lage predatie:
    - Habitat met hoge predatiedruk (vn. Tegenover juvenielen): juvenielen werden heel snel volwassen, gingen vrij snel reproduceren (terwijl ze nog vrij klein waren)
      - Voor nakomelingen zorgen vooraleer ze worden opgegeten
      - Meer energie in reproductie & reproduceerden ook vaker
    - Hoge predatiedruk leidt tot een beperktere densiteit van de populatie waardoor er meer beschikbare hulpbronnen zijn
  - Veel soorten hebben eigenschappen van beiden
    - Bv. Bomen, zeeschildpadden

## II) INTERSPECIEKE COMPETITIE

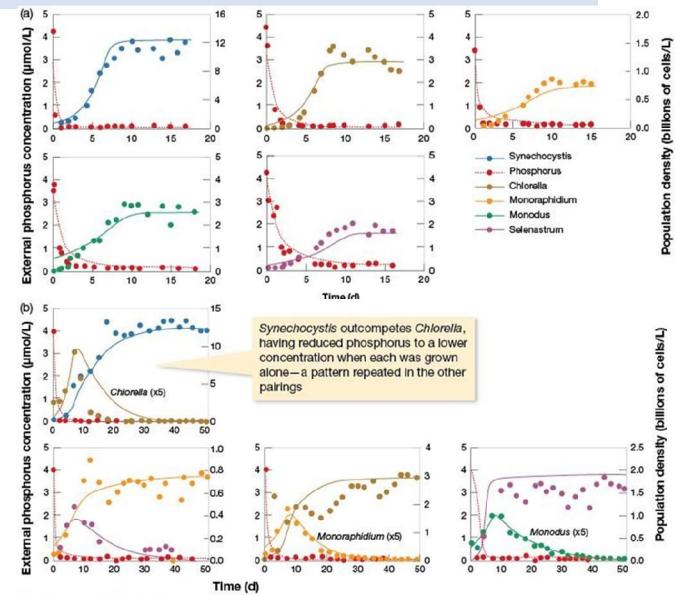
### 1 INTERSPECIEKE COMPETITIE

- Individuen van een soort ondervinden een afname in fecunditeit, overleving of groei als gevolg van exploitatie (hulpbronnen: licht, water beschutting, voedsel...) of interferentie met individuen van een andere soort
- Individuele competitie-effecten beïnvloeden:
  - Populatiedynamiek en verspreiding van de concurrerende soorten
  - Die beïnvloeden samenstelling van de gemeenschappen waarin ze voorkomen (= ecologisch effect)
  - Evolutie van deze soort, welke ook dus ook de verspreiding en dynamiek van die soort beïnvloeden (= evolutionair effect)

#### 1.1 ECOLOGISCHE EFFECTEN

##### 1.1.1 BASISPRINCIPES

- Voorbeeld: 5 fytoplanktonsoorten vereisen P voor de groei
  - Alle soorten alleen
    - Linkse Y-as: concentratie aan fosfor
    - Rechtse Y-as: populatie densiteit
    - X-as: tijd
    - Bij de start is de fosfor concentratie heel hoog en daalt zeer sterk tot ze constant plateau bereikt
    - Densiteit evolueert zoals S-curve: toename tot draagkracht is bereikt
  - Soorten 2 per 2 samen zetten
    - 1 soort zal de andere soort volledig wegconcurreren
    - De soort die bij a) de fosforconcentratie het laagst kon laten zakken, gaat het overleven
- Voorbeeld: 2 forelachtigen
  - Komen samen voor in rivieren, maar de ene kan meer stroomopwaarts voor dan de andere
  - Ze vertonen een intermediaire overlap
  - Als 1 soort ontbreekt dan zal de andere soort een veel grotere zone innemen, dan wanneer ze allebei aanwezig waren
  - Effect van T op agressie, foerageren & groei via labotesten bij  $T_{low}=6^{\circ}C$  en  $T_{high}=12^{\circ}C$
  - Soorten alleen
    - Hoge T° leidt tot meer agressie en meer foerageren, maar geen hogere groei



- Soorten samen
  - Hoge T° werd de ene minder agressief en foerageerde minder
    - Groeisnelheid van die daalt
    - Groeisnelheid van de andere neemt toe
    - Soorten concurreren elkaar niet volledig weg
- Basisprincipes ecologische effecten
  - Interspecifieke competitie zorgt voor het uitsluiten van een soort op locaties waar de soort perfect had kunnen voorkomen zonder competitie
  - Effect op ruimtelijke schaal (op grote schaal)
  - Vertalen naar niche-theorie: omstandigheden en hulpbronnen vormen de fundamentele niche van 2 soorten, maar 1 soort heeft geen gerealiseerde niche in het geval van aanwezigheid van de andere
    - **Fundamentele niche:** combinatie van omstandigheden en hulpbronnen die een soort toelaat te bestaan, groeien en reproduceren, in isolatie van elke andere soort
    - **Gerealiseerde niche:** combinatie van omstandigheden en hulpbronnen die een soort toelaat te bestaan, groeien en reproduceren in de aanwezigheid van andere soorten die hun voorbestaan kunnen tegengaan (door competitie of predatie)
- Resultaat van competitie: **competitieve-exclusie-principe**
  - Co-existentie van competitieve soorten in een stabiele omgeving door nichedifferentie (bv. Vissen)
  - Lokale competitieve uitsluiting/ extinctie van 1 of 2 soorten door competitieve exclusie als geen differentiatie optreedt (bv. Fytoplankton)
  - Bv. Experimenten van Gauss met pantoffeldiertjes
    - Caudatum en Aurelia samen zetten: Caudatum wordt weggeconcurreerd door Aurelia, omdat Aurelia zijn voedselbronnen efficiënter weet te gebruiken
    - Caudatum en bursaria samen zetten: beide soorten kunnen wel naast elkaar overleven: niche differentiatie
      - In de tube van boven is er een hogere zuurstofconcentratie en daardoor ook een hogere bacterie-intensiteit: caudatum domineerde daar, omdat het zich beter kon voeden met bacteriën
      - Onderaan in de tube ontstonden lage zuurstofconcentraties: stimuleert de groei van gist en daarop kan bursaria zich beter voeden
      - Negatief effect van de competitie: veel lagere densiteit dan moesten ze alleen voorkomen
- Opgepast!!!!
  - Nichedifferentiatie impliceert niet dat 2 soorten concurrenten zijn in co-existentie!
    - Elke soort heeft zijn specifieke niche
    - Vroeger competitie tussen voorouders tgv nu, maar toch via evolutie nog invloed op niche, gedrag of morfologie
  - Stabiele omgeving
    - Omstandigheden en beschikbaarheid van hulpbronnen = constante  
<-> werkelijke wereld het heterogeen in tijd en ruimte

### 1.1.2 LOTKA-VOLTERRA

- Model voor interspecifieke competitie
  - Logistische vergelijking voor populatiegroei:  $dN/dt = r * N(K-N)/K$ 
    - $dN/dt$  = netto groeisnelheid van ganse populatie
    - $r$  = gemiddelde groeisnelheid in populatie per individu = intrinsieke natuurlijke groeisnelheid
    - $K$  = draagkracht → intraspecifieke competitie
  - $(K - N)/K$  vervangen door term die rekening houdt met intra- & interspecifieke comp.
  - Stel 2 soorten: soort 1 met  $N_1$ ,  $K_1$  en  $r_1$  & soort 2 met  $N_2$ ,  $K_2$  en  $r_2$
  - $N_2$  &  $N_1$  optellen: dan hebben beide soorten hetzelfde competitieve effect → niet realistisch
  - Competitie-coëfficiënt  $\alpha$ 
    - Ratio van competitieve effect binnen de soort tov competitieve effect van een andere soort
      - Vb.  $\alpha_{12}$ : competitie-coëfficiënt van soort 1 en soort 2 op soort 1
    - $<1$ : individuen van soort 2 hebben een kleiner effect op soort 1 dan individuen van soort 1 zelf
    - $>1$ : individuen van soort 2 hebben een groter effect op soort 1 dan individuen van soort 1 zelf
      - Vb.  $1/10$ : individuen van soort 2 hebben een even groot competitie-effect op soort 1 als 1 individu van soort 1
- $dN_1/dt = r_1 N_1 [K_1 - (N_1 + \alpha_{12}N_2)]/K_1$
- $dN_2/dt = r_2 N_2 [K_2 - (N_2 + \alpha_{21}N_1)]/K_2$

- Wanneer gaat een soort nu toenemen of afnemen?

Regio's tov nul-isoclien: geen verandering in N

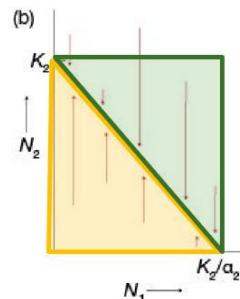
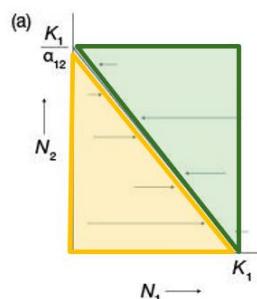
regio's relatief t.o.v. **nul-isoclien**: geen verandering in N

$$\blacksquare dN_1/dt = r_1 N_1 [K_1 - (N_1 + \alpha_{12}N_2)]/K_1 = 0 \rightarrow N_1 = K_1 \alpha_{12} N_2 \text{ (a)}$$

$$\blacksquare dN_2/dt = r_2 N_2 [K_2 - (N_2 + \alpha_{21}N_1)]/K_2 = 0 \rightarrow N_2 = K_2 \alpha_{21} N_1 \text{ (b)}$$

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12}N_2 \\ \text{of } N_2 = (K_1 - N_1)/\alpha_{12}$$

intercept:  $K_1/\alpha_{12}$   
helling:  $-1/\alpha_{12}$   
snijpunt x-as:  $K_1$



$$N_2 = K_2 - \alpha_{21} N_1$$

intercept:  $K_2$   
helling:  $-\alpha_{21}$   
snijpunt x-as:  $K_2/\alpha_{21}$

- positie tov isocliene:

**onder & links van isocliene**: abundancies van soort 1 (a, langs x-as) & soort 2 (b, langs y-as) nemen toe

**boven en rechts van isocliene**: abundancies van soort 1 en soort 2 nemen af(rechts naar links, boven naar onder)

4 mogelijke onderlinge posities van  $N_1$  &  $N_2$  isoclienies bepalen de uitkomst

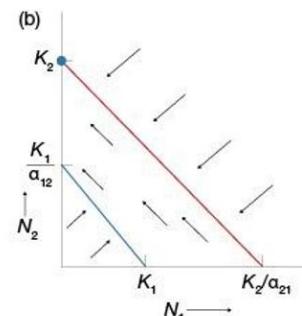
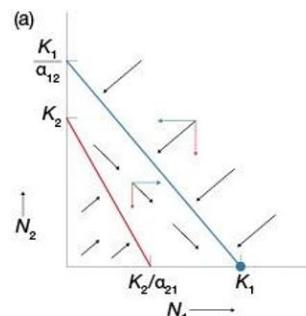
a)  $K_1/\alpha_{12} > K_2$  &  $K_1 > K_2/\alpha_{21}$

of

$$K_1 > K_2 \alpha_{12} \text{ & } K_1 \alpha_{21} > K_2$$

soort 1: sterke interspec. comp.

soort 2: zwakke interspec. comp.



b)  $K_1/\alpha_{12} < K_2$  &  $K_1 < K_2/\alpha_{21}$

of

$$K_1 < K_2 \alpha_{12} \text{ & } K_1 \alpha_{21} < K_2$$

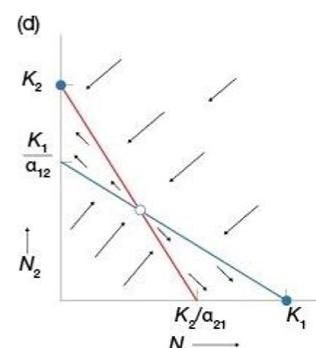
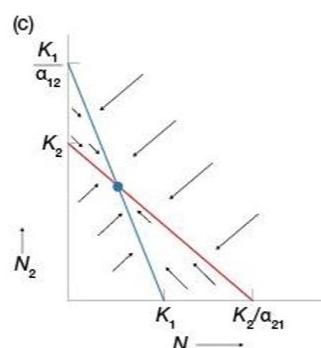
soort 1: zwakke interspec. comp.

soort 2: sterke interspec. comp.

### a & b: competitieve exclusie

c)  $K_1 > K_2 \alpha_{12}$  &  $K_2 > K_1 \alpha_{21}$

inter < intra  
stabiele co-existentie



d)  $K_2 \alpha_{12} > K_1$  &  $K_1 \alpha_{21} > K_2$

inter > intra  
extinctie van één soort  
(2 mogelijke uitkomsten)

- d) soorten zijn agressiever tegenover andere soorten dan hun eigen soort

### 1.1.3 OMGEVINGSHETEROGENITEIT

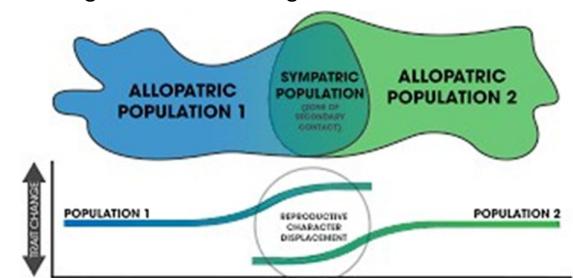
- Ruimte: 'vlekken' van gunstige en ongunstige habitats
- Tijd: tijdelijke habitats
  - o Bv. Tijdelijke wetlands
- Voorkomen vaak nog onvoorspelbaar
- Gevolg: CE-principe kan niet voorspellen welke soorten domineren of samenleven
  - Verklaart samen voorkomen van superieure en inferieure competitors
- Trade-off van competitie met kolonisatie
  - o Vb. berk en beuk
    - Berk = zwakke competitor in cte milieu (lichtboomsoort), maar goede kolonisator en snelle groeier in openingen in habitat na vuur, storm en overstroming
    - Beuk = sterk competitor in cte milieu (schaduwboomsoort), geen goede kolonisator
    - Zwakke en sterke competitors kunnen dan perfect samenleven als er maar voldoende vaak nieuwe gaten ontstaan (bv. Bij windval)
- Geaggregeerde distributies van soorten over beschikbare habitat
  - o Competitie van superieure competitor meest gericht tegen individuen van eigen soort
  - o Daarbuiten komt superieure competitor niet voor waardoor inferieure competitor ontsnapt aan competitie
  - o Bv. Ingezaaide artificiële gemeenschappen van 3 of 4 meerjarige plantensoorten

### 1.2 EVOLUTIONAIRE EFFECTEN VAN INTERSPECIFIËKE COMPETITIE

- Natuurlijke selectie: bevoordeerde in het verleden individuen die negatieve effecten van omgeving konden ontwijken via gedrag, fysiologie of morfologie
  - o Bv. Extreme koude bevoordeerde individuen die met enzymen die nog effectief functioneerden bij lage T°
- Negatieve effecten van interspecifieke competitie bevoordeerde die individuen die deze competitieve effecten konden ontwijken
  - o Toen: te verwachten dat soorten specifieke karakteristieken ontwikkelden zodat ze minder of niet in competitie gingen met individuen van een andere soort
  - o Nu: samenlevende soorten die in competitie kunnen gaan maar eigenschappen bezitten die competitie uit de weg gaan

#### 1.2.1 KARAKTERVERPLAATSING

- Evolutionaire verandering/ divergentie in morfologie, fysiologie en gedrag wanneer vergelijkbare soorten in dezelfde geografische regio samen voorkomen (**sympatrie**) en in competitie gaan; ze worden geminimaliseerd of gaan verloren waar de soorten niet samen voorkomen (**allopatrie**)
- Mate van competitie – mate van niche-overlap
- Directionele selectie voor reductie van niche-overlap
  - ↔ competitieve vrijstelling: evolutionaire verandering wanneer soort nieuw gebieden zonder competitoren inneemt
- Bv. Galapagosvinken:
  - o Als beide soorten geïsoleerd op eilanden voorkomen, hebben ze brede bekken en consumeren ze een groot spectrum aan zaden
  - o Als ze samenkommen: de kleinere soort zal een kleinere bek hebben en zal ook kleinere zaden eten → Verdelen de zaden onderling



### 2 GEVOLGEN VOOR GEMEENSCHAPSSTRUCTUUR

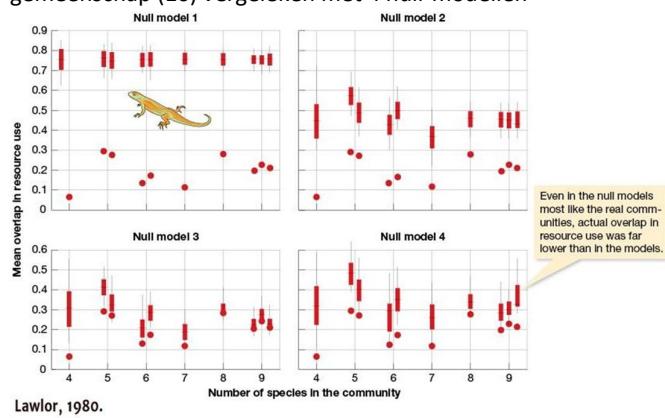
- Interspecifieke competitie houdt of drijft niches uit elkaar
- Niche-complementariteit: niche-differentiatie in een gemeenschap van soorten
  - o Betrekking op meerdere niche-dimensies
  - o Soorten die eenzelfde positie innemen in 1 dimensie verschillen van elkaar in positie in een andere dimensie
- Soorten gaan via niche-differentiatiecompetitie vermijden door
  - o Verdeling of ander gebruik van hulpbronnen
  - o Het voorkomen van omgevingscondities
- Soorten zullen vaak spreiden in ruimte of in tijd
  - o Soorten komen voor op andere plaatsen: ruimtelijke spreiding
    - Microhabitatspreiding tussen soorten: kleine schaal
    - Geografische spreiding: grote schaal

- Soorten komen voor op andere tijdstippen: temporele spreiding
  - Verschillende hulpbronnen beschikbaar
  - Verschillende omgevingscondities op verschillende momenten van de dag (dag/nacht) of jaar
- Voorbeeld ruimtelijke spreiding:
- 11 boomsoorten in genus Macaranga in Borneo
  - Differentiatie in lichtvereisten obv positie & plaats in bos (openingen/ gesloten, etages)
    - Sommige soorten komen vaak voor in de onderste etage
    - Andere soorten vrijwel uitsluitend in de bovenste
  - Verticale differentiatie
  - Differentiatie in bodem obv plaat (bodemtype: zand vs klei)
    - Horizontale differentiatie
  - Verticale en horizontale differentiatie
- Verticale differentiatie van 26 ectomycorrhiza species in *Pinus resinosa* bos
  - Sommige laag-specifiek (specifieke horizonten)
  - Andere algemeen (komen voor in de meeste horizonten)
- Voorbeeld temporele spreiding:
- Opeenvolgende levenscycli van bidsprinkhanen:
  - *Tenodera sinensis* (Chinese bidsprinkhaan) & *Mantis religiosa* (Europese bidsprinkhaan) komen samen voor in Azië & Noord-Amerika
  - Verschil in levenscyclus van 2-3 weken
  - Experimenteel uitlopen van eieren
    - *T. sinensis* niet beïnvloed
    - Overleving & lichaamsgrootte *M. religiosa* lager door competitie
- Voorbeeld temporele en ruimtelijke spreiding:
- N-opname bij 5 toendraplanten in N-gelimiteerde omstandigheden in Alaska
  - Timing (juni & augustus)
  - Bodemdiepte (3 & 8 cm)
  - N-vorm ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  & glycine)
  - Injectie  $^{15}\text{N}$  isotoop, 7 dagen na toediening

### 3 RELEVANTIE VAN INTERSPECIFIEKE COMPETITIE

- Connell:
  - Interspecifieke competitie in meeste studies, >1/2 vd soorten en 40% van de experimenten
  - In studie met 1 soortenpaar interspecifieke comp. Vrijwel altijd aanwezig (90%), maar voorkomen daalde drastisch naar 50% bij meer soorten (publicatie-bias van geen competitie van paren) → overschatting van frequentie van interspecifieke competitie? → interspecifieke comp < intraspecifieke comp
- Kaplan & Denno: 145 studies op fytofage insecten
  - 62% van interacties toonde intraspecifieke competitie
  - 231 competitieve interacties:
    - 30 directe interferentie
    - 47 hoeveelheid voedsel
    - 116 kwaliteit voedsel
- Niches van soorten in competitieverschillen van niches zonder competitie, maar is dit meer dan verwacht obv toeval?
- Neutrale modellen of null-modellen:
  - Data worden herschikt in een vorm (null-model) welke voorstelt hoe de data eruit zouden zien als er geen interspecifieke interactie zou zijn
    - Geen interspecifieke competitie: random spreiding van niches
    - Wel interspecifieke competitie: regelmatige spreiding
  - Statistisch wel significant verschil tussen werkelijke data en null-model → interdp. Interactie
- Een gemeenschap met interspecifieke competitie wordt verondersteld volgende 3 eigenschappen te tonen:
  - Competitoren die samen voorkomen moeten niche-differentiatie vertonen
  - Niche-differentiatie komt tot uiting via morfologische differentiatie
  - Competitoren met weinig of geen differentiatie kunnen niet samenleven, dus die vertonen een negatief geassocieerde spreiding (als de ene voorkomt is de andere er niet)

- Vb. test voor niche-differentie bij hagedissen: index voor overlap in voedselgebruik voor elk soortenpaar uit gemiddeld per gemeenschap (10) vergeleken met 4 null-modellen



- Vb. Test voor morfologische differentiatie bij 4 samen voorkomende faoddiele brachiopoden
- Vb. Negatieve associaties in voorkomen: meta-analyse van 96 datasets

### III) PREDATIE, BEGRAZING EN ZIEKTE

#### 1 PREDATIE

##### 1.1 DEFINITIE

- Predatie = proces waarbij een organisme (predator) een levend organisme geheel of gedeeltelijk consumeert (prooi) waarbij
  - o De predator voordeel ontleent
  - o De prooi een verminderde groei, fecunditeit of overleving ondervindt
    - De prooi moet niet persé direct sterven
    - De prooi dient ook niet volledig geconsumeerd te worden
  - o Gevolgen voor structuur van gemeenschappen
  - o Functioneert als element van natuurlijke selectie → evolutionaire gevolgen voor beide
- Verschillende vormen:
  - o Carnivorie
    - Er wordt dierlijk materiaal geconsumeerd
    - Bv. Een roofvogel eet een kleinere vogel, een vleesetende plant
  - o Herbivorie
    - Er wordt plantaardig materiaal geconsumeerd
    - Bv. Vogels die zaden eten
  - o Parasitisme & parasitoidisme
    - Parasitisme = nutriënten worden ontrokken van een ander organisme
    - Parasitoidisme = extreem geval van parasitisme (Wanneer een organisme parasiteert op een andere parasiet)
  - o Kannibalisme
    - Consumptie van soortgenoten
    - Bv. Bij ijsberen

##### 1.2 PREDATOREN

###### I. Echte predatoren:

- Doden hun prooi en dit onmiddellijk na de aanval
- Consumeren meerdere of veel prooien gedurende hun leven
- Bv. Leeuwen, tijgers, grizzlyberen, spinnen, baleinwalvissen, zaden etende vogels(eten embryo volledig op) en vleesetende planten

###### II. Grazers:

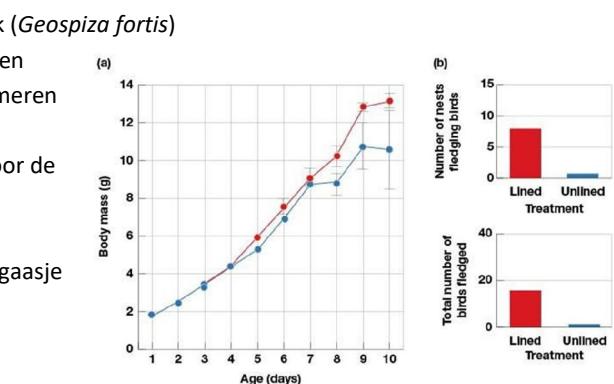
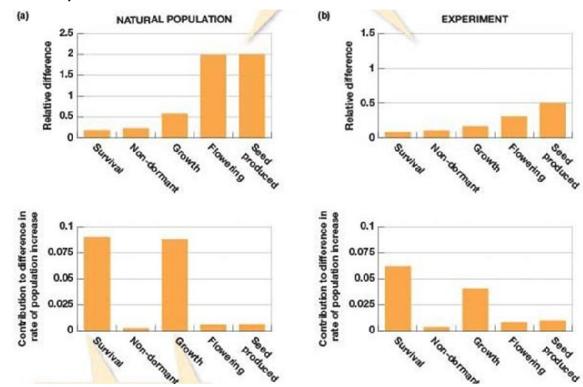
- Doden hun prooi meestal niet, zeker niet op korte termijn
- Consumeren enkel een deel van hun prooi
- Vallen meerdere prooien aan gedurende hun leven
- Bv. Vee, treksprinkhanen, bloedzuigers

### III. Parasieten:

- Doden prooi meestal niet, niet op korte termijn
- Consumeren slechts deel van prooi (gastheer)
- Vallen slechts 1 of zeer weinig prooien aan gedurende hun leven waarmee ze vaak een relatief intieme associatie vormen
- Bv. Dierenparasieten en -pathogenen zoals lintwormen, tbc-bacterie, virus SARS-CoV-2, teken
- Bv. Plantenparasieten en -pathogenen zoals tabakmozaïekvirus, bladluizen, rupsen, galwespen
- Bv. (semi-)parasitaire planten zoals maretak, grote ratelaar, warkruid
- Niet elk organisme past niet enkel in 1 categorie (bv. Parasitoiden)
  - o Vliegen en wespen waarvan larven een gastheer opeten vanbinnen nadat die als eitje gelegd zijn in de gastheer
  - o 1 gastheer die ze steeds doden
  - o Parasiet – echte predator? Kan allebei
  - o Hyperparasitoïden
    - Parasiteren op parasieten (= parasieten tot de 2<sup>e</sup> orde)
    - Bv. Platwormen leven in vogels en leggen eieren die het lichaam vd vogel verlaten via de uitwerpselen
      - Komen op de grond terecht en in (zoet)water
      - Larven van de platwormen komen tot ontwikkeling
      - Infecteren de barnsteenslak
      - In de slak ontwikkelen zich honderden cercareae in een broedzak: sporocysten
      - Vullen de tentakels van de slak waardoor de slak die niet meer kan intrekken
      - De gekleurde tentakels trekken heel erg op rupsen
      - Trekken de aandacht van vogels aan en eten die op
  - Bv. Schildwesp legt een ei in een bladluis
    - Bladluis parasiteert al op de plant
  - Bv. Parasitaire wesp legt eitjes in een parasiet op de rups

#### 1.3 PROOIEN

- Predatie heeft invloed op abundantie van de prooisoort door invloed op overlevingskans en/ of fecunditeit (voortplanting)
- Voor de hand liggend voor echte predatoren
- Effect van grazers en parasieten kan even groot zijn maar subtieler
- Bv. Effect van naaktslak *Arion fasciatus* op voorjaarslathyrus (*Lathyrus vernus*)
  - Slak graast op de jonge scheuten
  - o Links: observationele studie
    - Waar waren de slakken aanwezig?
  - o Rechts: experimentele studie
    - Sommige plots werden slakken verwijderd
    - Andere werden ze behouden (= controleplots)
  - o Beiden studies brachten ongeveer dezelfde resultaten
    - Begrazing had een negatief effect op groei en overleving
    - Grootste effecten: later op het seizoen op vlak van bloei en zaadproductie
    - Invloed op populatiegroei was eerder beperkt
- Bv. Effect van parasitaire vlieg *Philornis downsi* op middelste grondvink (*Geospiza fortis*)
  - Parasitaire vlieg legt zijn eitjes in nestjes en wanneer zij uitkomen knagen die larven doorheen het vel van de jonge vogels en consumeren daar het bloed en het lichaamsvocht van
  - o Experiment waarbij gaasjes werden geplaatst in de nesten waardoor de parasitaire vlieg niet meer aan de nestjes kon komen
  - o Grote grafiek:
    - Jongen groeien sneller in de nestjes die voorzien zijn van een gaasje
    - Rode lijn ligt hoger dan de blauwe: biomassa ligt hoger voor dezelfde leeftijd
  - o Kleine grafieken:
    - Nesten met gaasjes hebben meer uitvliegende vogels
    - Volledig ontwikkelde aantal vogels liggen hoger bij nesten met gaas



Koop et al., 2011.

## 2 EFFECTEN VAN PREDATIE

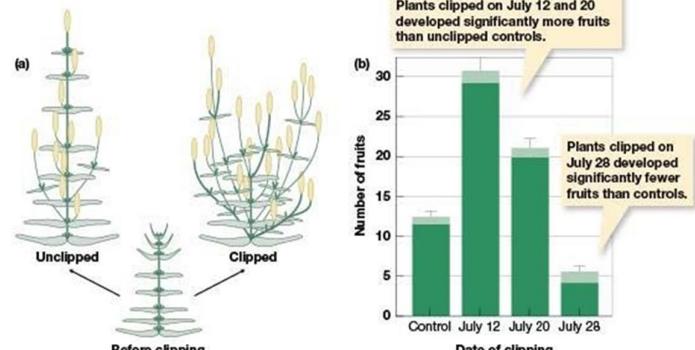
Predatie verlaagt overleving en voortplanting, maar...

### 2.1 INTERACTIE MET ANDERE FACTOREN

- Predatoren beïnvloeden prooi vaak niet door onmiddellijke doding maar door hen kwetsbaarder te maken voor 1 of andere vorm van mortaliteit:
- **Competitie:** verminderen van competitieve mogelijkheden van prooi
  - Bv. Parasiet *Cuscuta salina* op zeeakraal (*Salicornia* sp; sterke IrC<sup>1</sup>) in zoute moerassen
    - Bedekking van zeeakraal zal dalen en bedekking van een andere soort die samen met de zeeakraal voorkomt zal stijgen
    - Parasiet is dus in staat om de competitieve balans van de zeeakraal naar de andere soort over te slaan (in zowel de hoger gelegen als lager gelegen gebieden)
- **Gevoeliger voor predatie:**
  - Bv. Nematodewormen beïnvloeden predatie op Amerikaanse haas (*Lepus americanus*)
    - Experiment waarbij de helft vd hazen werd behandeld met een middel die nematoden doden en de andere helft werd niet behandeld
      - 95% van de hazen werden opgegeten door predatoren
      - De groep die niet werd behandeld tegen de nematoden had een grotere kans op predatie dan de andere groep (zonder nematoden)
      - De invloed die de parasiet kan hebben op zijn gastheer hangt af van een aantal andere aspecten in het leven van de gastheer (zoals voeding)

### 2.2 REACTIE VAN INDIVIDUELE PROOPIEN

- **Compenserende plantrespons:** effect van predatie compenseren
- Zoals bij begrazing van planten
  - o Verhoogde fotosynthese door opheffen schaduw op andere bladeren
  - o Hergroei van bladeren uit slapende knoppen
  - o Verhoogde vruchtproductie
- Bv. Snoei van veldgentiaan (*Gentianella campestris*) om herbivorie na te bootsen
  - Planten groeien breder uit als ze gesnoeid werden
  - o Er treden ook meer bloemen op
  - o Planten die vroeg gesnoeid werden ontwikkelen meer vruchten
  - o Planten die later in het seizoen gesnoeid werden had een tegengesteld effect: lagere ontwikkeling van vruchten dan planten die helemaal niet gesnoeid werden



Lennartsson et al., 1998.

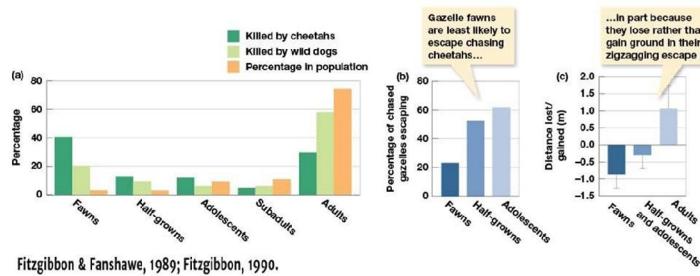
- **Defensieve plantreactie:** voorkomen op beperken van predatie
- Bv. bij de productie van chemicaliën door met slakken begraasd bruinwier
  - o Bruinwier werd gesnoeid, begraasd en controle bruinwier
  - o Bruinwier ontwikkelde chemicaliën na enkele weken te zijn begraasd door de slak
    - Ontwikkelde geen chemicaliën wanneer die werd gesnoeid of bij controle bruinwier
  - o Dit mechanisme vereist tijd en hulpbronnen: ergens anders een compensatie?

### 2.3 INVLOED OP PROOIPOPULATIES MINDER VOORSPELBAAR

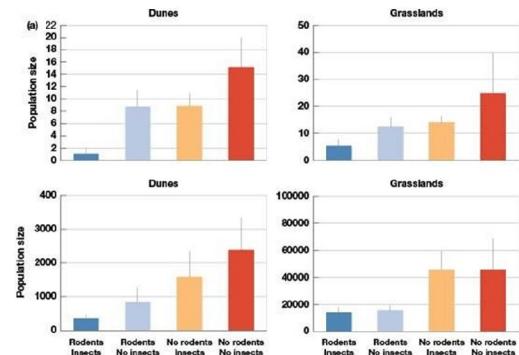
- Compensatiereacties van overlevende prooidieren door verminderde intraspecifieke competitie
  - o Vb. voedseltekort wordt opgeheven ten gunste van individuen die anders niet zouden overleven (overblijvende individuen hebben dan meer voedsel)

<sup>1</sup> Sterke interspecifieke competitor

- Specificiteit van de individuele prooidieren die worden aangevallen vaak de zwakste, de oudste of de jongste individuen
  - o Bv. Thompson gazellen  
Veel meer kleiner dieren worden gedood dan hun eigenlijke aandeel is in de populatie  
→ Leeftijd beïnvloedt kans op ontsnapping  
→ Door lagere loopsnelheid en doordat kleine dieren predatoren nog niet goed herkennen  
→ Adulaten zig-zaggen meer waardoor ze minder vatbaar zijn



- Effect op abundancies van prooi-populaties
  - o Bv. Boomrupine (*Lupinus arboreus*) in experimentele afrasteringen tegen woelmanen
    - Woelmanen (blad)
    - Muisen (zaad)
    - Insecten (wortel)
    - Knaagdieren en insecten reduceren significant de populatie van adulaten en het #zaden in de bodem
    - Samen hadden ze nog een negatiever effect dan apart



## 2.4 EVOLUTIONAIR EFFECT

- Elke eigenschap die prooi helpt te ontsnappen aan predatoren verhoogt de fitness van de prooisoort
  - o Chemisch: geuren en smaken, toxicke stoffen (zelf gemaakt of van planten), feromonen (alarmsignaal voor andere individuen in de populatie)
  - o Mechanisch: pantser (stekels, doornen, schild)
  - o Uitzicht: kleur & vorm: camouflage (qua kleur en vorm), desoriëntatie, schrikreacties, kleur voor giftigheid, soms mimicer (namaken dat ze giftig zijn bv. Zweefvlieg)
  - o Gedrag: alarmroep, afleidingsmaneuvers, vormen van grote (aanvallende) groepen (= wegpesting)
  - o Verzadiging: snelle en massale reproductie (beperkt verlies van een prooi)
- Elke eigenschap die predator helpt meer prooien te vangen verhoogt de fitness van de predatorsoort
  - o Uitzicht: camouflage
  - o Jachttechniek: groep, gif injecteren, achtervolging, hinderlaag ...
  - ⇒ Co-evolutie van prooi en predator: beiden gaan evolueren tegelijkertijd
- Voorbeelden:  
Pijlgifkikker, Sint-Jacobsvlinder, stinkdier, acasiasoort (naalden), ...

## 3 GEDRAG VAN PREDATOREN

Hoe vinden predator en prooi elkaar? Zal bepalen hoe predatie de populaties beïnvloedt

### 3.1 HINDERLAAGROOFDIEREN: ZIT- EN WACHTPREDATOREN

- Geselecteerde of eerdere toevallige plaats wachten op prooi
- Bv. Spinnen (webben), koralen, zeepokken, kameleon

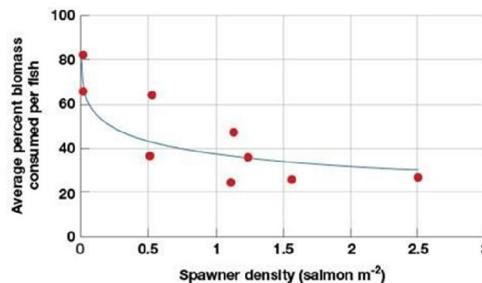
### 3.2 PARASieten EN PATHOGENEN: TRANSMISSIE/ OVERDRACHT

- Direct: contact tussen gastheren
  - o Toevallig "elkaar tegen het lijf lopen": Snelheid van transmissie
    - $= f(\text{contact onderling})$
    - $= f(\text{densiteit van geïnfecteerde en densiteit vatbare gastheren})$
  - o Bv. COVID-19 pandemie; snelheid transmissie verminderen door quarantaine en contactbeperking

- Indirect: met vrij-levend stadium
  - o Snelheid van transmissie =  $f(d)$  (densiteit van verschillende stadia, densiteit gastheer)
  - o Bv. Guinea worm:
    - Eénogige kreeft als tussengastheer
    - Zoogdier als uiteindelijke gastheer (drinken van besmet water)

### 3.3 ECHTE PREDATOREN EN GRAZEREN: FOERAGEREN

- Zoeken en vinden van prooi door doorheen habitat te bewegen
- Optimaliseren van foerageergedrag
  - o Het foerageren moet effectief zijn, het moet opbrengen
  - o Maat voor effectiviteit: netto snelheid van E-inname
 
$$= E \text{ verkregen per tijdseenheid} - E \text{ besteed door predator aan het foerageren per tijdseenheid}$$
  - o Waar foerageren en hoe lang op 1 locatie blijven?
    - $F$ (aantrekkelijkheid van nieuwe patches = productiviteit, competitors, predatie door eigen predatoren)
    - → Kiezen voor productieve sites en die exploiteren tot opbrengst terugvalt tot gemiddelde opbrengst over alle sites heen
  - o Welke soorten prooi?
    - Afweging energieopbrengst door opname en energie-kost voor zoeken specifiek organisme vs breder assortiment
    - → Kiezen voor prooien met maximale E-opbrengst per eenheid totaal geïnvesteerde tijd (incl. zoeken en verwerken)
- Optimaliseren van foerageergedrag: algemene patronen
  - o Predatoren met lange verwerkingsstijd ivm zoektijd zijn vaak specialisten
    - Vb. leeuwen (steken veel tijd in achtervolgen van hun prooi)
  - o Predatoren met korte verwerkingsstijd ivm zoektijd zijn vaak generalisten
    - Vb. insectivore vogels
  - o Predatoren hebben een breder dieet in onproductieve omgevingen en specieker dieet in productieve omgevingen
    - Vb. bruine en zwarte beren verkiezen E-rijke zalm en onderdelen wanneer veel zalm aanwezig is & halen ook de energierijke delen uit de zalm
      - Hoe meer zalm er aanwezig is, hoe minder totale biomassa er zal geconsumeerd worden
      - hun dieet wordt gespecificeerd

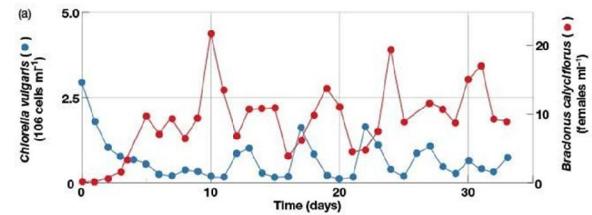


Gende et al., 2001.

## 4 POPULATIEDYNAMIEK

### 4.1 PREDATOR-PROOI-INTERACTIES CYCLI

- Veronderstel grote populatie aan prooien
- Predatoren kunnen veel consumeren:
  - o Abundantie predatoren zal stijgen, maar met vertraging
- Na een tijdje wordt de populatie predatoren zo groot dat de
  - o Abundantie van prooien zal dalen
- Predatoren krijgen een voedseltekort: verhongeren en reproduceren minder:
  - o Abundantie van predatoren daalt, maar met vertraging
- Druk op prooipopulatie neemt af:
  - o Abundantie van prooien stijgt
- = gekoppelde oscillaties van abundantie van prooi en predator al gevolg van vertraging op effecten op elkaar
- = **predator-prooi-cyclus**



#### 4.2 ZIEKTEDYNAMIEK EN -CYCLI

- Cycli zijn ook aanwezig voor parasieten, vnl. microparasieten (bact, virussen)
- Basaal reproductie getal
  - o Gemiddelde aantal nieuw geïnfecteerde gastheren door 1 geïnfecteerde gastheer binnen een populatie van vatbare gastheren
  - o  $R_0 = 1$ : transmissiegrenswaarde
  - o  $R_0 > 1$ : infectie verspreidt zich niet
  - o  $R_0 < 1$ : infectie verspreidt zich
  - o Neemt toe met:
    - Tijd dat gastheer besmettelijk is ( $L$ ):  $1/\text{genezingssnelheid}$
    - Aantal vatbare individuen in de gastheerpopulatie ( $S$ )
    - Transmissiesnelheid van de infectie ( $\beta$ ):
      - o Overdraagbaarheid van parasiet
      - o Kans dat besmettelijke en vatbare gastheren in contact kom  
 $= f(\text{gastheergedrag})$
  - o  $R_0 = S * \beta * L$ 
    - Als  $R_0 = 1$  en  $\beta$  &  $L$  gastheer-parasiet-specifiek  
 $\rightarrow$  Kritische grens populatiegrootte  $S_T = 1/\beta * L$   
Als  $S < S_T$ ;  $R_0 < 1$  &  $S > S_T$ ;  $R_0 > 1$
- Immunititeit & sterfte door infectie
  - o Aantal vatbare individuen ( $S$ )  $\rightarrow R_0$  daalt
  - o Afname in incidentie
- Geboorte en immigratie
  - o Influx van nieuwe vatbare gastheren in populatie  $\rightarrow R_0$  stijgt
  - o Toename incidentie van ziekte
- $\rightarrow$  Neiging tot vormen cyclus
  - Vb. mazelen pieken om de 2 jaar, pertussis elke 3-4 jaar, difterie elke 4-6 jaar
  - o Vaccinatie dempt de cycli, maar blijven wel voorkomen (gewoon minder extreem)

#### 4.3 CYCLUS-BEINVLOEDENDE FACTOREN

##### 4.3.1 DENSITEITSEFFECTEN (CROWDING)

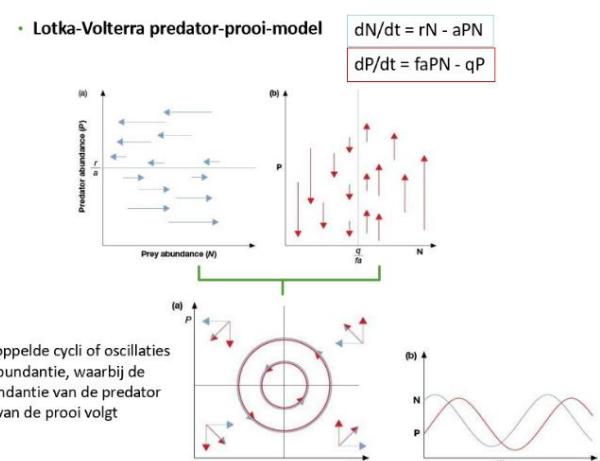
- Competitie tussen predatoren:
  - o Abundantie alle predatoren hoog is, niet genoeg voedsel
  - o Wederzijdse interferentie: zelf als voedsel niet gelimiteerd is: consumptiegraad per individu daalt bij stijgende predatordensiteit
    - Tijd- energieverlies door interactie tussen individuen vanzelfde populatie
      - o Vb. kolibri's verdedigen agressief goede nectarbronnen, parasitoïde wespen bedreigen en jagen indringer weg
    - Toename emigratie
    - Voedsel stelen
    - Aanwezigheid predatoren maakt prooien minder beschikbaar
  - o Densiteitsafhankelijke regulatie door negatieve effecten op fecunditeit, groei en overleving
- Ook bij parasieten:
  - o Intraspecifieke competitie tussen parasieten voor hulpbronnen en densiteitsinvloed
  - o Densiteitsafhankelijke intensiteit van immuunreactie bij vertebraten
- Ook bij prooien:
  - o Intraspecifieke competitie
  - o Densiteitsafhankelijke reducties in geboorte, groei en overleving
- Resultaat: densiteitseffecten dempen amplitude of elimineren de predator-prooi-cyclus

#### 4.3.2 RUIMTELIJKE FRAGMENTERING: METAPOPULATIES

- Meeste populaties van prooien en predatoren leven niet in 1 homogene massa, maar in metapopulaties
- De gehele populatie is door fragmentatie vd omgeving verdeeld in een serie van subpopulaties elk met zijn eigen interne dynamiek, maar gelinkt aan andere subpopulaties door dispersie tussen fragmenten
- 2 opties voor populaties:
  - o **Samenvallende dynamiek en gelijke dispersie:**
    - Dynamiek van metapopulatie wordt niet beïnvloed
  - o **Asynchrone dynamiek of ongelijke dispersie:**
    - Demping van dynamiek van metapopulatie
  - o Verklaring:
    - Populatie op zijn plek verliest meer individuen door dispersie dan die wint, terwijl populatie in dal wint meer individuen dan het verliest
    - Zelfs als 1 populatie uitsterft, zal de andere asynchrone populatie dat niet op dezelfde moment doen en dus de eerste populatie 'redden' waardoor de metapopulatie overleeft
- Gevolg: metapopulatie is stabieler, vertoont minder extreme fluctuaties en sterft minder makkelijk uit
- Vb. roofmijt *Phytoseiulus persimilis* predaterend op spintmijt *Tetranychus urticae* op bonenplanten
  - o Opstelling 1: beide soorten worden op een bonenplant geplaatst op 1 groot eiland omgeven met water
    - Abundantie prooien neemt toe
    - Stijging abundantie predatoren, met vertraging
    - Daling abundantie prooien
    - Daling abundantie predatoren
    - → Maar 1 cyclus (120 dagen): dynamiek niet stabiel
  - o Opstelling 2: acht eilandjes verbonden met bruggen (splitsing in metapopulaties) in waterbak
    - Prooi en predatoren overleven met meerdere cycli, maar wel minder extreem
    - Populaties sterven minstens 1 keer uit, waarna ze terug werden gekoloniseerd
      - Dispersie
    - Geheel van de metapopulatie was stabiel

#### 4.4 LOTKA-VOLTERRA PREDATOR-PROOI-MODEL

- Stel :
- o Predatorpopulatie met  $P$ : # individuen in predatorpopulatie
- o Prooipopulatie met  $N$ : # individuen in prooipopulatie
- Prooien:
  - o In afwezigheid van predatoren: exponentiële groei  $dN/dt = rN$
  - o Predatie toevoegen: verwijderen van prooien door predatoren
    - $F$ (frequentie van predator-prooi-ontmoetingen) –  $P$  &  $N$
    - Zoek- en aanvallen efficiëntie van de predator:  $a$
    - Consumptiesnelheid =  $a*P*N$
    - $dN/dt = r*N - a*P*N$
- Predatoren:
  - o Bij gebrek aan voedsel: exponentiële afname  $dP/dt = -qP$  ( $q$  = sterftegraad)
  - o Predatororgeboorte
    - Snelheid van voedselconsumptie:  $aPN$
    - Efficiëntie vd predator om dit voedsel om te zetten in nakomelingen: conversiesnelheid  $f$
    - $dP/dt = f*a*P*N - q*P$
- Op zoek naar nul-isoclienen:
  - prooi nul-isocline:  $P=cte$ 
    - $dN/dt = 0 \rightarrow r=aP$  of  $P=r/a = \text{constante}$
    - predatorabundanties laag ( $P < r/a$ ): onder nul-isocline:  $\nearrow$  prooiabundanties
    - predatorabundanties hoog ( $P > r/a$ ): boven nul-isocline:  $\searrow$  prooiabundanties
  - predator nul-isocline:  $N=cte$ 
    - $dP/dt = 0 \rightarrow faN=q$  of  $N=q/fa = \text{constante}$
    - prooiabundanties laag ( $N < q/fa$ ): links nul-isocline:  $\searrow$  predatorabundanties
    - prooiabundanties hoog ( $P > r/a$ ): rechts van nul-isocline:  $\nearrow$  predatorabundanties



## 5 GEMEENSCHAPSSTRUCTUUR

- Populaties → gemeenschap van meerdere soorten
- Veel effecten van predatie op gemeenschapsstructuur gebeuren via competitieve exclusie
  - o In onverstoerde wereld drijft de meest competitieve soort de minder competitieve soorten naar extinctie
  - o Echter: predatie kan de abundanties van soorten in competitie zo laag mogelijk houden dat hulpbronnen niet limiterend worden en individuen er niet voor in competitie moeten treden
  - ⇒ Predatie promoot de co-existentie van soorten die anders elkaar zouden uitsluiten
  - = **predator-gelimiteerde co-existentie**
- Vb. dwerguil doorbreekt dominantie van zwarte mees (superieure competitor) door selectieve predatie, kuifmees & matkop krijgen kans
- Vb. begrazing door vee in natuurlijke graslanden

### Hoofdstuk 5: Gemeenschappen, successie & diversiteit

#### DEEL I

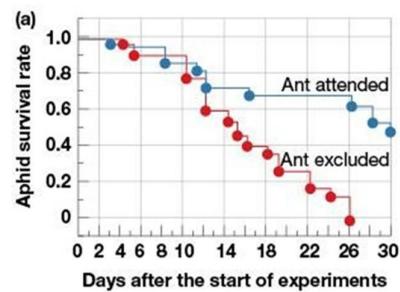
## 1. MUTUALISTISCHE INTERACTIES

### 1.1. DEFINITIE

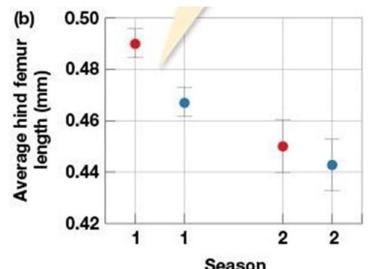
- Elke soort leeft in associatie met andere soorten
  - o Soms zelfs heel intieme associaties
    - Wanneer habitat van een soort een individu is van een andere soort
- **Mutualisme** = wederkerige exploitatie, waarbij elke soort voordeel haalt ten koste van de andere maar er is geen netto voordeel van het samenleven
  - Geen conflict-vrije associatie eerder een balans (tussen voordeel en nadeel)
- o Via gedrag:
  - Zonder fysieke associatie
  - Bv. Dispersie zaden van planten door vogels en zoogdieren via eetbare vruchten
  - Bv. Pollinatie door insecten die voeden op nectar
- o Via symbiose ('samenlevend')
  - Fysieke associatie tussen soorten
  - = De symbiont bezet een habitat aangeleverd door de gastheer
  - Bv. Microbiota in darmstelsel
  - Bv. Mycorrhiza

### 1.2 MUTUALISME: GEDRAG

- Voorbeelden:
  - o Planten – mieren:
    - Planten:
      - o Leveren proteïnebroodjes
      - o Scheiden suikerrijke oplossingen uit via nectariën
      - o Bieden nestplaats voor mieren
    - Mieren:
      - o Beschermen plant tegen herbivoren (zelfs grotere)
      - o Competitie van nabije planten reduceren (bv. Scheuten afknagen of zuur injecteren in bladeren van concurrerende planten)
  - o Melkende mieren: bladluizen – mieren:
    - Mieren:
      - o Leveren bescherming voor bladluizen
    - Bladluizen:
      - o Suikers (honingdauw)
    - Figuur 1: Overleving van bladluizen in aan- of afwezigheid van mieren verschilt
      - o Blauwe lijn: bladluizen overleven beter in aanwezigheid van melkende mieren → Door afwezigheid van predatie want ze worden beschermt
      - o Rode lijn: afwezigheid van mieren



- Figuur 2:
  - Rode punten: bladluizen leven zonder aanwezigheid predator en mieren
  - Blauwe punten: bladluizen leven zonder predator, maar met mieren
    - Zonder predatoren hebben bladluizen last van de mieren
    - Groeiden minder snel



- Dispersie van zaad & pollen:
  - 10% van alle bloeiende planten: zaad aangepast voor zoöchorie (geen voordeel dier)
  - Vlezige vruchten: voedsel voor dier – verbreiding van zaad (extra bescherming embryo)
  - Pollinatie door pollinator insecten, vleermuizen, colibri's: pollen en nectar – verbreiding pollen
    - Gespecialiseerd: bezoekt bloemen van zelfde soort, minder verspilling, maar groter risico
    - Algemene: meer bezoekers maar kleiner risico

### 1.3. MUTUALISME: SYMBIOSE

- Microbiota in en op organismen
  - Gastro-intestinaal stelsel:
    - Van alle vertebraten
    - Veel insecten
    - Meestal bacteriën
    - Vertering van voedsel maar ook aanwijzingen voor stimuleren van resistentie tegen pathogenen en niet-overdraagbare ziektes
  - Huid, vagina:
    - Aanwijzingen voor stimuleren van resistentie tegen pathogenen
- Mycorrhiza: intiem mutualisme tussen wortelweefsel en fungi
  - = Fijn netwerk van fungi capteert nutriënten & water uit bodem (degradatie OM door enzymen), in ruil voor suikers
  - Ectomycorrhiza:
    - Vormen laag rond wortels en penetreren tussen cellen van de wortel
    - Netwerk strooisel laag effectief in N- & P-opname
  - Arbusculaire endomycorrhiza:
    - Penetreeert in de cellen van de wortel
    - Bevordert opname van immobiel P, en beschermt tegen pathogenen en herbivoren
  - Voordeel voor plant als nutriënten gelimiteerd, anders nadeel door verlies aan suikers
- N<sub>2</sub>-fixatie in planten
  - Sommige eubacteriën en archaea kunnen N<sub>2</sub> uit de atmosfeer fixeren en transformeren in een vorm die oa door planten kan worden gebruikt
  - Bv. *Rhizobium* bij Fabaceae (acacia, klaver), *Frankia* bij bomen zoals els
  - Plant maakt nodule voor bacteriën
    - Bacterie dringt plant binnen
    - Bacteriën differentiëren tot bacteroïden die N<sub>2</sub> kan fixeren
    - Plant levert voedsel
    - Bacteriën fixeren stikstof en stellen deze ter beschikking van de plant.
  - Kostenafweging plant:
    - Andere manieren om anorganische stikstof op te nemen niet goedkopen, hoge kost (12% van fotosynthese), voordeel ten opzichte van concurrenten in N-arm milieu: eigen bron van N
  - Voordeel verdwijnt:
    - Na sterfte (verrijkt lokaal de bodem)
      - N beschikbaar voor andere soorten en bij N-depositie uit de atmosfeer (verkeer en landbouw).

## 2. VAN POPULATIE TOT GEMEENSCHAP

### 2.1. DEFINITIES

- Populatie
  - Groep individuen van dezelfde soort, op dezelfde plek en op hetzelfde moment
  - Omschrijven obv abundantie, ifv leeftijd, geslacht & grootte

- Processen:
  - Geboorte
  - Sterfte
  - Dispersie
  - Migratie
- Beïnvloedende factoren:
  - Omgeving
  - Beschikbaarheid van hulpbronnen
  - Intra- en interspecifiek competitie
  - Predatie
  - Ziekte
  - Mutualisme
- Gemeenschap
  - Groep van populaties van 2 of meer soorten die samen voorkomen op dezelfde plaats en op hetzelfde moment

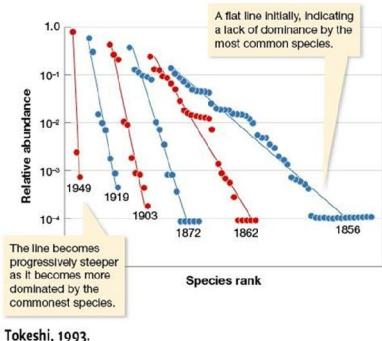
## 2.2 GEMEENSCHAPPEN OMSCHRIJVEN

- **Soortensamenstelling:** welke soorten komen voor in een gemeenschap?
  - Taxonomisch determineren van alle individuen in de gemeenschap tot op zo laag mogelijk taxonomisch niveau (soort)
  - Representatief: staal
  - Kans op vinden van een zeldzame soort is lager dan bij algemene soort
  - Aan- of afwezigheid of abundantie
  - Verschillende methodes: direct en indirect
    - ⇒ Vereenvoudigen in aantal indicatoren (makkelijker, maar veel verlies van informatie)
- Verschillende indicatoren:
  - **Soortenrijkdom S:** aantal soorten binnen een gemeenschap
    - Afhankelijk van aantal staalnames of grootte van geëxploreerd habitat
    - Vergelijking van S gaat enkel op wanneer oppervlakte staalname, tijd, of #individuen staal gelijk
  - **Abundantieverdeling:** abundantie van elke soort
    - $P_i$  = relatieve abundantie van een soort ten opzichte van de totale populatie
    - $P_i = N_i / N_{tot}$
    - **Bv.** Gefertiliseerde plot 1856-1949:
      - Aantal soorten daalt
      - Relatieve abundantie van meest voorkomende soorten neemt toe
      - Zeldzamere soorten verdwenen
      - Toenemende dominantie van enkele soorten
      - Hoe steiler de lijn, hoe meer dominantie binnenin de plot
  - **Diversiteitsindices:**
    - Houden rekening met #soorten & abundantie van de soorten
    - Veel indices beschikbaar
    - **Schannon-Wiener index H** (vaak tussen 1,5 en 3,5):
 
$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \ln (p_i)$$
    - **Evenness J:**

$$J = \frac{H}{H_{max}} = \frac{-\sum_{i=1}^n p_i \ln (p_i)}{\ln (n)}$$

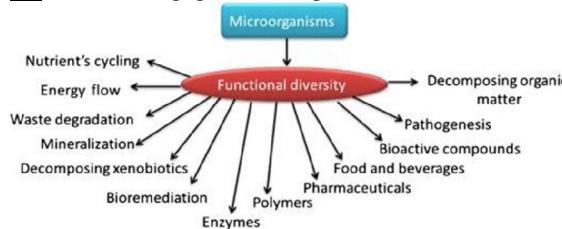
Met  
n: #soorten  
p<sub>i</sub>: relatieve abundantie van soort i

|                     |                     |                     |
|---------------------|---------------------|---------------------|
|                     |                     |                     |
| Soortenrijkdom = 10 | Soortenrijkdom = 10 | Soortenrijkdom = 10 |
| Shannon = 2.3       | Shannon = 1.7       | Shannon = 1.3       |
| Eveness = 1         | Eveness = 0.75      | Eveness = 0.55      |



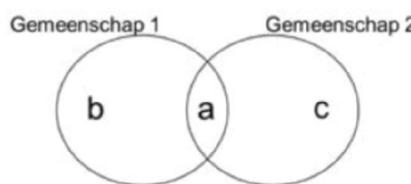
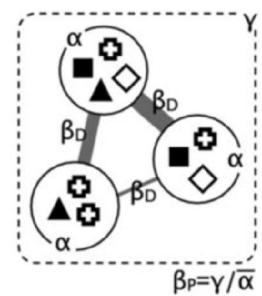
## - Functionele diversiteit

- Diversiteitsmaten voor de variatie in functionele kenmerken van soorten in gemeenschap
- Zowel samenstelling, rijkdom als diversiteitsindices
- Idee over het palet aan functies die organismen uitvoeren in een gemeenschap:
  - Bv. Zaadverbreiding, plaagbestrijding, biomassa productie etc.
  - Meerdere soorten kunnen eenzelfde functie uitvoeren
- Functionele kenmerken zijn gelinkt aan proces of functie:
  - Kwantitatief, categorisch of rangschikking
  - Kenmerk in morfologie, fysiologie, structuur, fenologie, biochemie, gedrag, genen
  - Bv. Bladbeharig, groeivorm, grootte, biomassa, dieet, foerageergedrag, enzymcodering etc.



## - Ruimtelijke schaal:

- $\alpha$ -diversiteit: diversiteit van een gemeenschap
- $\gamma$ -diversiteit: diversiteit op niveau van landschap, regio, gebied
- $\beta$ -diversiteit: verschil in samenstelling tussen gemeenschappen
  - Verhouding tussen regionale en lokale diversiteit
  - Veel indices beschikbaar obv aan- of afwezigheid en relatieve abundancies
  - Jaccard similariteit  $\beta_{s,jac} = a / (a + b + c)$
  - Als dissimilariteit:  $\beta_{0,jac} = (b + c) / (a + b + c) = 1 - \beta_{s,jac}$
  - Onderscheid maken tussen
    - Soorten die verdwijnen of bijkomen:  $S$  stijgt of daalt
    - Soorten die verdwijnen of worden vervangen door andere soorten:  $S = \text{cte}$



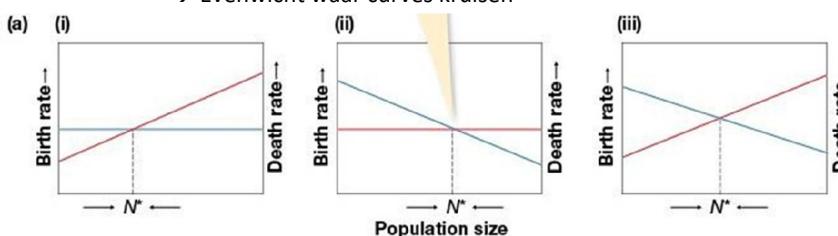
|               |          | Gemeenschap 1 | Aanwezig | Afwezig |
|---------------|----------|---------------|----------|---------|
| Gemeenschap 2 | Aanwezig | a             | b        |         |
|               | Afwezig  | c             | d        |         |

## 3. ABUNDANTIE

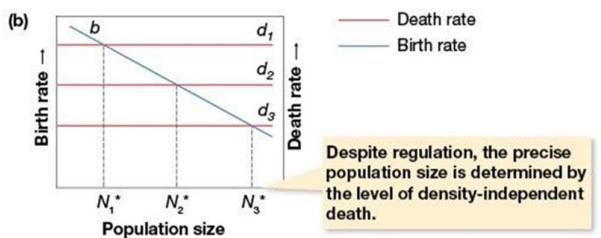
### 3.1. REGULATIE VS DETERMINATIE

- Regulatie van abundantie
- Neiging van een populatie om in grootte of te nemen als het zich boven een grenswaarde bevindt, en om toe te nemen in grootte beneden deze grenswaarde
- Als gevolg van 1 of meerdere densiteitsafhankelijk processen op geboorte, sterfte, dispersie en/ of migratie veroorzaakt door competitie, predatie of ziekte
- Figuur:
  - I. Densiteitsafhankelijke geboorte + densiteitsonafhankelijke sterfte
  - II. Densiteitsonafhankelijke geboorte + densiteitsafhankelijke sterfte
  - III. Densiteitsafhankelijke geboorte & sterfte

→ Evenwicht waar curves kruisen



- Determinatie van abundantie
  - o Reflecteert de gecombineerde effecten van alle factoren op alle processen, of ze nu afhankelijk of onafhankelijk van densiteit zijn
  - o Bv. Weer, verstoring
  - o Figuur:
    - Sterfte hangt af van de omgevingsfactoren hoewel sterfte onafhankelijk is van densiteit



### 3.2 METAPOPULATIES

- Meeste studies bekijken populaties geïsoleerd, zonder migratie & dispersie
- Dispersie belangrijk in gefragmenteerde en vleksgewijze populaties
  - o Abundantie van een soort wordt bepaald door
    - Grootte en afstand tussen bewoonbare sites van die soort
    - Typische dispersie-afstand van de soort
  - o Populatie is klein als
    - Sites klein, kortlevend of laag in aantal
    - Afstand tussen sites kleiner dan de dispersie-afstand
  - o Bv. Blauwe vuurvlinder in Westerwald, waardplant adderwortel in 230 patches
    - Kans op inname van een patch neemt toe met percentage bedekking vd adderwortel
    - Kans op inname neemt ook toe met de grootte van de patches
    - Kans op inname neemt toe als de patch minder geïsoleerd lag
    - Kans wordt bepaald door moeilijkheid om patch te bereiken, n de aanwezigheid vd patch
- Dispersie en patchiness samengebracht in concept **metapopulaties**
- Metapopulatie
  - o = Populatie die bestaat uit een verzameling van subpopulaties, elk met hun eigen dynamiek en een realistische kans om uit te sterven en weer te ontstaan door herkolonisatie
  - o Kunnen stabiel voortbestaan als het resultaat vd balans tussen extinctie en herkolonisatie hoewel geen enkel van die dubpopulatie stabiel is
  - o Dynamiek op 2 niveaus:
    - Dynamiek vd individuen in de patches, bepaald door geboorte, sterfte en migratie/ dispersie
    - Dynamiek van de patches of subpopulaties binnen de metapopulatie, bepaald door kolonisatie van lege patches en extinctie van ingenomen of bevolkte patches
  - o Metapopulatie geeft heel ander patroon dan 1 homogene populatie
  - o Niet alle patchy populaties zijn metapopulaties !!
    - Bv. Planten kunnen lokale extinctie vertonen maar herkolonisatie door dispersie is extreem zeldzaam en zal eerder gebeuren door kiemen vd zaadbank
    - Bv. Metapopulatie van éénjarige gewone steenraket langsheen de Maas obv DNA-analyse
      - Zaden bewegen tussen subpopulaties, soms ook naar vacante sites
    - Bv. Solitaire knautiabij in 2003-2006
      - o 16% van subpopulaties bleef bezet (beperkt)
      - o Metapopulatie bleef bestaan (vrij stabiel)

## 4. TEMPORELE VARIATIE & SUCCESSIE

### 4.1. TEMPORELE VARIATIE

- Metapopulatieconcept vertalen naar gemeenschappen
- Verstoring creëert gaten
  - o Lokaal sterven veel soorten tegelijkertijd uit
  - o Opportuniteit voor herkolonisatie
  - o Bv. Bos: dood van 1 boom, olifant
  - o Bv. Grasland: vorst, gravende dieren
  - o Bv. Kustlijn: golfslag tijdens orkanen, predatoren
- 2 types van gemeenschapsorganisatie met verschillende reactie op verstoring en verschillende dynamiek
  - o Stichter-gecontroleerde gemeenschap
  - o Dominantie-gecontroleerde gemeenschap

#### 4.1.1. STICHTER-GECONTROLEERDE GEMEENSCHAPPEN

- Alle soorten zijn:
  - o Even goede kolonisatoren
  - o Even sterke competitoren
  - o Even goed geschikt voor de omgeving
- Als populatie uitsterft -> plaats open voor invasie
- Prioriteitseffect tussen competitieve soorten: de soort die eerst aankomt in de opening kan het beschermen tegen indringers van andere soorten tot het sterft
- Continu & random creëren van gaten en alle vervangingen zijn mogelijk → hoge S
- Resultaat van verstoring = pure loterij

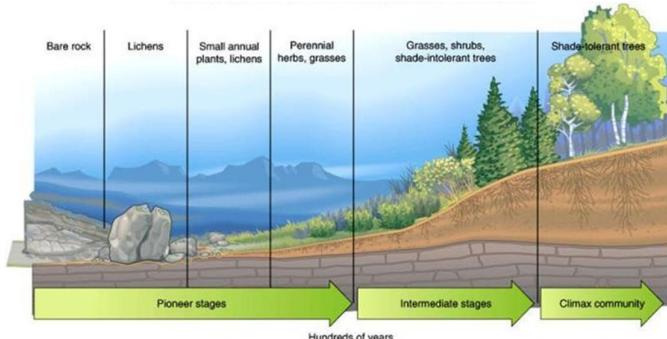
#### 4.1.2 DOMINANTE-GECONTROLEERDE GEMEENSCHAPPEN

- Sommige soorten sterkere competitoren
- Initiële kolonisator van opening na verstoring kan daar niet blijven maar wordt weggeconcurreerd door competitief sterkere soort -> we zien gemeenschapssuccesie
- Vrij goed voorspelbare opeenvolging van soorten omdat verschillende soorten verschillende strategieën hebben om hulpbronnen te ontsluiten:
  - o Vroege soorten: pioniersoorten
    - Goede kolonisatoren en snelle groeiers
  - o Late soorten = climaxsoorten
    - Lage dispersiecapaciteit
    - Tolerant voor laag niveau van voorzieningen
  - o = **gemeenschapssuccesie**
    - Evolutie van gemeenschap doorheen de tijd

### 4.2. SUCCESSIE BIJ PLANTEN

#### 4.2.1. PRIMAIRE SUCCESSIE

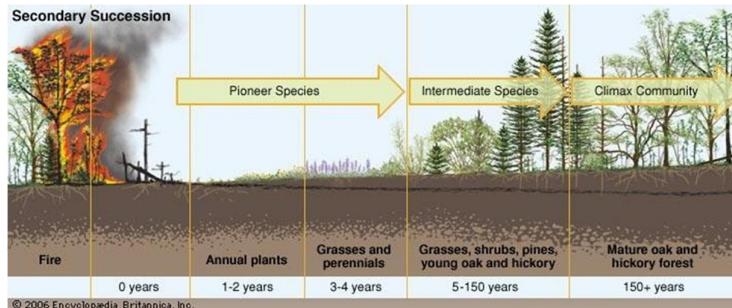
- Compleet nieuwe leefomgeving:
  - o Als nieuwe opening nog niet beïnvloed is geweest door een gemeenschap
- Totale afwezigheid van OM of zaadbanks
- Voorbeelden:
  - o Nieuw vrijgekomen land na lavastroom
  - o Gletsjerpuin
  - o Droogleggen bodem van meer of zee
  - o Nieuw gevormde duinen
- Meestal heel lang: meerdere honderden jaren



- Voorbeeld: chronosequentie van duingordels (30-440 j) = ruimte-voor-tijd-vervanging
  - o Helmgras → immergroene struiken & klein prairiegras → naaldbomen → gemengd naaldbos
  - o Belang van dispersie!

#### 4.2.2 SECUNDAIRE SUCESSIE

- Bestaand habitat en gemeenschap worden verstoord  
→ Gedeeltelijk vernietiging
- Bodemprofiel, OM, zaadbank en /of deel van gemeenschap zijn nog aanwezig
- Door restanten van vorige gemeenschap & nutriënten in de bodem komt secundaire successie sneller op gang dan primaire successie
- Bv. Verlaten landbouwgrond, wind val, brand



- Voorbeeld: verlaten cultuurland

- o 5 stadia van successie:
  1. Kortlevende éénjarigen
  2. Na 2j: meerjarigen kruidachtigen en grassen
  3. Na 8j: struiken
  4. Na 14j: pionierbos
  5. Uiteindelijk climaxbos
- o Verschuijvende balans tussen kolonisatie en extinctie
  - 1<sup>e</sup> stadium: kiemen van zaden van zaadbanks of inwaai
  - 1<sup>e</sup> → 2<sup>e</sup> stadium: kolonisatie, beperkte extinctie
  - 2<sup>e</sup> → 3<sup>e</sup> → 4<sup>e</sup> stadium: belang kolonisatie daalt, extinctie stijgt
- o Soortenrijkdom
  - 1<sup>e</sup> → 2<sup>e</sup> stadium: soortenrijkdom sterk neemt toe
  - 2<sup>e</sup> → 3<sup>e</sup> stadium: stabilisatie
  - 3<sup>e</sup> → 4<sup>e</sup> stadium: daling (omwille van extinctie en verminderde kolonisatie)

#### 4.2.3 PIONERSOORTEN

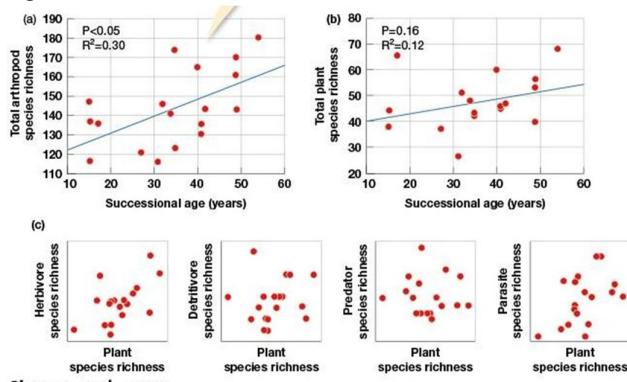
- De 1<sup>e</sup> soorten die een nieuwe site koloniseren
- Planten met vluchige levensstijl:
  - o Hogere fotosynthese,
  - o Snelgroeidend,
  - o Kortlevend, snelle
  - o Korte juveniele en reproductieve fase
- Zaden: veel, licht (verre verbreiding)
- Habitus: klein
- Bv. Mossen, lichenen, grassen, kruidachtigen

#### 4.2.4 CLIMAXSOORTEN

- Soorten die later arriveren in de successie, relatief stabiel
- Planten met
  - o Lagere fotosynthese,
  - o Traaggroeidend,
  - o Langlevend,
  - o Late juveniele fase en reproductie
- Habitus: groot (beperkte verbreiding)
- Zaden: zwaar
- Bv. Bomen (ook daar pionier- en climaxsoorten: berk vs. Beuk)

#### 4.3. SUCCESSIE BIJ DIEREN

- Veranderingen in gemeenschap volgt die van de planten
- Figuur:



Sieman et al., 1999.

- Bovenste figuren:
  - Zowel soortenrijkdom planten als dieren nemen toe met het verloop van de successie
- Onderste figuren:
  - Arthropoden volgen voornamelijk het verloop van de successie
  - De andere niet zo

#### 4.4. PIONIER- EN CLIMAXVEGETATIE: THEORIE VS PRAKTIJK

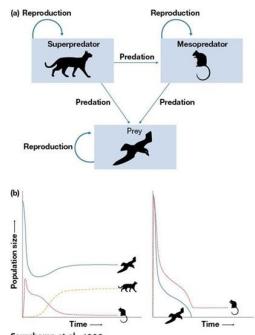
- Pionierssituaties zien we op veel plaatsen
- 100-300 j successie van verlaten akkers tot climaxvegetatie:
  - Natuurlijk:
    - Vuur
    - Grote stormen
    - Overstroming
    - Ziektes en plagen
  - Antropogeen:
    - Verlies van habitat: urbanisatie, landbouw en exploitatie
    - Habitatdegradatie; verontreiniging van bodem, water en lucht, verdroging, verzuring, overbemesting, introductie van exoten, fragmentatie
    - Klimaatverandering
- Schaal !!
  - Mozaïek van vlekken, elk op ander moment en op andere manier verstoord
  - Grootte en vorm van vlekken bepaalt successie: center vs rand
- Primair bos:
  - Natuurlijk geregeneerd bos van inheemse soorten zonder zichtbare indicaties van menselijke activiteit en significante verstoring van ecologische processen
  - 0,25% van terrestrisch Europa, meeste in Finland & Oekraïne, Bulgarije en Roemenië

#### 5. VOEDSELWEBBEN

##### 5.1. TROFISCHE NIVEAUS

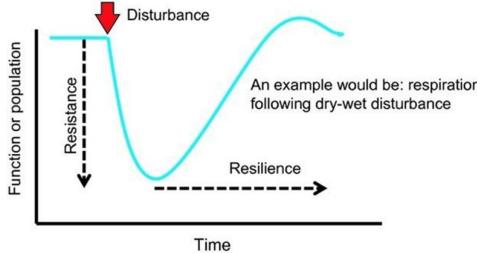
- Elk paar predator-prooi, parasiet-gastheer of grazer-plant leeft niet in isolatie
  - ➔ Zij zijn deel van een complex web van interacties met andere predatoren, parasieten, voedselbronnen en competitoren binnen de gemeenschap
- Trofisch niveau = positie die een soort inneemt in voedsel web obv manier vh verkrijgen van voedsel
  - Minstens 3 trofische niveaus:
    - Primaire producent
    - Herbivoor
    - Predator

- Directe of indirecte effecten van een soort op zelfde of ander trofisch niveau
  - Bv. Indirect effect: mogelijk ongewenste effecten van weghalen van superpredator
    - Linkse grafiek: wanneer alle 3 soorten aanwezig zijn:  
Superpredator houdt mesopredator onder controle waardoor 3 soorten samen kunnen voorkomen
    - Rechtse grafiek: superpredator wegnemen:  
Mesopredator kan zich goed reproduceren en drijft prooi tot extinctie
- Trofische cascade = indirecte effecten van een soort
  - 3 niveaus: predator reduceert abundantie van prooisoort waardoor de prooi zijn voedselbron (planten of fytoplankton) toeneemt in abundantie
  - 4 niveaus: wanneer de abundantie van de top carnivoor toeneemt zal de abundantie van de primaire carnivoor afnemen
    - Abundantie herbivoren neemt toe
    - Abundantie planten nemen af
  - Top down controle: abundantie voedselbronnen hangen af van de abundantie van predatoren
  - Bottom-up controle: abundantie van predatoren worden bepaald door voedselbronnen (niet voor herbivoren)



## 5.2 STABILITEIT VAN VOEDSELWEBBEN

- Stabiliteit: resiliëntie en weerstand
  - Resiliëntie van een gemeenschap = snelheid waarmee de gemeenschap terugkeert naar zijn oorspronkelijke structuur na de verstoring
  - Weerstand van een gemeenschap = mate waarin een gemeenschap een verandering ondergaat in zijn structuur als gevolg van de verstoring
- Gemeenschap: fragiel of dynamische stabiliteit
  - Fragiele gemeenschappen blijven onveranderd bij een kleine verstoring, maar bij grotere of langere verstoring zal de structuur toch veranderen
  - Dynamisch stabiele gemeenschappen blijven onveranderd zelfs bij grote of lange verstoring



- Effect van verstoring op verstoring? In praktijk verlies van 1 of meerdere soorten uit gemeenschap?
  - Specifieke soorten (sleutalsoorten)
  - Specifieke gemeenschapskenmerken

### 5.2.1 SLEUTELSOORTEN

- Stevig ingeweven in het voedsel web
- Verwijderen van deze soort leidt tot extincties of grote veranderingen in abundantie van meerdere soorten, waardoor gemeenschapssamenstelling sterk wijzigt
- Impact van deze soort op gemeenschap is disproportioneel groot ivm zijn abundantie
- Lage functionele redundantie: unieke en cruciale rol in ecosysteem functioneren
  - Door het uitvoeren van essentiële processen (in de fysische omgeving)
    - Ecosysteemgenieurs
  - Door het beïnvloeden van het voedsel web in grote mate
- Direct effect
  - Grote predatoren of primaire producenten
- Indirect effect
  - Structuur, omgeving
- Voorbeelden:
  - Bevers maken dammen: gebieden onder water zetten met lage stroomsnelheid
    - Creëren heel veel mogelijkheden voor andere soorten

- Ganzen graven en wroeten wortels waardoor ze naakte grond creëren
  - Ideaal voor pionierssoorten
- Regenworm: bioturbatie
  - Faciliteert het voorkomen van bepaalde bodemorganismen

### 5.2.2 SPECIFIEKE GEMEENSCHAPSKENMERKEN

#### 1. Soortenrijkdom

- = maat voor complexiteit van gemeenschap
- Populatiestabiliteit daalt met toenemende complexiteit (maar soortenrijkdom)
  - Hoe meer soorten in een gemeenschap,
    - Hoe meer interacties tussen die soorten binnenin de gemeenschap en
    - Hoe meer mogelijke wegen er zijn waar langs de energie doorheen het voedsel web kan stromen
  - Verstoring zal dan maar 1 van de zovele wegen beïnvloeden dus is er een beperkt effect van de verandering in densiteit van specifieke soorten op andere soorten
  - Complexere gemeenschap is ook meer resistent tegen verstoring
- Gemeenschap stabiliteit stijgt met toenemende complexiteit (maar soortenrijkdom)
  - Verminderde variatie van de gemeenschap doorheen de tijd

#### 2. Compartimentering

- = de neiging van een subset van soorten om sterker en frequenter te interageren met soorten binnen de subset (het compartiment) dan met andere soorten in de gemeenschap
- Gemeenschap stabiliteit stijgt met toenemende compartimentering
  - Extinctie van een soort binnen hetzelfde compartiment, zal zich niet verspreiden doorheen het voedsel web, waardoor de gemeenschap resiliënter wordt
  - Als het voedsel web niet gecompartimenteerd is, zal bij de extinctie van 1 soort, alle ander soorten worden beïnvloed, maar verspreid over het voedsel web
    - Elke soort binnenin het voedsel web heeft de kans om beïnvloed te worden door deze verstoring
    - Kans wordt ad random toegekend
- Compartimentering in een gemeenschap:
  - Leden van dezelfde compartimenten kunnen verschillende Habitats bezetten

## DEEL II

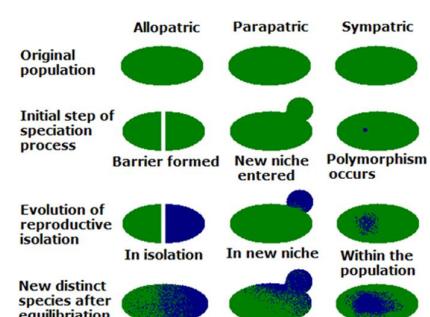
### 1 GEMEENSCHAPPEN: PROCESSEN

#### 1.1 INLEIDING

- 100-den theorieën ontwikkeld om samenstelling gemeenschappen te verklaren
- **Conceptuele synthese van gemeenschapsecologie**
  - = 4 patronen waarmee we patronen in gemeenschap samenstelling en diversiteit kunnen verklaren:
  - Speciatie & dispersie: manieren om soorten te winnen
  - Selectie & drift: manieren om soorten te verliezen
    - ⇒ Alleen of in combinatie (15 mogelijkheden)

#### 1.2 SPECIATIE (SOORTENVORMING)

- Creatie van nieuwe soorten
- Wanneer populaties van éénzelfde soort evolueren waardoor ze zo van elkaar gaan verschillen dat ze niet meer kunnen voortplanten
- Sympatrische, allopatische en parapatrische speciatie
  - Sympatrisch = nieuwe soorten ontstaan uit dezelfde voorouder op dezelfde geografische locatie
    - Bv. Vinken van Darwin
  - Allopatisch = soortenvorming wanneer er een barrière tussen 2 populaties wordt gevormd
    - Geen genenuitwisseling tussen de 2 soorten
  - Parapatrisch = populaties niet volledig gescheiden, maar toch een beperkte genenuitwisseling



- Evolutionaire diversificatie bij micro-organismen:
  - o Snelle processen van genmutatie
  - o Horizontale genentransfer
    - = uitwisseling van genetisch materiaal tussen 2 organismen, zonder dat er een familierelatie is tussen de 2 (VGT)
    - Opname van vrij DNA vanuit omgeving
    - Overdracht van bacterie tot bacterie door rechtsreeks contact
    - Genen worden doorgegeven door bacteriofagen

### 1.3 DISPERSIE (VERBREIDING)

- Beweging van organismen doorheen de ruimte en tijd
- Effect op de gemeenschap afhankelijk van grootte en samenstelling van gemeenschap waar de organismen of modules
  - o Vandaan komen
  - o Terecht komen
- Ruimte: wegschieten, met wind, water
- Tijd: zaadbank
- Vasteland-eiland model
  - o Alle soorten die mogelijk aanwezig kunnen zijn bevinden zich op het vasteland en van daaruit zullen verbreiden naar de eilandjes toe
- Eiland model
  - o Elk verschillend habitat beschouwen als ontvanger en uitzenden van soorten

### 1.4 DRIFT

- Willekeurige/ random veranderingen in de relatieve abundantie van soorten, met toevallige uitkomsten
- Moran model:
  - o Stel: geïsoleerd eiland met 16 bomen, van 2 ecologisch identieke soorten (zelfde kans op sterfte en op reproductie) in gelijke relatieve abundancies
  - o 1 van de 2 soorten zal gaan domineren (na 90 generaties); niet altijd het geval soms kunnen ze na 90 generaties beiden voorkomen
    - ⇒ Altijd andere simulaties: volledig ad random
- Conclusie:
  - o Kans dat soort dominant wordt is afhankelijk van initiële relatieve abundantie
  - o Snelheid omgekeerd evenredig met de grootte van gemeenschap
    - In kleine gemeenschappen, zal 1 soort snelle dominant worden en de andere soort weg domineren

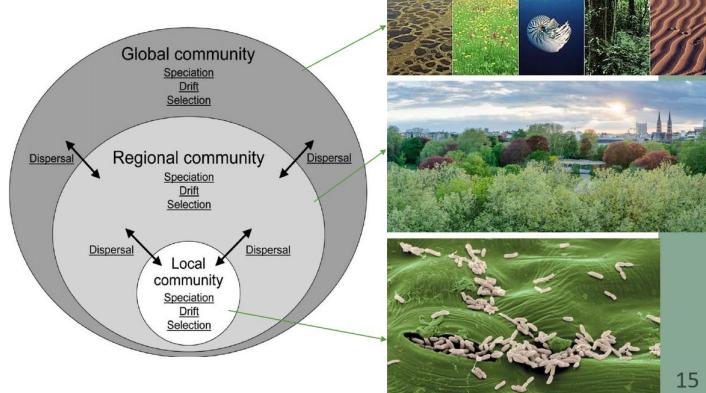
### 1.5 SELECTIE

- Door deterministische verschillen in fitness tussen individuen van verschillende soorten
  - o Populatiegroeiselheid/ individu, of
  - o Verwachte hoeveelheid nakomelingen/ individu over een bepaalde tijd
    - Intrinsieke groeiselheid  $r$
- Bepaald door kenmerken van soorten die maken dat ze beter of net minder goed aangepast zijn in een welbepaald milieu
  - o Eigenschappen van de soorten zelf
  - o De omgeving waarin ze groeien
- 2 types van selectie
  - o Constante selectie
    - De ene soort wordt op een constante manier bevoordeeld over de andere soort
    - Dat deze dus een hogere fitness vertoont
    - Bv. Als klimaat een voordeel biedt aan de ene soort ten nadele van de andere (zie niche theorie)
  - o Negatieve en positieve densiteits-afhankelijke selectie
    - Directe interacties tussen soorten en tussen individuen van dezelfde soort:
      - o Intraspecifieke competitie:
        - ❖ Fitnessnadeel bij hoge densiteit populatie: beperkte hulpbron
        - ❖ Fitnessvoordeel bij hoge densiteit (bv. Bij samen jagen, het milieu wijzigen op een manier zodat conspecifieke individuen bevoordeeld worden)

- Interspecifieke competitie:
  - ❖ De meest effectieve exploitant vd gedeeld, limiterende hulpbron drijft andere soort tot extinctie omdat hulpbronconc zo laag wordt dat andere soort niet kan overleven
  - ❖ Meerde hulpbronnen: coexistente mogelijk
- Predatie, begrazing, ziekte
- Indirecte interacties via voedsel web
- Combinaties & variaties in selectie doorheen tijd en ruimte

#### 4 PROCESSEN:

- Ruimtelijke schaal



15

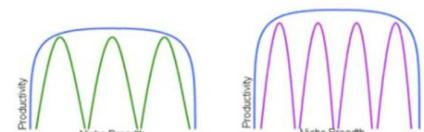
#### 2 PATRONEN IN RIJKOM & DIVERSITEIT

##### 2.1 INLEIDING

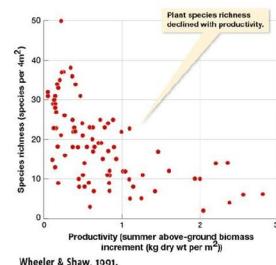
- Maar 86% van de eucaryotische soorten zijn niet bekend/ beschreven
- Record van hoogste soortenrijkdom van planten:
  - Tropisch regenwoud (Ecuador): 942 soorten op 100 m x 100 m
  - Tropisch laaglandregenwoud (Costa Rica): 233 soorten op 10 m x 10 m
  - Berggrasland (Argentinië): 89 soorten op 1m x 1 m
  - Gematigd kalkrijk graslanden (Tsjechië): 43 soorten op 0,1 m<sup>2</sup>
- Soortenrijkdom dieren:
  - Globaal
    - Bepaalde plaatsen in de wereld waar veel meer dieren & vaatplanten voorkomen dan elders
  - Lokaal
    - Verschillende bossen en graslanden in Vlaanderen vertonen eveneens grote verschillen in soortenrijkdom en diversiteit in gemeenschappen

##### 2.2 PRODUCTIVITEIT & NUTRIËNTENBESCHIKBAARHEID

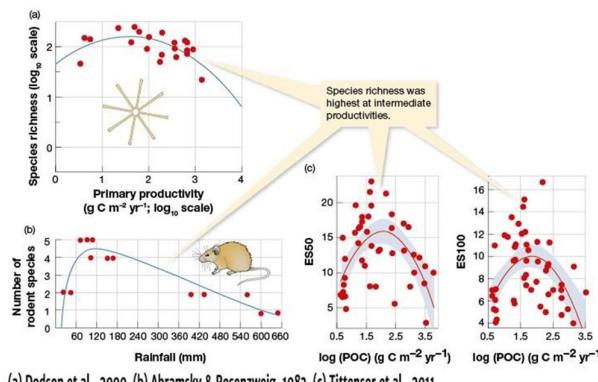
- Positief verband met S:
  - Planten: productiviteit van omgeving afhankelijk van limiterende voedingsstof of omgevingsconditie
    - Breder gamma in aantal hulpbronnen: S stijgt
    - Hogere aanvoer van hulpbronnen:
      - Aantal individuen per soort stijgt
      - Zeldzame hulpbronnen kunnen voldoende abundant worden zodat meer soorten kunnen gedijen, vnl. specialisten: S stijgt
- ⇒ Linkse figuur
  - Lagere productiviteit bv. door een limiterende hoeveelheid N in de bodem
  - Er kunnen 3 soorten groeien met een vrij brede niche
- ⇒ Rechtse figuur
  - Grottere productiviteit
  - Er kunnen 4 soorten groeien met een smallere niche, waardoor er meer individuen binnen een soort kunnen voorkomen
  - Er is meer plaats voor specialisten
- Dieren: productiviteit volgtzelfde trend als voor planten agv veranderingen in de basis van de voedselketen



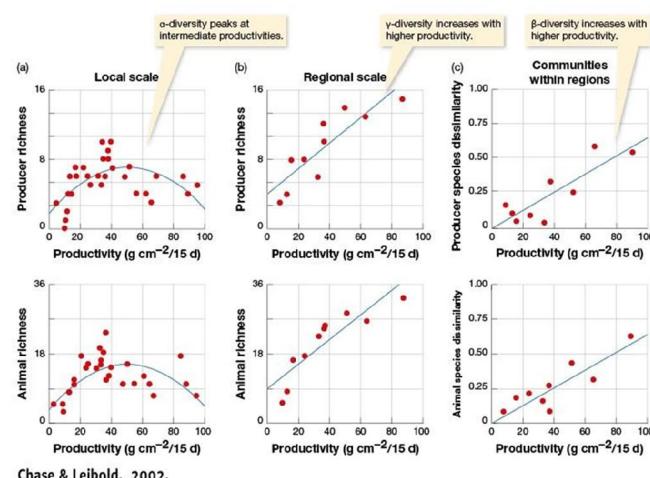
- Voorbeelden
  - o S vissen ifv productiviteit fytoplankton
    - Soortenrijkdom vissen neemt toe met toenemende productie fytoplankton
  - o S zadenetende knaagdieren & mieren ifv precipitatie
    - Soortenrijkdom zadenetende knaagdieren en mieren neemt toe met toenemende neerslag
- Negatief verband met S: *paradox of enrichment*:
  - o Voor planten vaak lage S bij hoge productiviteit
  - o Vnl. bij menselijke activiteiten die aanleiding geven tot verhoogde nutriëntenconcentraties (N,P): eutrofiëring
  - o Verrijking leidt tot snelle populatiegroei van enkele soorten, waardoor andere soorten worden onderdrukt en uitsterven
    - Sommige soorten kunnen die verhoging in N vertalen in een sterke toename van hun biomassa, waardoor andere soorten (die dat niet kunnen) wegkwijnen
  - o Voorbeeld: Calciumrijk veengebied in UK
    - X-as: Productiviteit in biomassa
    - Y-as: soortenrijkdom van planten
    - Duidelijk negatief verband
- Parabolisch verband met S:
  - o S lag bij lage productiviteit door gebrek aan hulpbronnen
    - Zoals bij positief verband
  - o S laag bij hoge productiviteit door snelle competitieve exclusie
    - Zoals bij negatief verband
  - o S hoog bij gemaatigde productiviteit
    - ⇒ Geeft zowel kenmerken van positief verband als negatief verband
    - Kan zijn dat de vorige verbanden maar een deel van het patroon in kaart hebben gebracht en dus dat uiteindelijk alles een parabolisch verband heeft



- Voorbeelden:
  - o Aantal fytoplanktonsoorten in een meer tgv fytoplanktonproductiviteit
  - o Soortenrijkdom van woestijnknaagdieren tov precipitatie (maat voor productiviteit van planten)
  - o Soorten diversiteit van zeeslakken op bodem tgv hoeveelheid vaste organische koolstof afkomstig van het zeeoppervlak



- Sommige studies tonen geen verband met S aan:
  - o Maar wel ruimtelijke schaal !
    - $\alpha$ -diversiteit daalt of parabolische relatie
    - $\gamma$ -diversiteit stijgt



### 2.3 ENERGIE

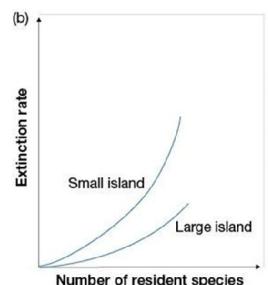
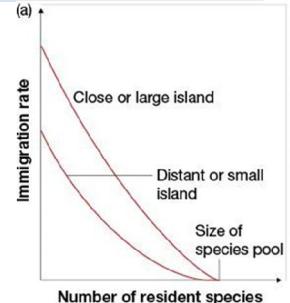
- Indicatoren van E:
  - o Potentiële evapotranspiratie (PET, mm/jaar)
  - o Jaarlijkse gemiddelde temperatuur (MAT, °C)
- Direct effect:
  - o Hogere T° voor langere periode = langere periode dat soort actief kan zijn
  - o Hogere metabolisme activiteit (groei en productie)
  - o Kleinere kans op schade door koude of vorst
- Indirect effect:
  - o Stuurt productiviteit (NPP) aan
    - Verband tussen neerslag & NDVI en soortenrijkdom

### 2.4 SOORT-OPPERVLAKTE-RELATIE

- Aantal soorten dalen als oppervlakte daalt
- 'Eilanden'
  - o Habitat of site wordt beschouwd als eiland
  - o Niet alleen in de oceaan, kan ook een groen gebied in stad zijn
- Verklaring:
  - o Grottere gebieden hebben meer verschillende habitatten (spatiaal variabele selectie)
    - Maakt het mogelijk om aan meerdere soorten een plaats te geven in de habitat
  - o Extinctiesnelheid groter op kleinere eilanden:
    - Hoe meer soorten, hoe groter de kans op competitieve exclusie terwijl de populatiegrootte van elke soort kleiner zal zijn op kleinere eilanden
    - → Op kleinere eilanden grottere kans op extinctie (drift)
- Voorbeelden:
  - o Vlinders, reptielen, vleermuizen etc.

### 2.5 OPPERVLAKTE EN ISOLATIE: EQUILIBRUMTHEORIE VAN EILANDBIOGEOGRAFIE

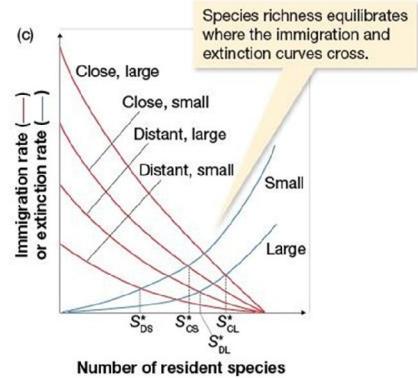
- S op een eiland is dynamisch evenwicht tussen immigratie en extinctie
- Immigratie en extinctie = f(grootte, isolatie)
  - a) Immigratie (door dispersie van soorten)
    - o Op t=0:  $S_{eiland} = 0$ 
      - Eiland is nog niet gekoloniseerd
    - o  $S_{eiland}$  stijgt als de immigratie daalt
      - Hoe meer soorten er aanwezig zijn, hoe kleiner de kans dat er nog nieuwe soorten bijkomen
    - o Als  $S_{eiland} = S_{bron}$ : immigratie = 0
      - Er is geen enkele nieuwe soort die er nog kan bijkomen, alle soorten zijn reeds aanwezig op het eiland
    - o Als eiland dichtbij: snellere immigratie
      - Kolonisatoren hebben een grotere kans om het eiland te bereiken als het zich dichter bij bevindt
    - o Als eiland groot: snellere immigratie
      - Een groter eiland vormt een groter doel voor kolonisatoren dan kleine eilanden
  - b) Extinctie (door drift en selectie)
    - o  $S_{eiland} = 0$ : extinctie = 0
      - Als eiland geen soorten heeft, dan kunnen er geen soorten uitsterven
    - o  $S_{eiland}$  stijgt dan stijgt de extinctie
      - Als eiland kleiner dan is de extinctie groter
        - Er kunnen zich slechts kleine populaties op kleine eilanden ontwikkelen
- Netto-effect:
  - o Dynamisch evenwilibrium  $S^*$  waar extinctie = immigratie
    - $S < S^*$ :  $S$  stijgt, met immigratie > extinctie
    - $S > S^*$ :  $S$  daalt, met immigratie < extinctie
  - o  $S^*$  groter als eiland groot en/of dichtbij
  - o  $S^*$  klein als eiland klein en/of veraf



- 4 voorspellingen:
  1. Het aantal soorten op een eiland zal uiteindelijk min of meer cte zijn in tijd
  2. Resultaat van continue turnover van soorten, nl. lokale extinctie en immigratie
  3. Grote eilanden dragen meer soorten dan kleine
  4. Soortenrijkdom neemt af met toenemende afstand/ isolatie van het eiland
- Tijd nodig om evenwicht te bereiken
  - o De mens kan het wel onmogelijk maken dat soorten eiland koloniseren
  - o Speciatie (evolutie van soorten) moet ook in rekening gebracht worden

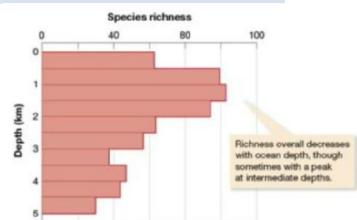
## 2.6 HOOGTE-GRADIËNT

- Verschillende relaties vastgesteld met hoogte:
  - o Stijgend, dalend of parabolisch
- Verklaring: met stijgende hoogte:
  - o Minder EN: T° & kortere groeiperiode of fysiologische stress door klimaatextremen
  - o Meer neerslag: hogere productiviteit
  - o Kleinere oppervlakten en meer geïsoleerd van gelijkaardige habitats



## 2.7 DIEPTE-GRADIËNT

- Vergelijkbaar met hoogte-gradiënt (verandering in omstandigheden), S daalt met diepte
  - o Licht en nutriënten dalen met de diepte
  - o Maar soms hoogste soortenrijkdom op 1 km diepte, waarschijnlijk door continue voorspelbare omgeving
  - o Maar bodem is helemaal anders van structuur dan wateroppervlak en is soortenrijk

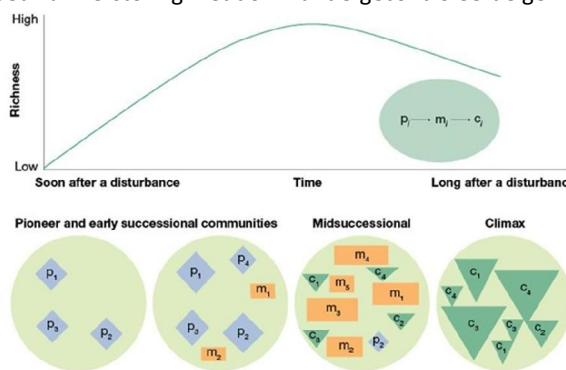


## 2.8 PREDATIE

- S hoger bij matige predatie:
  - o Laat toe competitief zwakkere soorten te samenleven met competitief sterkere soorten
  - o Predator-gemedieerde co-existentie
- S lager bij intense predatie:
  - o Door hogere kans dat prooisoort uitsterft door over predatie
- Parabolische relatie:
  - o Hoogste S bij intermediaire predatie
  - o Komt enkel voor indien predator jaagt op competitief sterkste soort
- Toepassing: kleine ratelaar: éénjarige hemiparasiet op grassen inzetten in natuurherstel
  - o Deel van fotosynthetische producten aftappen van grassen (competitief sterkste soort)
  - o Hemiparasiet zorgt ervoor dat grassen worden verzwakt
  - o → Zorgt ervoor dat competitieve exclusie wordt voorkomen

## 2.9 VERSTORING

- Invloed van verstoring met dominantie-gecontroleerde gemeenschap: successie



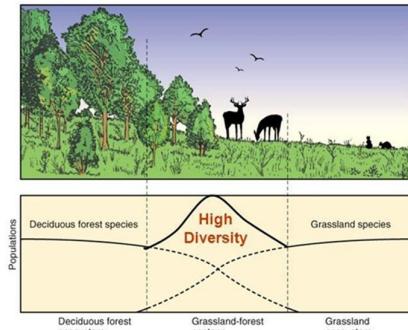
- Frequentie verstoring opdrijven:
  - o Hoge frequentie: meeste patches in vroeg stadium met weinig soorten
  - o Lage frequentie: veel patches in laat stadium met dominantie van enkele soorten
  - o → intermediate disturbance hypothesis:
    - Hoogste S als frequentie niet hoog en niet laag

## 2.10 RUIMTELIJKE HETEROGENITEIT

- Hoe heterogener de omgeving, hoe meer variatie binnenin het habitat
  - o Variatie op zeer kleine schaal
    - = Microhabitat = kleine omgeving habitat
  - o Hoe meer micro-habitatten er zullen optreden
    - Verschillen ook in klimaat
    - = Microklimaat
  - o Hoe mogelijkheden om te verstoppen voor predatoren etc.
    - ⇒ S stijgt
- Dieren: volgen structurele & taxonomische diversiteit van planten
  - o → Door abiotiek of biotiek
- Voorbeelden:
  - o Positief verband tussen de soortenrijkdom van vaatplanten en de index van spatiale heterogeniteit (berekend op basis van substraat, bodem pH etc.)
  - o Aantal spinnen dat leeft op Douglastakken neemt toe met de structurele diversiteit vd takken

## 2.11 RANDEFFECTEN

- Rand of ecotoon = overgang tussen 2 aangrenzende habitatten, vormt ecologische gradiënt
- Kern vs. Rand verschillen in
  - o Abiotiek (micro-klimaat)
  - o Biotiek (structuur, samenstelling, diversiteit van planten)
  - o F(vorm, grootte, indringingspiepte)
    - Hoe groter de habitat, hoe kleiner de verhouding van rand tot kern
    - Als de habitat kleiner wordt, zal het aandeel van de rand toenemen
- S stijgt of daalt door randeffecten door specialistensoorten:
  - o Kernsoorten dalen
    - Omdat het kerngebied zal afnemen door de randeffecten
    - Bv. wanneer een weg wordt aangelegd door een bos
  - o Rand/ ecotoonsoorten stijgen (geleidelijk) of dalen (scherpe overgang)
    - Nemen toe als de totale randoppervlakte toeneemt (optimistisch)
      - o Enkel bij een geleidelijke overgang van grasland naar bos
      - o Niet realistisch (zoals in Vlaanderen)
    - Nemen af door hele scherpe overgang van grasland naar bos
      - o Niet geschikt voor randsoorten, noch voor kernsoorten



## 2.12 LATIDUNINALE GRADIËNT

- Soortenrijkdom hoogst aan de evenaar en neemt af naar de polen toe
- Bv. tropisch regenwoud > 50% van soorten slechts ±5% van aardoppervlak
- Vrij universeel
- Maar...
  - o Patroon geldt niet voor bacteriën
  - o Lage diversiteit aan evenaar en aan polen, maar hoogste bij gematigde klimaten
- Verklarende factoren?

### 2.12.1 ENERGIE

- Op grote schaal:
  - o Positieve relatie tussen S en productiviteit
  - o Positieve relatie tussen S en E
- E-input beïnvloedt:
  - o Rechtsreeks metabolisme en de gevolgen daarvan op alle trofische niveaus
  - o Primaire productie

### 2.12.2 KLIMAATVARIATIE: SEIZOENALITEIT

- Seizoernaliteit aan tropen is veel minder dan aan polen
  - o Minder variatie in klimaat door seisoenen
- Seizoenaal-veranderende omgeving:
  - o Verschillende soorten aangepast aan verschillende condities doorheen jaar
  - o → Meerdere soorten kunnen samenleven dan in een constante omgeving <-> continue
- Niet-seizoendaal omgeving
  - o Soorten hebben de kans om te specialiseren
- Voorbeelden
  - o Negatief verband tussen S van vogels, zoogdieren en gastropoden en klimaatvariatie als bereik in maandelijkse gemiddelde T°, van Noord-Amerika tot Panama
  - o Gemeenschappen in abyssale vlaktes: geen licht, lage T°, afhankelijk van detritus, toch rijke gemeenschap door buffering fluctuaties aan zeeoppervlak

### 2.12.3 KLIMAATVARIATIE: DUIZENDEN JAREN

- Tropen bestaan langer & minder verstoord terwijl gematigde streken nog herstellende zijn van laatste ijstijd (ijskap)
- MAAR,
  - o Tropische gebieden zijn even goed verstoord door klimaatverandering, waarbij de tropische soorten zich moesten staande houden in klein 'refuges'

### 2.12.4 ANDERE VERKLARENDE FACTOREN

- Herhaalde fragmentatie tropen?
  - o Dit zou geleid hebben tot hoger allopatrische speciatie
  - o Fragmentatie heeft er voor gezorgd dat verschillende populaties van elkaar werden afgesneden, waardoor andere soorten konden ontstaan
- Structurele heterogeniteit tussen evenaar en polen?
  - o  $\beta$ -diversiteit zou afnemen naar polen toe
- Meer predatie? Oorzaak of versterkend effect?

## Hoofdstuk 7: ecosystemen I

### 1 ENERGIESTROMEN

Belangrijk als men wil weten hoe ecosystemen in elkaar zitten & hoe deze functioneren

- Zicht krijgen op belangrijke routes langswaar E, materie & nutriënten gaan stromen
  - o Vb. nutriënten: N, C, ...
- Belangrijk hoe omzetting: E → planten → herbivoren →...
- Omdat: als verstoring in ecosysteem => ecosysteem kan anders beginnen functioneren
  - o Vb. verstoring: organisme verwijderen uit ecosysteem
  - o => zicht op krijgen
- Vb. lang & hard op walvissen gejaagd
  - o Men ging ervan uit dat walvissen interessant waren voor allerlei producten & dat ze voor de rest niet veel invloed hadden
  - o MAAR blijkt dat walvissen een grote invloed hebben op functioneren vd oceanen
    - Reden: walvissen zijn heel groot & heel diep kunnen duiken
      - Waterlagen die niet mengen met elkaar, toch gaan versturen
      - Nutriënten terug beschikbaar in fotische zone → productie die er anders niet zou zijn
      - => ecosysteem voldoende nutriënten

### 1.1 DE ROL VAN E IN ECOLOGIE

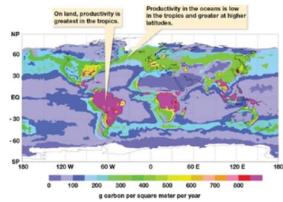
- **Wet vd thermodynamica:** universum beweegt standvastig naar een grotere entropie (wanorde) & een afnemende orde
- **MAAR biologische systemen:** zijn plaatsen v gelokaliseerde orde, onderhouden door een continue instroom v E die tegen de algemene entropie-trend tegengaat
  - o = zeer geordende systemen
    - Vb. heel grote regelmaat in boscosystemen (bep. diersoorten, plantensoorten...)
    - Bos kan blijven bestaan omdat er een continue instroom is v E die de entropie gaat tegengaan

- Alle biologische entiteiten (ecosystemen, organismen) vereisen deze ctue instroom v E
  - o Om zo hun activiteiten & structuur te onderhouden
  - o Net zoals ze een instroom v materie nodig hebben voor hun constructie
  - o => Moeten biomassa kunnen aanmaken
    - Wordt eventueel op hogere trofische niveaus gebruikt
- Geldt voor individuele organismen, maar ook populaties, gemeenschappen & ecosystemen
- In dit hoofdstuk: Onderzoeken vd complexe interactie v E en materiestromen die voorkomen in ecosystemen, en manieren op dewelke deze stromen hun interacties variëren tussen biomen
- Enkele begrippen:
  - o **Staande biomassa** = het geheel v levende organismen op een eenheidsoppervlakte
    - Boscosystemen: staande biomassa = logisch
      - MAAR geldt ook voor biomassa die onder de grond zetten
    - Eenheidsoppervlak: vierkante meter of hectare => afhankelijk v systeem dat beschouwd wordt
  - o **Biomassa** = de massa organismen per eenheid grond- of wateroppervlakte
    - Uitgedrukt op verschillende manieren:
      - Energie ( $J m^{-2}$ )
      - **Droog** organisch materiaal ( $g m^{-2}$ )
        - o Vb. Cactus als hij uitgedroogd is
      - Massa C ( $g C m^{-2}$ )
        - o Belangrijk: eenheid v structuur + belangrijk voor klimaat wijzigingen
  - o **Primaire productiviteit** = de snelheid waarmee biomassa per eenheid of volume w aangemaakt door fotosynthese
    - = productiviteit geleverd door de autotrofe organismen
    - Uitgedrukt als:
      - Energie ( $J m^{-2} d^{-1}$  of  $J m^{-2} j^{-1}$ )
        - o Vb. zonnestraling
      - Droege biomassa ( $g m^{-2} d^{-1}$  of ton  $m^{-2} j^{-1}$ )
      - Massa C ( $g C m^{-2} d^{-1}$ )
    - => altijd genormaliseerd per oppervlakte-eenheid (volume-eenheid voor water) en per tijdseenheid ~ fluxintensiteit
  - o **Bruto primaire productiviteit (BPP)** = totale vastlegging v E door fotosynthese
    - = hoeveel C, biomassa, E aanmaken adhv het fotosyntheseproces
    - Aangemaakt door autotrofen
      - = alle planten die aan fotosynthese kunnen doen
    - Autotrofen = levende organisme: een gedeelte hiervan w gerespireerd door primaire producenten en is verloren voor het ecosysteem als respiratieluwte ( $R_{auto}$ )
      - = autotrofe respiratie
  - o **Netto primaire productiviteit (NPP)** = geheel van wat we hebben vastgelegd
    - = BPP -  $R_{auto}$
    - = actuele productiesnelheid v nieuwe biomassa beschikbaar voor consumptie door heterotrofe organismen (bacteriën, fungi en dieren)
  - o **Secundaire productiviteit** = productiviteit die veroorzaakt w door heterotrofen
    - DUS:
      - Plantaardig (autotrofen) materiaal geconsumeerd door heterotrofen
      - Heterotrofen maken een bepaalde hvl biomassa aan = secundaire productiviteit
    - = productiesnelheid v biomassa door heterotrofen
  - o **Netto ecosysteemproductiviteit (NEP)**
    - = BPP – respiratie v alle organismen in het ecosysteem ( $R_{tot}$ )
    - = NPP – respiratieluwte vd heterotrofen organismen ( $R_{het}$ )
      - Alle heterotrofe organismen = fungi, bacteriën & dieren
    - = netto accumulatiesnelheid/ verlies vh organisch materiaal
  - o **Levend consumenten systeem**
    - Deel vd primaire productie w geconsumeerd door herbivoren
    - Herbivoren w op hun beurt geconsumeerd door carnivoren
    - DUS: organismen die zich gaan voeden met levende organismen
  - o **Afbraaksysteem (= decomposer system)** = deel v NPP dat niet w gegeten door de herbivoren
    - Vb. grasveld dat deels w begraasd: niet begraasde deel w verteerd door het afbraaksysteem
      - Systeem sterft op bepaald moment af: dode gras = detritus

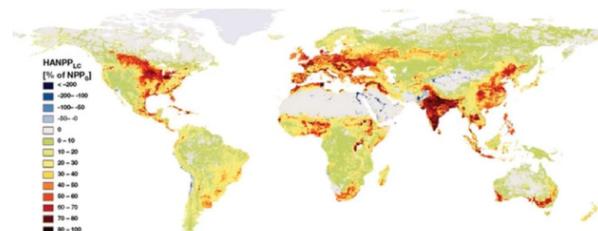
- **Detritus** = dood organisch materiaal
- **Afbrekers** = bacteriën & fungi die instaan voor de afbraak v detitus
  - Vb. boscosysteem
    - Bladeren gaan gedeeltelijk w opgegeten of niet (afgeworpen)
    - Bladeren sterven af op einde vh groeiseizoen & komen op de bodem
    - => verteerd door bacteriën en fungi
- **Detrivoren** = dieren die detritus eten
  - = aaseters
  - Vb. gieren

## 1.2 GEOGRAFISCHE PATRONEN IN PP

- Gemeenschappen en ecosystemen op aarde: hangen voor hun energie voornamelijk af vd NPP
  - NPP: kan w bereikt door planten, algen & andere primaire producten (foto synthetiserende bacteriën)
- Globale C cyclus
  - NPP is cruciaal voor de globale C cyclus
    - Reden: opname van atmosferische CO<sub>2</sub>
      - => cruciaal voor de globale klimaat wijzigingen
    - (!) CO<sub>2</sub> = belangrijke rol in huidige klimaatproblematiek, maar er zijn ook wel heel veel andere elementen die op termijn belangrijk gaan w
      - Vb. N (politiek gezien een heel belangrijke rol spelen => w heel veel uitgestoten door de mens), P
  - Ook de heterotrofe respiratie is belangrijk
    - = vrijstelling v CO<sub>2</sub> id atmosfeer
    - Vb. afbraak v dode bladeren door schimmels en bacteriën
      - => CO<sub>2</sub> komt vrij (gedeeltelijk) id atmosfeer
  - => NEP bepaalt de netto invloed vd CO<sub>2</sub> uitwisseling tussen ecosystemen en de atmosfeer
    - NEP = balans tussen NPP & R<sub>het</sub>
- NPP varieert enorm over de aarde
  - **Opm:** zowel in terrestrische als aquatische ecosystemen
  - Land: NPP = grootst in tropische gebieden
  - Aquatisch: NPP = hoogst in oceanen op iets hogere breedteligging
- NPP variaties over de wereld
  - Hoogste snelheden: 800 g C m<sup>-2</sup>j<sup>-1</sup> (grootte orde getallen kennen)
    - Locaties:
      - Tropische regenwouden
      - Moerassen, estuaria & grote kelpwouden
        - Kelp = grote bruinwieren id oceaan
        - MAAR zijn maar heel beperkte oppervlakten vanuit de ruimte
          - Dus minder belangrijke op wereldniveau
      - => zijn dus heel productieve ecosystemen
        - Voldoende beschikbaarheid van water & nutriënten & energie-aanlevering => hoge producties
    - Iets lagere NPP (nog steeds hoge) snelheden: 300-600 g C m<sup>-2</sup>j<sup>-1</sup>
      - Locaties:
        - Gematigde bossen & graslanden
        - Tropische savannes
        - Opwellingszones
        - Grootste gedeelte vd Noord-Atlantische oceaan boven 40°NB
    - Laagste NPP op aarde: 50-150 g C m<sup>-2</sup>j<sup>-1</sup>
      - Locaties:
        - Woestijnen
        - Subtropische gyres vd oceanen
  - **Opm.** De voorgestelde NPP waarden zijn deze in natuurlijke ecosystemen, zonder menselijke verstoring
    - (!) Mensen hebben een dramatische invloed op het landgebruik & snelheden vd NPP over landmassa's van de aarde;
      - Ongeveer 1/3 vd ijsvrije landoppervlakte w gebruikt voor landbouw
      - + er zijn heel veel streken waar er te weinig water is voor aan landbouw te doen
      - => van geschikte ecosystemen: heel groot percentage gebruikt door de mens



- De **totale potentiële NPP** v natuurlijke ecosystemen w geschat op  $100 \text{ Pg C m}^{-2}\text{j}^{-1}$ 
  - o Zonder menselijke beïnvloeding
  - o  $\text{Pg} = 10^{15} \text{ g}$
  - o Hiervan w iets meer dan de helft geproduceerd in terrestrische ecosystemen & iets minder dan de helft in oceanen
    - => gemiddelde NPP op land hoger (aarde: 70% oceaan, 30% land)
  - o Groot deel van de primaire productiviteit vindt plaats in tropische gebieden
    - Het belangrijkste bioom in termen v NPP = tropisch regenwoud
      - Gaat globaal genomen 15% vd NPP (C) voor zijn rekening
      - Normaliseren voor opp: 30% vd terrestrische opp
    - Gevolgd door tropische savannes (zelfde grootte ordes)
    - Reden:
      - Hogere snelheden: aanwezig zijn van hoge T en voldoende water
      - Uitgestrekte oppervlakten die beide ecosystemen in beslag nemen (voor zo lang dit nog het geval is)
        - Tropisch regenwoud heel snel ontbost:  $45\,000 \text{ km}^2$  per jaar
        - => 1 voetbalveld/ seconde
- Menselijke toe-eigening vd NPP
  - o Cumulatief gezien w bijna  $\frac{1}{4}$  vd potentiële NPP verloren door toe-eigening door de mens
    - 53% door oogsten van landbougewassen & hout
    - 40% door verminderde productiviteit vh gebied
      - Vb. bodemdegeneratie door stedelijke en substedelijke ontwikkeling
        - Natuurlijke achtergrond: nog bos, heide of grasland
      - => minder productiviteit, minder C vastleggen op deze plaatsen
    - 7% door antropogene geïnduceerde branden
      - Locaties
        - Tropische regenwouden
        - Ook in Portugal
        - N-Amerika, Alaska
      - => heel veel menselijke geïnduceerde branden
      - **Opm.** groot deel van branden = natuurlijk (zeker in VS)
  - o Eén soort neemt beslag op  $\frac{1}{4}$  vd potentiële NPP
    - Mens als diersoort heeft enorme impact op (functioneren) van de aarde
    - Zoals geen enkel ander dier dit heeft
  - o Patroon van toe-eigening is niet uniform:
    - Waar NPP laag is => minder menselijke beïnvloeding
      - Vb. toendra & woestijnen
      - Minder interessant om te wonen
    - T.o.v.: op sommige plaatsen met een zeer hoge NPP is de toe-eigening vd mens <20%
      - => is tot nu toe vrij beperkt gebleven, maar we zien ook hier een steeds grotere impact
      - Vb. regenwouden vd Amazone in Latijns Amerika & Congo in Afrika & in meeste savannes van Afrika
      - Nu: veel productieve ecosystemen nu ook door de mens ingenomen
- Kaart:
  - o NA: heel grote gebieden waar grote impact zal zijn
  - o Brazilië: grote aantasting = heel belangrijk
    - => natuurlijk ecosysteem al enorm aangetast
  - o Centraal Afrika: aantasting meestal minder
    - **Opm.** op sommige plaatsen heel hoge toe-eigening
    - Europa, China, Australië, Indonesië, ...
  - o Zeer sterk toe-eigening van NPP: heel India
    - Meer dan 1 miljard mensen leven in dit land
    - => maakt het land enorm gevoelig
      - Veel land naar landbouw
      - Enorme gevoeligheid voor neerslag
        - Neerslag via moesson = in gevaar gebracht door klimaatveranderingen
        - => kleine vermindering neerslag kan dramatische gevolgen hebben
  - o Egypte: verhoging v NPP door irrigatie (voor landbouw)
    - Produceren op plaats waar normaal geen productie zal zijn

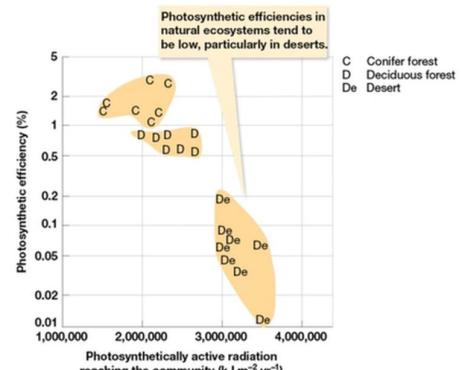


### 1.3 FACTOREN DIE DE TERRESTRISCHE PP (= PRIMAIRE PRODUCTIVITEIT) BEPERKEN

- Wat regelt de terrestrische PP?
  - o Bronnen: Zon, CO<sub>2</sub>, waterbeschikbaarheid & bodemnutriënten
    - Hoe meer groepen er gebruik van maken, hoe minder er zijn voor andere organismen
    - => worden beïnvloed door individuen & populaties
  - o Condities: Temperatuur
    - Wordt weinig beïnvloed door individuen & populaties
    - Wel: aanpassing mogelijk
      - Vb. Regenwouden: meer beschaduwing onder bomen dan in open lucht → microklimaat
      - Maar onder bomen is microklimaat grotendeels hetzelfde
    - => niet omdat bepaald individu veel T opneemt, dat er minder T is voor een ander individu
- Atmosferische CO<sub>2</sub> concentratie
  - o ~0.03-0.04% = 300-400 ppm vd atmosferische gassen
  - o Conc ± gelijk op aarde
    - Gaat niet in die maten variëren dat er een verschil is tussen ecosystemen/biomen dat kan worden verklaard door verschil in [CO<sub>2</sub>]
  - o Neemt toe door antropogene factoren
    - => productiviteit v bepaalde plantengroepen beïnvloeden tov anderen
      - Hoe? Nog niet helemaal duidelijk (mss door biochemische aanpassingen geneutraliseerd)
- Zonnestraling, beschikbaarheid van water & nutriënten, T
  - o Variëren wel zeer sterk van plaats tot plaats
  - o => allemaal kandidaat voor limiterende factoren (als gevolg v variatie)

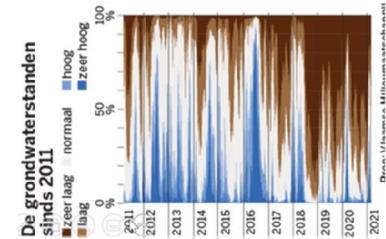
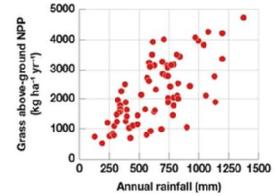
#### ZONNESTRALING:

- Hoeveelheid zonnestraling varieert per locatie
  - o 0 - 5 J m<sup>-2</sup> min<sup>-1</sup> + seizoenale variatie
  - o Polen:
    - Winterhalfjaar = geen zonnestraling
    - Zomerhalfjaar = zon gaat nauwelijks onder gedurende de nacht
  - o Evenaar:
    - Daglengte varieert heel weinig doorheen het jaar
    - ± 12 u
- Als al de straling geleverd door de zon & het aardopp. bereikt zou w omgezet in plantbiomassa (= fotosynthetische efficiëntie van 100%)
  - → 10-100 maal meer plantenbiomassa dan wat we nu hebben
  - o Actuele efficiënties < enkele procenten
    - Coniferenbestand: 1-3 %
    - Bladverliezend bos: 0.5-1%
    - Woestijnen: 0,01-0,2% (ondanks hoge E input)
    - Gewassen onder quasi ideale omstandigheden: 3-10%
      - Landbouwgewassen, voorzien van nodige meststoffen, voldoende water
    - => doorgaans 1%
- Actuele efficiënties: figuur
  - o X-as = fotosynthetisch actieve straling (400-700nm)
  - o Y-as = fotosynthetische efficiëntie
    - **Opm.** logaritmische as
  - o Conclusies:
    - Woestijnen: Heel lage efficiënties, heel hoge straling (= toevoer v zonneE)
      - Door gebrek aan water
    - Loofbossen: omhoog
      - Minder lichtbeschikbaarheid
    - Coniferen: nog hogere efficiëntie
      - Nog minder lichtbeschikbaarheid
      - Gevolg van hebben van naalden ipv bladeren + altijd groen



## BESCHIKBAARHEID VAN WATER

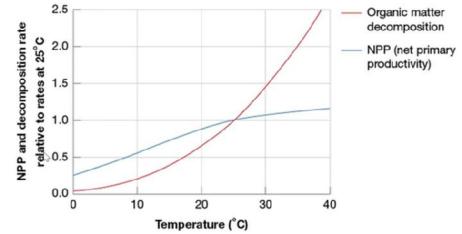
- Zonnestraling kan meer efficiënt w gebruikt als al de andere bronnen in voldoende hvl aanwezig zouden zijn
  - o Bewijs: hogere efficiënties in PP in landbouwecosysteem op bepaalde plaatsen
    - Vb. arme zandbodem van Kempen → productiviteit op landbouwgebieden (waar w geïrrigeerd) veel hoger dan op natuurlijke bodem)
- De kritische factor is dikwijls **watertekort**
  - o Belangrijk gegeven: Celiinhoud heeft nood aan water om aan fotosynthese te kunnen doen (+ om te functioneren)
    - + water = onderdeel vd fotosynthese
    - Maar vooral het voldoende gehydrateerd houden vd cel is belangrijk
  - o Sterke correlatie tussen neerslag en productiviteit: figuur
    - Savanne ecosysteem
    - Y-as = bovengrondse grasproductie (ook al is er ook ondergronds)
    - X-as = jaarlijkse neerslag
    - Duidelijk verband
- Globale patroon in NPP in terrestrische ecosystemen w gecontroleerd door neerslagpatronen & beschikbaarheid van water
  - o (!) het is niet omdat het ergens veel neerslag is, dat het ter beschikking is voor ecosystemen
    - Vb. heel veel water afgevoerd in gebergtegebieden
  - o Neerslag kan ander effect hebben op waterbeschikbaarheid op verschillende plaatsen
    - Vb. dezelfde hvl neerslag in de woestijn of in een polair gebied, zal een heel verschillend effect hebben
      - In woestijn: enorm grote verdamping
  - o => Beschikbaarheid van water: gecontroleerd door balans tussen neerslag & verdamping
- Figuur: grondwaterstand in Vlaanderen sinds 2001
  - o X-as: jaartallen
  - o Bruin: zeer lage grondwaterstand
    - Neemt tijdens de laatste jaren toe
  - o Verklaring voor de toename vd lage grondwaterstand tijdens de laatste jaren:
    - Minder neerslag gevallen de voorbije periode
    - Toename van de gemiddelde T => grotere verdamping
    - Mens: veel water consumeren
      - Oppompen van grondwater zorgt voor grote daling van de grondwatertafels
  - o Steeds grotere droogte in België (Vlaanderen)
    - => veel soorten planten (vooral bomen) zijn de voorbije jaren afgestorven



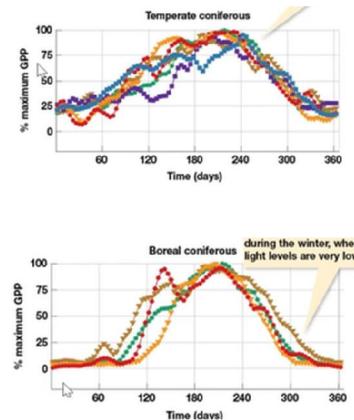
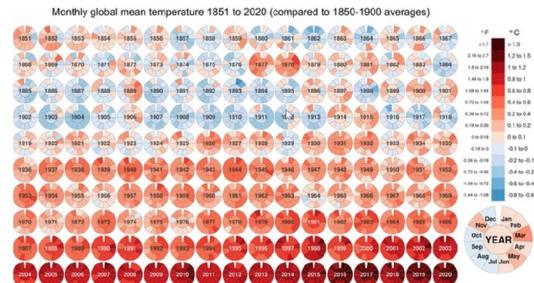
## TEMPERATUUR

- Heeft op 3 manieren invloed o NPP
  - o 1) Directe effecten op fysiologische fotosyntheseprocessen:
    - Binnen bepaalde marges: hoe hoger T, hoe groter de fotosynthese (hogere snelheden)
      - Tussen 10-25
      - Boven een bepaalde T = 40° → daling
      - **Opm.** ecologisch effect klein & verwaarloosbaar t.o.v. beide andere factoren
  - o 2) Verband tussen T & verdamping
    - Toename van T zorgt voor een toename vd verdamping
    - Verdamping neemt fel toe
      - Door toename in T
      - Ook door steeds grotere windsnelheden
    - Netto: waterbeschikbaarheid gaat dalen => NPP gaat ook dalen
  - o 3) Afbraaksnelheid van dood organisch materiaal
    - Afbraaksnelheid v dood OM neemt toe als T toeneemt
    - Door decompositie => vrijstelling v anorganische nutriënten
    - Hogere T (T = minder beperkend) => hogere decompositie => snelheid vrijstelling nutriënten neemt toe => beschikbaarheid voor planten neemt toe => NPP neemt toe
    - Als T zeer laag is (vb. toendra): grote strooiselaccumulatie
      - Strooiselaccumulatie is het gevolg v dat T heel beperkend is voor de afbraak v dood organisch materiaal

- Figuur: het effect v T op dekompositie > effect op NPP
  - o X-as = T
  - o Y-as = NPP & afbraaksnelheden
  - o => afbraaksnelheid van organisch materiaal gaat heel sterk toenemen ifv de T
  - o NPP gaat toenemen met de temperatuur
    - Bij lage T = positief effect
    - Te hoge T => beperking
    - Is afhankelijk van veel meer factoren: beschikbaarheid v nutriënten, waterbeschikbaarheid, ... ?



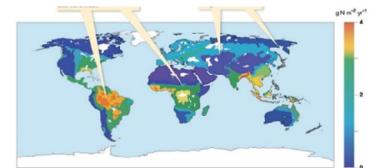
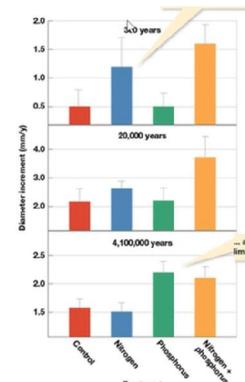
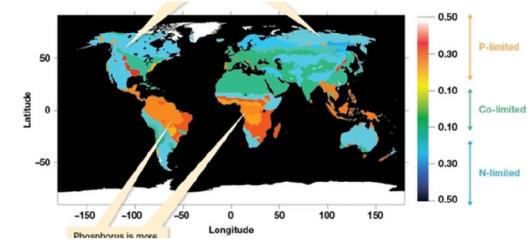
- Figuur: T van 1851-2020
  - o Als referentieT: periode 1850-1900
  - o Kijken of men boven/ onder het gemiddelde zit
    - Eerste periode: globaal gezien onder gemiddelde
    - Hoe verder in 20<sup>e</sup> eeuw en 21<sup>e</sup> eeuw: grafiek steeds donkerder = opwarming van de aarde zeer visueel uitgebeeld
  - o **Opm.** brengt nodige effecten met zich mee
  - o **Opm.** Effecten v toenemende T op NPP aarde gaan niet overal hetzelfde zijn
    - Effect op boreale wouden (waar T = beperkend) helemaal anders dan in onze streken (T = minder beperkend => droogte kan beperkend w)
- Ecosysteem kan zijn productiviteit enkel behouden voor dat deel van het jaar dat de planten fotosynthetische activiteit bladeren heeft
  - o Groot verschil tussen bladverliezende soorten en altijdgroene bomen
    - **Opm.** hoge bomen in bossen (eiken&beuken) nog niet in blad => veel verschil
  - o Altijdgroene bomen hebben met T zoals nu een voorsprong; fysiologisch actief vanaf 5° C
    - Kunnen snel schakelen en actief worden
    - => coniferen niet fotosynthetisch actief bij lage T & zonnestraling (vb. in boreale wouden)
  - o Grafiek links: naaldbomen in gematigde gebieden
    - X as = tijd vh jaar
    - Y as = procent vh maximale bruto PP
    - => gaat niet naar 0 in de winter
    - Maximum ligt wel id zomer, maar veel activiteit
  - o Grafiek rechts: boreale systemen
    - => winterslaapperiode, want T veel te koud
    - In zomerhalfjaar: heel grote & steile piek treedt op
      - Toename, helling zeer groot bij toename & afname



## NUTRIËNTEN

- Planten vereisen vele nutriënten: N, P, S, K, Ca, Mg, Fe
- In meeste ecosystemen is de beschikbaarheid voldoende om aan de noden te voldoen
- **Opm.** alhoewel er wel een relatief (volgens de noden van de plant) tekort aan bepaalde nutriënten
  - o Vooral: N en/of P
  - o => NPP beperkt door nutriënten
- => Liebig's wet van het minimum = wet van de beperkende factor
  - o = de meest limiterende factor gaat de productiviteit van het ecosysteem tegenhouden
  - o Gaat over T, H<sub>2</sub>O, nutriënten, ...
  - o Vb. eerst is N tekort, na toevoegen van N w een ander nutriënt beperkend, ...
  - o DUS: als het limiterend w van één element w opgehouden/opgevangen, dan zal een andere element limiterend w
- Co-limitering = beide limiterend in aanwezigheid
  - o Vb. N & P beperken
- Vele landbouwsystemen zijn sterk N gelimiteerd
  - o => veel N toedienen in landbouwecosystemen
    - Via bemesting (kunstmest)
  - o Bemesting met N heeft de mondiale voedselproductie laten toenemen id 2<sup>e</sup> helft vd 20<sup>e</sup> eeuw
  - o MAAR: men gaat teveel toedienen

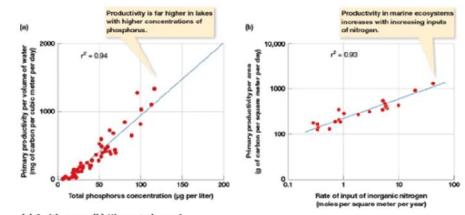
- => ook op andere plaatsen een toename van de [N]
- => heel veel biodiversiteit van planten die aangepast zijn aan N-arme gebieden kunnen niet meer overleven
- Een recent model voorspelt de ruimtelijke patronen van een N en P tekort over de terrestrische biosfeer
  - o Bekijkt snelheid van aanlevering
    - Kan op natuurlijke wijze: door verwering v mineralen
    - Kan onnatuurlijk: toedienen v mest
  - o Bekijkt tov de potentiële vraag die er is
    - Vb. men ziet een wijziging in neerslagpatroon: meer water, hogere T waardoor NPP zou kunnen toenemen => welk tekort nog hebben?
    - => hangt af van: klimaat, vegetatietype en bodemtype
    - Door voor nutriënten de snelheid v aanlevering & potentiële vraag om de NPP te ondersteunen in schatten ifv klimaat, vegetatietype & bodemtype
- Volgens het model is:
  - o Gematigde graslanden en bossen: N limitering of co-limitering v N en P
  - o Tropische bossen en savannes: P is meer kritisch
  - o Woestijnen, toendra's & boreale bossen: N is limiterend nutriënt
  - o => deze nutriëntenlimitering beperkt de NPP met:
    - Bij P limitering: daling NPP van 20%
      - = kan 20% stijgen als P niet meer limiterend is
    - Bij N limitering: NPP tot 40%
- Kaart:
  - o Rood = P-limiterend → tropen
  - o Blauw = N- limiterend → boreale bossen
  - o Groen = co-limitering
- P tekort in de tropen:
  - o Verklaring: door de oude sterk verweerde bodems waaruit P is weggeloogd (uitgespoeld)
  - o Reden oude bodems: tropen hebben geen ijstijden gekend
    - Ctu begroeid, ctu bewerkt door plantenwortels, weer & wind, bacteriën & fungi, ...
    - = geen jonge bodems
  - o Grote hvl neerslag
  - o Figuur:
    - Toename in boomdiameter op vulkaanbodems van verschillende leeftijden in Hawaii
    - Recente bodem: bodems zijn vooral N gelimiteerd
    - Oude bodem: P gaat zorgen voor limitering
  - o Zou N ook niet limiterend kunnen zijn?
    - => N gefixeerd uit de atmosfeer door N fixerende bacteriën
      - Bacteriën in nodulen (= wortelknolletjes)
      - N fixerende bacteriën gaan in symbiose met de plant
      - Zo voldoende N ter beschikking stellen + N toevoer in de bodem
        - Andere planten kunnen hiervan profiteren
- N tekort op grotere breedteligging:
  - o Verklaring: bodems zijn relatief jong
    - Zijn steeds bedekt geweest in ijstijden (gletsjers, zorgen dat er geen leven op de bodem leeft, enkel mechanische wrijving)
  - o Wanneer bodems vrij komen door gletsjers die smelten (na laatste ijstijd)
    - => nieuwe jonge bodems
    - Gesteenten bevatten meer fosfor; komt vrij door schuren + door werking v zuren die w uitgescheiden door fungi
      - Zuren → rotsen aantasten waardoor mineralen w vrijgesteld
  - o Voldoende P, dus N w limiterend
  - o Hoge N fixering in tropen
  - o N fixering veel minder op iets hogere breedteligging (borealen, polaire, toendra)
- Gematigde bossen & graslanden: balans tussen N limitering en co-limitering v N & P
  - o N fixering tussenin
  - o Relatief jonge bodems, maar niet super jonge bodems
    - Leeftijd bodems varieert van 10.000 jaar (indien beïnvloed door laatste ijstijd) en 1 miljoen jaar
  - o Op sommige plaatsen is laatste ijstijd langer geleden (dan laatste ijstijd voor ons)
    - => grote variatie in leeftijd van de bodems



- Zorgt voor grotere/lagere aanwezigheid van P
- => N limitering of co-limitering
- De factoren die NPP controleren kunnen sterk variëren in geval v duidelijke seisoenaleit in neerslag, T of beide
  - In gematigde graslanden kunnen we sterk onder het theoretisch maximum gaan omdat:
    - Winters te beperkend
      - Te koud
      - Bevroren bodems = geen vloeibaar water beschikbaar
      - Lage stralingsintensiteit
    - Zomers te droog
    - Te weinig N aanwezig
    - Zeer sterke begrazingsdruk waardoor de staande biomassa van fotosynthetisch actieve bladeren vermindert, waardoor de meeste zonnestraling invalt op een naakte bodem

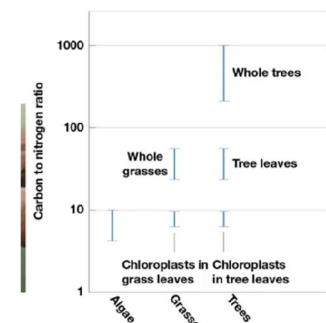
#### 1.4 FACTOREN DIE DE AQUATISCHE PP (PRIMAIRE PRODUCTIE) BEPERKEN

- De interactie van nutriënten en licht structureert de aquatische biomen, en de interactie van deze factoren regelt ook de snelheid van NPP
  - => Ecosysteemproductie bepalen
- Limitering in nutriënten is veel belangrijker dan in terrestrische ecosystemen
  - Lichtdoordringing in water (zie een vorig hoofdstuk) + rol thermokliene
- Terwijl een relatieve schaarste in N of P de NPP met 20 tot 40% vermindert in terrestrische ecosystemen, reageren aquatische ecosystemen veel sterker
- Figuur: meer dan 10voud in productiviteit gaan zien bij toename van vb fosfor
  - In meren: PP x20 bij verhoging van P
  - In mariene ecosystemen (estuaria): PP x10 als N-input stijgt
- NPP in mariene biomen en veel meren wordt gecontroleerd door de balans tussen licht en nutriëntenbeschikbaarheid; maar
  - **NPP** = netto primaire productiviteit
  - Nutriëntenbeschikbaarheid gaat productiviteit sturen en daardoor de lichtdoordringing gaat bepalen/aansturen
  - In subtropische gyres (mariene ecosystemen ingesloten in oceaanstromingen): **extrem lage NPP => grote lichtbeschikbaarheid**, maar zeer lage nutriëntenconcentraties en snelheid van nutriënteninput is zeer laag
  - NPP in opwellingszones is zeer hoog, want opwaarts bewegend water => voert hoge concentraties aan nutriënten aan, en houdt fytoplankton in de rijke waterlagen
  - Dieper, kouder water vloeit naar kuststromen toe => komen van lagen onder thermokliene, zijn heel nutriëntenrijk
    - Geen productie want geen lichtdoordringing
    - Grote hoeveelheden nutriënten aan oppervlak, krijgen wel licht => productie
      - Nutriënten blijven door opwelling lang ter plaatse



#### WAAROM SPELEN NUTRIËNTEN EEN GROTERE ROL IN DE REGELING VAN NPP IN AQUATISCHE DAN IN TERRESTRISCHE ECOSYSTEMEN?

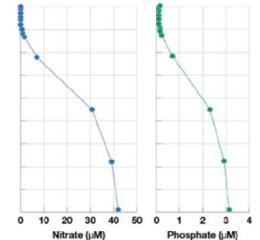
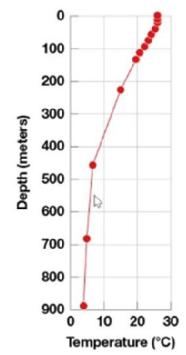
- Door grote verschil tussen de relatieve aandelen van N en P aan de ene hand,
  - En C, H en O aan de andere hand in biomassa van de primaire producenten
- Het aandeel van deze drie laatste elementen (C, H en O) in de biomassa is relatief constant, aangedreven door de molaire verhouding die koolhydraten hebben (C:2H:O)
  - Waarbij ecologen focussen op C
  - Maar de relatieve aandelen N en P variëren enorm
- Figuur: C/N
  - X-as = algen, grassen en bomen
  - Y-as = C/N verhouding
  - Verhouding van koolstof tot stikstofatomen
  - Zowel voor chloroplasten van algen, grassen en bomen => samenstelling vrij constant
  - Bladeren van grasachtigen en bomen: koolstof/stikstof verhouding vrij constant
    - Ligt hoger dan die van de chloroplasten
    - Bladeren hebben bepaalde structuur nodig die in water niet nodig is voor de ondersteuning
  - Bij bomen: grote draagstructuur (**hout**) aanwezig
    - Veel koolstof aantreffen
    - Relatief weinig stikstof
      - => heel hoge C/N verhouding (nabij 600)
  - Algen hebben (houtige) structuur niet nodig



- Op basis van ééncelligen organismen overleven
- => C/N verhouding veel lager dan in terrestrische ecosystemen
- **Samengevat:** verschillen door nood aan structureel materiaal in landplanten
  - Algen: bestaan uit essentiële materialen voor leven en fotosynthese
    - Chlorofyl, enzymen, ... => rijk aan N (en P)
  - Chloroplasten van boom- en grasbladeren vertonen een gelijkaardige samenstelling als deze van algen
  - Maar volwassen bomen bestaan voornamelijk uit hout
    - => cellulose en lignine van hout bevat zeer weinig N
  - Zelfs de bladeren van bomen en grassen bevatten meer structureel C dan mariene algen, omdat lucht niet dezelfde ondersteuning biedt dan water
  - De relatie tussen het voorkomen van elementen in organismen: stoichiometrie

#### RELATIEF BELANG VAN N EN P IN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN: GYRES

- In structuur van organismen: heel andere behoefté aan N, P en C tov terrestrische ecosystemen
- Subtropisch gyres
  - NPP is zeer laag
  - Co-limitering door N en P
    - Waterconcentraties van beide zijn laag,
    - **Opm.** concentratie anorganische P is lager dan anorganische N
    - => weerspiegeld in de samenstelling van fytoplankton: Algen (fytoplankton) ook P < N
- Relatieve aandelen opgeloste nutriëntenconcentraties in water en algenbiomassa zijn nagenoeg gelijk in alle oceanen
  - => N/P = 15/1 (molair)
  - => **Redfield-verhouding**
  - **Opm.** Als er toch iets lagere concentraties van één van beide voorkomt, dan zal dat de NPP verder beperken
- Grafieken:
  - Eerste figuur:
    - X-as = temperatuur
    - Y-as = diepte
    - Thermokline gaat zich voordoen
      - Zorgt voor ondoorlaatbare laag tussen warmere en koudere gedeelte
        - Koudere = denser, zwaarder
      - Nutriënten die verdwijnen van bovenste laag, die naar beneden zinken, worden onbereikbaar voor ecosysteem
  - Tweede en derde figuur:
    - X-as = nitraat en fosfaat concentraties
    - Bovenaan: heel lage concentraties aan nitraten en fosfaten
    - Dieper in oceaan: veel hogere concentraties
- De groeisnelheid van cyanobacteriën in de oceanische gyres is net als in de estuaria laag, maar gebrek aan zoöplankton dat de cyanobacteriën kan begrazen
  - Lage nutriëntenbeschikbaarheid => gebrek aan zoöplankton
  - Behoorlijke populatie aan cyanobacteriën kan zich opbouwen
    - => behoorlijke N-fixering
  - Vb. drijvend wier ter grootte van voetbal
    - Gaat duizenden organismen bevatten
  - Weinig productiviteit, maar als er stuk leven is => gebruiken om volop van te leven
  - **Conclusie:** weinig nutriënten, maar cyanobacteriën kunnen hier wel groeien omwille van beperkte begrazing
    - Stikstof in water brengen



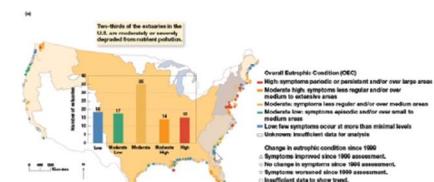
#### RELATIEF BELANG VAN N EN P IN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN: MEREN

- In een groot aantal **meren** (voornamelijk in de gematigde zone) wordt NPP gecontroleerd/gelimiteerd door P
  - Als input P stijgt => concentratie P stijgt => NPP stijgt
- Een teveel aan P kan grote ecologische schade aanbrengen
  - Vb. een zuurstoftekort in de meren door een massale groei van primaire producenten (algen, ...)
    - Algen hebben hoge turnover tijd = organismen zijn niet langlevend
    - => Gaan sneller afsterven, wat gaat zorgen voor tekort aan zuurstof
      - Ook gedurende nacht enorme opname van zuurstof zien
      - Zuurstoftekort: andere organismen kunnen niet overleven
  - Maakt dierenleven onmogelijk (voornamelijk in gestratifieerde meren)

- => Verlies aan biodiversiteit
- Overmatige nutriëntenaanrekening: **eutrofiëring**
  - Vb. problematiek met P
    - Door uitlogen na toedienen in landbouw, of in ongezuiverd rioolwater waarin P-rijk wasproduct
  - Sterk toegenomen vanaf 1950s en 1960s in Europa en N-Amerika
  - = Belangrijke problematiek
  - Kan leiden tot overmatige algengroei => uiteindelijk het zuurstofloos worden van water => vissen en dergelijke afsterven
- Zie hoofdstuk 1: Experimenteel Meren Gebied (EMG) in Canada
  - De experimenten in EMG vertrokken van de Redfield verhouding ( $N:P = 15:1$ ): hoe wordt verhouding gerespecteerd
    - Wanneer meren bemest met P, met voldoende N => NPP gelimiteerd tot P
      - Hoe meer fosfor, hoe groter productiviteit
    - Als voldoende N => **geen** N-fixerende cyanobacteriën
      - Tekort aan N => stikstof fixerende cyanobacteriën gaan beginnen groeien
    - Maar als N-toevoer afgesloten wordt, met P-bemesting groot
      - => zodat N/P-verhouding onder de Redfield verhouding van 15:1 valt
      - => N-fixerende cyanobacteriën verschijnen binnen enkele weken
    - Deze N-fixerende cyanobacteriën
      - => beginnen de algengemeenschap te domineren
      - => en leggen voldoende N vast om het relatieve tekort t.o.v. P te compenseren
      - => tot P terug limiterend wordt
      - => balans
  - **Samenvatting:** toename van P kan tijdelijk zorgen voor tekort aan N
    - => gaat aangevuld worden door groei van cyanobacteriën
  - Eenzelfde fenomeen wordt waargenomen in oceanen, maar snelheid waarop evenwicht bereikt wordt in meren is veel sneller dan in oceanen
  - Tabel:
    - Verschillende jaren
    - Stikstofinput vanuit stroomgebied en door bemesting
    - We zien N/P verhouding van 32:1
      - N overvloedig aanwezig => geen probleem
    - Op bepaald moment: N-instroom beperken
      - => We komen onder Redfield verhouding
        - = N wordt beperkend
      - We zien stikstoffixatie door cyanobacteriën (niet in vorige jaren)
      - Zodanig dat de uiteindelijk N/P verhouding terug boven 15:1 verhouding om tekort aan N te compenseren
- Maatregelen om de P-invoer in meren te regelen hadden een onmiddellijk positief effect op de **waterkwaliteit**
  - Is één van de succesverhalen van ecologisch onderzoek
  - P toestroom beperken => onmiddellijke invloed op waterkwaliteit
  - Groot succes in **meren**
- Maar de eutrofiëring in estuaria en kustwateren bleef verslechteren gedurende decades (zie ook hoofdstuk 1), omdat PP er meer wordt gereguleerd door N dan door P
  - => eutrofiëring verslechterd als N-input blijft stijgen, en dus ook de NPP blijft stijgen
- Kaart:
  - Langs al kusten van N-Europa, N-Amerika, Azië, ... zien we een te grote input van N waardoor er zuurstofloze plaatsen gaan ontstaan in estuaria
  - Voorkomen van plaatsen met goede of minder goede kwaliteit (meerderheid)
    - => eutrofiëring
- Vb. Golf van Mexico
  - Mississippi komt hier aan: loopt door hele boel landbouwgebieden en steden die veel nutriënten gaan lozen
  - Nutriënten komen vervolgens in Golf van Mexico terecht
    - Gaan zorgen voor enorme eutrofiëring
    - Zeer grote algenproductie (PP neemt sterk toe?)
    - => al de zuurstof uit het water onttrekken
    - => heel grote dode zone omwille van zuurstofloos worden van het water

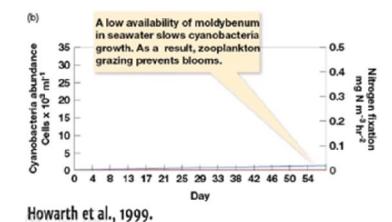
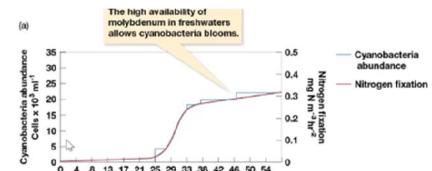
| Year | Nitrogen inputs from watershed and fertilization (moles yr <sup>-1</sup> ) | N:P ratio of inputs from watershed and fertilization | Nitrogen fixation (moles yr <sup>-1</sup> ) | N:P ratio of all inputs including N fixation |
|------|--|--|---|--|
| 1972 | 27   | 32:1   | 0   | 32:1   |
| 1973 | 26   | 31:1   | 0   | 32:1   |
| 1974 | 27   | 32:1   | 0   | 32:1   |
| 1975 | 12   | 14:1   | 1.9   | 17:1   |

Flett et al., 1980.

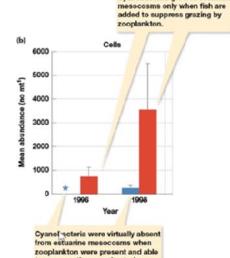


## RELATIEF BELANG VAN N EN P IN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN: ESTUARIA

- Er zijn verschillende factoren die maken dat een N-limitering waarschijnlijker is in estuaria dan in meren:
  - o 1) Interactie van estuaria met kustwateren
    - In meren enkel input van stroomopwaarts gelegen gedeelte
    - Terwijl estuaria ook input krijgen vanuit de kustwateren
      - Ook van stroomopwaarts gelegen gedeelte
  - o 2) Deze kustwateren vertonen dikwijls tekort aan N in vergelijking met P
    - Waardoor ze een rijke bron aan P vormen
  - o 3) Afwezigheid van N-fixerende cyanobacteriën in de meeste estuaria
    - **Opm.** N-fixerende cyanobacteriën komen wel voor in meren
    - => Als er zich een N-tekort ontwikkelt, beginnen deze cyanobacteriën dit tekort te compenseren
      - Dit soort compensaties komen niet voor in estuaria, behalve in deze met een zeer lage saliniteit (zoals in meren)
    - Hoge saliniteit
      - => veel zoöplankton ontwikkelen => gaan cyanobacteriën begrazen
    - Biochemische redenen: cyanobacteriën kunnen moeilijk groeien
      - In estuaria een **sulfaatbeperking** (lage concentraties sulfaat) => **Molybdeen** (= essentieel element in stikstofvastlegging) wordt moeilijker beschikbaar
      - Cyanobacteriën komen moeilijk aan molybdeen => trager groeien
      - Als hoge saliniteit: veel zoöplankton die cyanobacteriën kunnen begrazen => weinig extra N die kan worden toegevoegd
- Deze interactie werd voor het eerst modelmatig getest in de late 1990s
  - o N-fixering is een functie van populatiegrootte van de cyanobacteriën, bij een lage N:P-verhouding
  - o De populatiegrootte wordt gecontroleerd door de balans tussen groei- en afstervingssnelheid
    - Groei wordt gecontroleerd door beschikbaarheid N en P
    - Afsterven: gecontroleerd door begrazing met zoöplankton
  - o N beschikbaarheid is functie van de aanvoer vanuit de omgeving en snelheid N-fixering
  - o => positieve feedback (hoge groei => hoge populatiegrootte cyanobacteriën => grotere groeisnelheid => ....)
    - Uiteindelijk groei beperkt door P (limitatie)
- Figuur:
  - o A) voor zoet water (meer)
    - X-as = tijd
    - Linkse y-as = voorkomen cyanobacteriën
    - Rechtse y-as = stikstof fixatie
    - Toename van cyanobacteriën
      - Gebeurt gemakkelijk: voldoende molybdeen aanwezig in water
      - Stikstoffixatie gaat evenredig met in de hoogte
  - o B) voor zeewater
    - Zelfde assen
    - Molybdeen minder gemakkelijk beschikbaar
      - Cyanobacteriën groeien wel, maar worden evenredig begraasd met als gevolg een zeer lage stikstoffixatie
- Ondanks het feit dat er zelden N-fixerende cyanobacteriën worden waargenomen in estuaria met lage saliniteit, komen ze er voor en kunnen ze groeien als de begrazing door zoöplankton wordt onderdrukt
- => getest in mesocosm-experiment waar vissen werden toegevoegd om zoöplankton te begrazen
  - o Figuur:
    - X-as = 2 jaren (1996 en 1998)
    - Y-as = gemiddeld voorkomen
    - Blauw: cyanobacteriën die begraasd worden in natuurlijke omstandigheden
    - **Mesocosms** = kleine nabootsing ecosysteem = kuipen met zeewater
      - Populatiegroei van cyanobacteriën in functie van nutriënten bepalen
      - Vissen in ecosystemen gestoken: vissen kunnen zoöplankton begrazen
        - Cyanobacteriën konden nu toenemen
    - Cyanobacteriën waren de meest limiterende factor in ongeveer 20% van deze oceanen



Howarth et al., 1999.

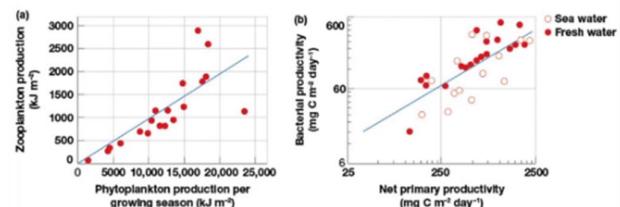


Cyanobacteria were virtually absent from estuarine mesocosms when zooplankton were present and able to graze on the cyanobacteria.

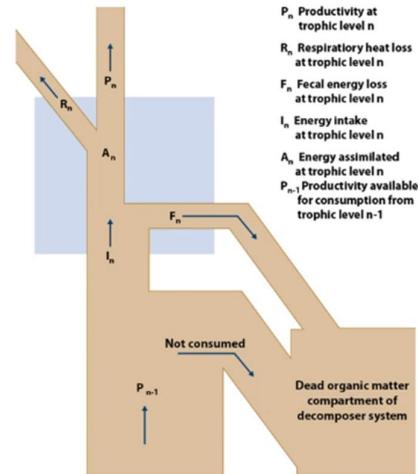
- Zuidelijke Oceaan rond Antarctica, Pacifische Oceaan ter hoogte van de evenaar
- N en P rijkelijk aanwezig, toch lage NPP
- => idee: oceaan te bemesten met Fe om NPP te vergroten en CO<sub>2</sub> uit de atmosfeer te onttrekken?
  - IJzer toevoegen in oceanen (in plaats van bossen te planten) => meer C opnemen => emissie dalen
  - Systemen uit balans brengen?
    - Verschillende factoren, interacties die gaan inspelen en verschuivingen die kunnen optreden (nog geen lang zicht op)

### 1.5 HET LOT VAN PP: BEGRAZING

- Begrazing = Wat geproduceerd wordt, wordt uiteindelijk deels geconsumeerd
  - Planten, dieren kunnen begraasd worden
- Dieren, fungi en de meeste bacteriën (buiten cyanobacteriën, ...) zijn heterotrof
  - Ze verkrijgen materie en energie ofwel **direct** via het eten van plantenmateriaal, of **indirect** door het eten van andere heterotrofen
- **Eerste trofische niveau:** planten, algen en andere autotrofe primaire producenten
- **Tweede trofische niveau:** primaire consumenten (herbivoren)
- **Derde trofische niveau:** secundaire consumenten (carnivoren)
  - Hier kunnen nog andere carnivoren boven staan
- Aangezien de secundaire productiviteit afhangt van de primaire productiviteit verwachten we een **positieve relatie** tussen beide
  - Hoe hoger primaire productiviteit, hoe hoger secundaire productiviteit
  - Aangetoond voor meren en oceanen: grafieken
    - A) voor meren van verschillende plaatsen op aarde
      - X-as = NPP
      - Y-as = zoöplankton productiviteit
    - B) voor meren en oceanen
      - X-as = NPP
      - Y-as = bacteriële productiviteit
    - Secundair niveau
    - Mooi verband aan te tonen (makkelijker aan te tonen voor aquatische dan voor terrestrische)
- De productiviteit van heterotrofe bacteriën in meren en oceanen loopt gelijkaardig met deze van fytoplankton
  - De bacteriën metaboliseren opgelost organisch materiaal vrijgegeven door intacte fytoplanktoncellen of geproduceerd door een slordige begrazing van het fytoplankton
- Secundaire productiviteit door herbivoren is altijd < of << dan de primaire productiviteit
  - => waar is alle energie naartoe?
  - Secundaire productiviteit kan niet hoger zijn dan primaire productiviteit
    - Want dan zou er ergens materie/energie gehaald moeten worden
    - Op heterotrofe manier, vanwaar zou dit dan komen?
    - Kan niet binnen ruime kader van ecosysteem
- 1) Niet alle biomassa van de primaire producenten (gras, bladeren, ...) wordt levend gegeten
  - Veel biomassa sterft af en wordt dan gebruikt om de afbrekers (decomposers) te onderhouden
    - Vb. bladeren loofbomen die op einde groeiseizoen naar benden vallen
    - **Decomposers** = bacteriën, fungi en detritivore dieren
      - Detritivore dieren gaan zich rechtstreeks met dood organisch materiaal voeden
- 2) Niet alle plantbiomassa gegeten door herbivoren (en niet alle herbivore biomassa geconsumeerd door carnivoren) wordt opgenomen en gebruikt om ingebouwd te worden in de biomassa van de consumenten
  - Vb. niet alle zebra's worden gegeten door leeuwen en jachtluipaarden
  - Een gedeelte wordt verloren via de **faeces** en gaat ook naar de afbrekers
    - Heel groot deel biomassa niet gebruikt om in te bouwen in lichaam van consumenten
  - Vb. valk: gaat pluimen, poten, ... niet opeten van vogel
    - Vogel heeft wel energie gebruikt om veren, poten, ... aan te maken
    - Onverteerbare delen gaan terug uitgescheiden worden => terug in kringloop komen
- 3) Een gedeelte van de energie wordt verloren door **respiratielastiek**, omdat:
  - a. Geen enkel energie-omzettingsproces 100% efficiënt is
    - Een gedeelte wordt verloren als random en onbruikbare energie volgens de tweede wet van de thermodynamica
    - Geen 100% van energie kan gebruikt worden om proces aan te drijven
  - b. Organismen verrichten arbeid

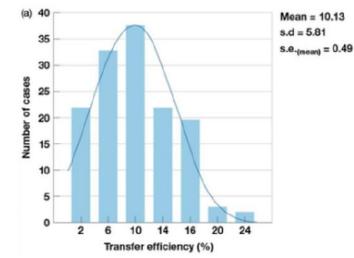


- Dat vereist energie die wordt vrijgesteld als warmte
- => Deze 3 energie pathways komen voor op alle trofische niveaus
- Figuur: trofisch niveau n
  - **Instroom van energie ( $I_n$ ):**
    - Gedeelte energie gaat geassimileerd worden op trofisch niveau
    - Deel wordt uitgescheiden via faeces => komt in compartiment van dood organisch materiaal
    - Ander deel verloren via respiratie warmte
    - Ander deel gaat aanleiding geven tot productiviteit op trofische niveau
  - **Niveau daaronder: n-1**
    - Grottere productiviteit
    - Heel groot gedeelte gaat niet geconsumeerd worden => in poel van dood organisch materiaal terechtkomen
- Een eenheid energie (Joule)
- Energie gebruiken om te kijken wat doorstroming is in systeem
    - Beschrijven op niveau van wat inkomt van de zon
    - Dit allemaal omzetten naar bindingen die aangemaakt worden en energieinhoud van die verbindingen
  - Je kan hetzelfde doen qua nutriëntenstromen
    - Input op andere manier (vb. CO<sub>2</sub> opgenomen vanuit atmosfeer)
  - Kan geconsumeerd en geassimileerd door een ongewervelde (invertebrate) herbivoor, die gebruikt energie voor arbeid en deel verloren als respiratielijm
    - of het kan worden geconsumeerd door een gewervelde (vertebrate) herbivoor
    - => en later geassimileerd door een carnivoor die sterft en in het compartiment van dood organisch materiaal (OM) terechtkomt
    - => wat overblijft van die Joule wordt geassimileerd door een fungus of geconsumeerd door een bodemmijt
    - => **die gebruikt het om arbeid te verrichten en dissipeert verder een deel van de Joule als warmte**
  - In elk van deze stappen kan, wat overblijft van energie hoeveelheid (Joule), het gebeuren dat het niet geassimileerd wordt en via de faeces in het dood OM terecht komt
    - Of het kan geassimileerd en gerespireerd worden
    - Of geassimileerd en ingebouwd in de groei van lichaamsweefsels
    - Of de productie van nakomelingen
  - Het lichaam kan afsterven en wat overblijft van de Joule komt in het compartiment van het dood OM terecht
    - Of het wordt levend gegrepen en gegeten door een consument in het volgende trofische niveau, waar er weer een aantal verschillende mogelijkheden zijn
  - Uiteindelijk zien we dat elke Joule kan ontsnappen uit het ecosysteem
    - Alles gaat verloren => omgezet in andere vormen van energie
    - => gedissipeerd als respiratielijm in één of meerdere transities in zijn weg doorheen de voedselketen
      - => Continue aanstroom van energie nodig vanuit de zon (anders val ecosysteem stil)
    - Dit is in sterke tegenstelling tot elementen, zoals N of Fe, die eindeloos kunnen blijven circuleren doorheen de voedselketen van een gemeenschap
      - C kan opgenomen worden, terug in lucht vrijgesteld als CO<sub>2</sub> na respiratie, terug opgenomen via blad, ...
      - <-> energie gaat maar één keer door die keten
- De mogelijke pathways bij de herbivoren/carnivoren (levende consumenten) en het afbraakcompartiment zijn dezelfde, met één belangrijk verschil
- Faecaliën en dode lichamen gaan verloren uit herbivoren/carnivoren compartiment en komen het afbraakcompartiment binnen, maar de faecaliën en dode lichamen uit het afbraakcompartiment blijven daar
  - => de energie beschikbaar als dood OM kan finaal compleet gemetaboliseerd worden
    - Alle energie hierbij verloren als respiratielijm
    - Zelfs al vereist dat verschillende circuits doorheen het afbraaksysteem
      - Verschillende stappen, heel langzaam
      - Uiteindelijk energie verloren
- Uitzonderingen zijn situaties waarin:
- 1) Materiaal wordt afgevoerd uit de omgeving om ergens anders gemetaboliseerd te worden
    - Belangrijk voor nutriënten kringlopen
    - Te veel nutriënten => deel biomassa verwijderen => biomassa armer maken => ecosysteem dat houdt van minder ge-eutrofiëerde omstandigheden

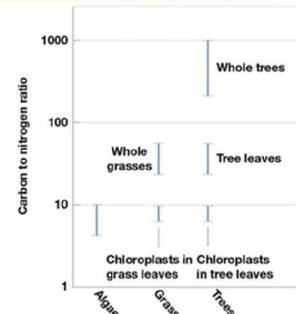


- Heel specifieke planten en dieren mee verbonden
  - Vb. detritus die uitspoelt via waterlopen, of zinkt van het oppervlaktewater naar de diepe oceaan
- 2) Lokale abiotische omstandigheden die afbraak verhinderen of verhinderd hebben
  - Vb. te koude temperaturen (borealen, toendragebieden)
  - Opstapeling van onvolledig gemetaboliseerd, hoog energetisch, organisch materiaal
    - Energie kan niet gebruikt worden
    - => accumulatie over geologische tijdschaal leidt tot kool (steenkool, bruinkool) of olie
    - T stijgen => wel afbraak mogelijk => heel veel van de energie komt vrij
- Het aandeel van NPP die stroomt via elk vd mogelijke energie-pathways hangt af vd transferefficiënties vd ene stap naar de andere
- Er zijn 3 categorieën van transferefficiënties die toelaten om de patroon vd energiestroming te voorspellen
  - => geheel van efficiënties bepaald hoeveelheid E dat doorstroomt van het ene trofische niveau naar het andere trofische niveau
- 1) **Consumptie-efficiëntie (CE):** het percentage vd totale productiviteit dat beschikbaar is op een bepaald trofisch niveau en dat w geconsumeerd door het bovenliggende trofische niveau
  - Gemiddelde CE voor **herbivoren:**
    - 5% in bossen
    - 25% graslanden
    - 50% in fytoplankton gedomineerde gemeenschappen
    - ~ CNratio: komt hier een deel terug, aangezien we met verschillende structuren zitten binnen verschillende gemeenschappen
  - Gemiddelde CE voor carnivoren: v 25% tot 100%
    - Het deel van het niveau onder hen dat zij gaan begrazen
- 2) **Assimilatie efficiëntie (AE):** het percentage vd voedselenergie opgenomen id **magen** v consumenten in een trofisch niveau dat opgenomen w via de maagwand en ter beschikking is om **ingegebouwd** te w in nieuwe weefsels (groei) of om arbeid te verrichten
  - => Wat overblijft (= wat wel id maag terecht komt, maar wat niet w opgenomen via darmwand) w uitgescheiden als **fecaliën** en komt het afbraaksysteem binnen
  - **Opm.** De AE v micro-organismen is moeilijker te beschrijven, aangezien voedsel niet passeert via een maag en er geen fecaliën geproduceerd w;
    - Bacteriën en fungi verteren dood organisch materiaal extern en absorberen nagenoeg alle producten → AE ≈ 100%
  - Voor terrestrische herbivoren, detrivoren en microvoren is AZ typisch: 20-50 %
    - Relatief laag: 80-50% w uitgescheiden via fecaliën
    - Iets hoger voor aquatische herbivoren
  - Hoog voor carnivoren: rond 80% of hoger
    - => zijn zeer efficiënt, omdat ze veel moeite moeten doen om aan hun voedsel te geraken
  - AE is ook afhankelijk van de manier waarop planten productie alloceren tussen wortels, stengel, hout, bladeren, vruchten & zaden beïnvloedt hun bruikbaarheid voor herbivoren => hebben allemaal bepaalde efficiëntie
    - Vruchten & zaden: AZ van 60-70%
      - Aangemaakt om herbivoren te gaan aantrekken om zaden te verspreiden
    - Bladeren: AE v ongeveer 50%
    - AE v hout slechts 15%
- 3) **Productie efficiëntie (PE):** het percentage vd **geassimileerde energie** dat ingebouwd w in nieuwe biomassa; de rest is volledig verloren voor de gemeenschap onder de vorm v respiratiwarmte => ook weer afhankelijk vd taxonomische klassen waartoe organisme behoort
  - PE v invertebraten (ongewervelden) is gewoonlijk hoog: 30-50%
    - Er moet weinig geïnvesteerd w in allerlei structuren
  - Vertebraten:
    - **Ectotherm:** PE rond 10%
      - Koudbloedige: gaan E halen door id zon te gaan liggen
    - **Endotherm:** PE van 1-5%
      - = organismen die eigen lichaamsT gaan regelen
      - Omwille vd vele E die nodig is om een constante T te onderhouden
        - Zowel voor koelen, als voor opwarmen
  - Micro-organismen (incl protozoa): PE van 50% of meer
- De algemene **trofische transferefficiëntie** van een trofisch niveau naar een ander is: **CE\*AE\*PE**

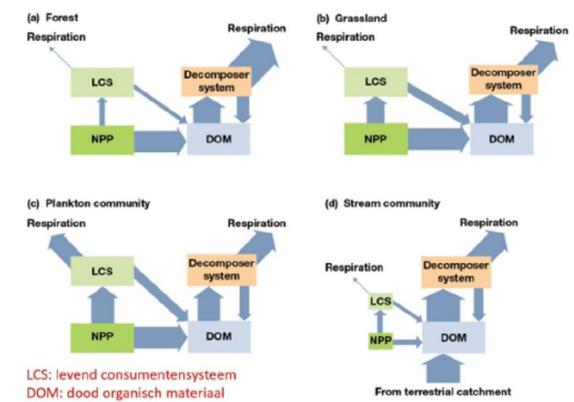
- => vertegenwoordigt het percentage aan E (of organisch materiaal) op één trofisch niveau dat overgaat naar een ander trofisch niveau
  - o = hoeveel energie zal doorstromen ve trofisch niveau naar een ander
- Gedurende vele decades werd algemeen verondersteld dat trofische transferefficiënties rond de 10% waren (**de 10%-wet**)
  - o 90% verlies
  - o Voorbeeld:
    - Veronderstel een zebra id savanne:
      - CE  $\approx$  25%, AE  $\approx$  20%, PE  $\approx$  3%
      - => (transferefficiëntie)  $CE \cdot AE \cdot PE \approx 0.15\% << 10\%$
    - Van zebra naar leeuw:
      - Zelfs met hoge waarden voor  $CE \approx 80\%$
      - $AE \approx 80\%$
      - => trofische transferefficiëntie v zebra naar een leeuw  $\approx 1\%$
    - => beide heel veel onder de 10%
- Een studie van 48 verschillende trofische studies in **aquatische ecosystemen** (zowel zoetwater als marien):
  - o Gemiddelde transferefficiënties tussen trofische niveaus  $\approx 10\%$  (10,13%; SE = 0.49)
  - o Varieert van 2%-24%
  - o Deze bevinding is logisch voor de transfer van **fytoplankton** (PProducent)  $\rightarrow$  **zooplankton** (herbivoor, invertebraat)
    - CE voor herbivoren in fytoplankton-gebaseerde systemen  $\approx 50\%$
    - AE  $\approx 50\%$
    - PE voor invertebraten  $\approx 40\%$
    - =>  $CE \cdot AE \cdot PE \approx 10\%$
  - o De analyse bevatte ook studies op hogere trofische niveaus, en efficiënties waren ook daar  $\approx 10\%$ ; onder andere
    - Invertebrate carnivoren (vb. carnivoor zooplankton) die invertebraten eten (herbivoor zooplankton)
    - Vertebrate carnivoren (vis) die invertebraten eten (zooplankton)
    - Vertebrate carnivoren (vis) die vertebraten eten (vis)
    - => Gegeven dat AE voor carnivoren  $\approx 80\%$ ; PE  $\approx 40\%$  voor invertebraten en  $\approx 10\%$  voor vis  $\rightarrow$  CE voor invertebraten  $\approx 25\%$  en voor vis  $\approx 100\%$
- NPP wordt dikwijls uitgedrukt in enheden energie, organische stof of organische C
  - o **Allemaal** per oppervlakte en tijd
  - o Organische stof en organisch C vertegenwoordigen energie aangezien E vrijgesteld w bij de oxidatie van C tot CO<sub>2</sub>
- Ook andere manieren om NPP uit te drukken:
  - o NPP uitgedrukt in termen v eiwitproductie per oppervlakte per tijd
  - o NPP uitgedrukt in termen v N per oppervlakte per tijd
    - Want de meeste N in primaire producenten is vervat in eiwitten
- Tabel: (!) verschillende ecosystemen; uitgedrukt in gram C per vierkante meter per jaar & anderzijds in gram N per vierkante meter per jaar
  - o Eerste kolom: beschouwd vanuit C (energie)
    - Tropische bossen & estuaria: zeer productief
    - Subtropical gyras  $\sim$  woestijnen
  - o Tweede kolom: beschouwd vanuit N (eiwitten)
    - Productiviteit: v tropische bossen  $\approx$  gematigde graslanden  $\approx$  subtropische gyres
    - Productiviteit is veel groter in estuaria
  - o Verklaring: C/N verhouding
    - Figuur
      - X as
      - Y as = C/N verhouding (!) logaritmische schaal
      - Bossen, bomen: hoge C/N ratio: omwille van structuur die moet w aangemaakt; veel vd productie naar de structurele **hout**productie
      - Grassen: intermediaire CN verhouding
      - Fytoplankton (Estuaria, Gyres): lage CN ratio
        - o Algen
- Kijken vanuit standpunt v eiwitproductie (N)
  - o Verklaring van hoge trofische transefficiëntie (van ene naar andere trofische niveau) in aquatische ecosystemen = logisch



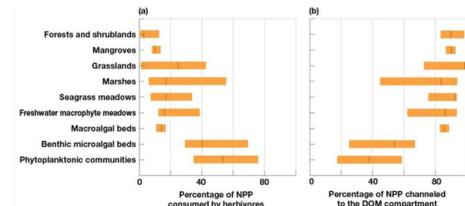
|                         | $g\text{ C m}^{-2}\text{ year}^{-1}$ | $g\text{ N m}^{-2}\text{ year}^{-1}$ |
|-------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|
| Tropical forest         | 800                                  | 10                                   |
| Temperate grassland     | 250                                  | 5                                    |
| Subtropical marine gyre | 50                                   | 7                                    |
| Productive estuary      | 800                                  | 115                                  |



- Het is eenvoudiger voor een herbivoor om nieuwe eiwitten aan te maken op basis van een eiwitrijk (N rijk) dieet
  - = makkelijker om herbivoor N te laten vergaren als het dieet ook N rijk is
- => verklaart ook waarom de productie van toppredatoren zo hoog is in subtropische gyres, zelfs al lijken ze vanuit NPP-standpunt woestijnen
  - Komt dus door hoge N-efficiëntie
- Als we NPP kennen (in E of C eenheden) & de CE (= consumptie efficiëntie), AE (= assimilatie efficiëntie) en PE (= productie efficiëntie) voor alle aanwezige trofische groepen (carnivoren, herbivoren, reducenten (afbrekers, decomposers) en detrivoren)
  - => in kaart brengen van het relatieve belang van de verschillende pathways
- Diagram: voor verschillende ecosystemen
  - Links boven: bossen
    - NPP in bossen;
      - Weinig stroom naar compartiment v levende consumenten (= herbivoren als we vertrekken vanuit de planten of carnivoren als we vertrekken vanuit de herbivoren)
      - Veel stroom naar dood organisch materiaal
      - Weinig bossen w begraasd: takken en stammen blijven overeind, ook nadat de bladeren zijn neergevallen
        - Biomassa van de bladeren < tov houtige biomassa aanwezig
      - Als LCS klein is
        - Weinig respiratie + weinig doorstromen naar dood organisch materiaal
      - Vanuit DOM (dood organisch materiaal) gebruikt door decomposer system
        - DOM => meeste verwerking = grootste respiratie uitstroom
    - Rechts boven: grassen
      - Groter aandeel naar LCS
        - Deel gaat over naar DOM door feces en dieren die afsterven
        - DOM = groot => decomposer system = belangrijk
          - Kleiner dan in bossen (omwille van houtige biomassa)
    - Links onder: plankton gemeenschap/ algen gemeenschap
      - Vrij complete begrazing (niet volledig) (veel van ene naar volgende trofisch niveau)
      - Minder stroomt door naar DOM
      - Belangrijke respiratie uitstroom vanuit levende consumentensysteem dat veel meer in balans is met respiratie die we verkrijgen vanuit decomposer system
    - Rechts onder: stroom gemeenschap (vb. klein rivier)
      - In vgl met andere gemeenschappen: een duidelijke instroom vanuit (terrestrisch) stroomgebied van nutriënten (dood organisch materiaal)
      - Relatief kleine NPP (deel van NPP gaat weggespoeld worden )
        - Doorstroom van materiaal
        - => vrij kleine levende consumenten systeem + kleine respiratie + kleine terugstroom naar DOM
    - Conclusie:
      - Levend consumentensysteem (LCS) speelt grootste rol in aquatische gemeenschappen gebaseerd op fytoplankton
      - Het decomposer system is het hoogst in het geval van houtige vegetatie zoals bossen, "shrublands" (= struikachtig) & mangroves
      - LCS zeer beperkt in kleine stromen omwille van kleine (beperkte) NPP
      - Het decomposer system is verantwoordelijk voor de meerderheid vd secundaire productie en daarom vd verliezen via respiratielverwarmte in meeste ecosystemen
  - Figuur a
    - X-as = percentage NPP geconsumeerd door herbivoren
      - In bossen & shrublands (in mediterrane gebieden) vrij beperkt, zelfde voor mangroven
      - Neemt beetje toe naar grasland en moerassen
      - Neemt beduidend toe bij micro-algen => zeer grote gemeenschappen krijgen
  - Figuur b



- Inverse van figuur a
- Hvl van de NPP die naar het dood organische materiaal compartiment w gesluisd
- = omgekeerd evenredig
  - => hoe minder er w geconsumeerd vanuit de bossen, hoe meer er in DOM compartiment komt, door bomen die afsterven, ...
  - Zelfde voor mangrovebossen



## 1.6 HET AFBRAAKPROCES

- **Immobilisatie:** wanneer een anorganisch element ingewerkt wordt in een organische vorm, voornamelijk gedurende primaire productie
  - CO<sub>2</sub> die ingebouwd wordt in plantaardige koolhydraten; energie daarvoor wordt geleverd door de zon
  - Op basis van koolhydraten energie gewonnen worden die gebruikt wordt voor aanmaken andere chemische verbindingen (N,K,P, ....)
- **Afbraak** (ontbinding, decompositie, decomposition) omvat de vrijstelling van energie en de mineralisatie van chemische elementen van een organische vorm naar een anorganische vorm
  - Vb. via zon energie binden, maar afbraak stelt energie vrij
- **Ontbinding** = de graduele desintegratie van dood OM (dode lichamen, afgeworpen lichaamsdelen, fecaliën) te wijten aan fysische en biologische agentia (werking)
- Een **gedeeltelijke immobilisatie** kan optreden gedurende afbraak
  - Vb. een micro-organisme dat groeit op een dood blad met een hoge specifieke C/N-verhouding bouwt anorganisch N – uit de omgeving – in zijn weefsels
    - => dat N maakt na inbouw deel uit van het organische N van het micro-organisme detritus (afsterven)
    - => uiteindelijk culmineert de afbraak in complexe, energierijke moleculen die afgebroken worden door hun consumenten (reducenten en detrivoren) in CO<sub>2</sub>, water en anorganische nutriënten
  - => Verschillende tussenstappen: bij afbraak verbindingen kunnen andere organismen groeien en afsterven
  - Uiteindelijk wordt de, via fotosynthese, ingebouwde zonne-energie en de immobilisatie van anorganische nutriënten in biomassa, gebalanceerd door het verlies van energie en organische nutriënten wanneer het organisch materiaal wordt gemoneraliseerd
- Als grote dieren (vb. gieren, vossen of aaskevers) niet onmiddellijk beginnen met het opruimen van kadavers
  - => dan begint het afbraakproces met een kolonisatie door bacteriën, archaea en fungi
  - Sporen van deze organismen zijn altijd aanwezig in lucht en water, en bevinden zich meestal al op (en dikwijls ook in) het organisch materiaal voordat het afsterft
- Snelheid van de afbraak
  - Vroege kolonisten gebruiken voornamelijk makkelijk oplosbare materialen, voornamelijk aminozuren en suikers (energierijk)
    - Typisch voor **pioniers**
  - De overblijvende bronnen zijn resistenter tegen afbraak (en E armer)
    - De volgende stappen in het afbraakproces verlopen dan ook trager
    - Geholpen door **microbiële specialisten**: kunnen structurele koolhydraten zoals cellulose, lignine en complexe eiwitten zoals suberine (kurk) en insectenschiden (chitine) makkelijker afbreken
- De **microbivoren** zijn een groep van dieren die opereren naast de detrivoren en moeilijk van hen kunnen onderscheiden worden
  - **Microbivoren** = kleine dieren/organismen die zich voeden met bacteriën en fungi, maar detritus niet opnemen => eten bacteriën/ fungi die op detritus groeien
- De meeste van de **detrivoren** dieren zijn **generalisten** die zich voeden met zowel het detritus als met de geassocieerde bacteriën en fungi
- De invertebraten die dood planten- en dierlijk materiaal afbreken vormen een taxonomisch diverse groep
  - In terrestrische systemen: dikwijls geklassificeerd op basis van hun grootte
- Deze classificatie is gebaseerd op grootte
  - Omdat grootte = belangrijk kenmerk is voor organismen die hun bronnen bereiken door te graven en wroeten in strooisel (bv de bladlaag) en bodem
    - Kunnen eventueel beide componenten mengen
  - Vb. regenwormen: heel belangrijke organismen omdat die dood OM in bodem in gaan brengen
    - + door hun grootte gangen maken waardoor water/lucht/ ... eenvoudiger kan infiltreren in de bodem
  - => Verschillende organismen hebben verschillende functies en gaan andere impact hebben op milieu omwille van grootte
  - Onderscheid:

- **Microflora/microfauna** = waar bacteriën en fungi onder zitten
- **Meso** = tussenin
- **Macro/mega fauna** = organismen van ongeveer 2cm lang en iets groter

In zoetwaterecologie is deze grootte minder belangrijk, maar wel de manier hoe organismen aan hun voedsel geraken

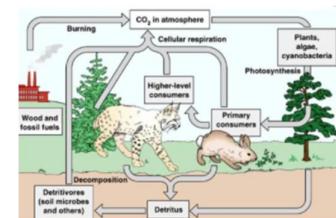
- **1) Versnipperaars** (shredder): detrivoren die zich voeden met grotere organische delen, zoals bladeren die in een rivier vallen
  - Deze organismen fragmenteren het materiaal in kleinere delen
- **2) Verzamelaar-filters**: voeden zich met **fijn** organisch materiaal dat anders stroomafwaarts zou meegevoerd worden
  - vb. larven v blackflies in rivieren
  - = Organismen die met voedsel naar zich gaan waaien en op die manier fijn organisch materiaal gaan capteren + omzetten in fecaliën
  - Larven hebben kleine weerhaak: vasthechten aan substraat, niet meegesleurd worden door stroming
    - Willen sedentair zijn
  - Door de hoge densiteit (tot 600.000 larven per m<sup>2</sup>) wordt een grote hoeveelheid kleine opgeloste deeltjes omgezet in feacaal materiaal dat zich afzet op de rivierbodem => voedsel voor andere detrivoren
- Twee van de belangrijkste organische componenten van (dode) bladeren en hout:
  - **Cellulose en lignine**
  - => Zeer slecht verterbaar voor dierlijke consumenten (ook mens)
- Voor de vertering van cellulose zijn cellulase enzymen nodig
  - => maar dierlijke cellulases enkel gevonden in één of twee soorten
  - => De meerderheid van de detrivoren zijn afhankelijk van de productie van cellulases door geassocieerde bacteriën, fungi en soms protozoa
    - Gaan zich hiermee associëren
  - Foto: duidelijk verschil tussen spinthout en kernhout
  - Spinthout = minder verstevigde deel van het hout, minder opgeslagen met allerlei producten die resistent zijn tegen afbraak
    - Duidelijk gaten in
  - Kernhout: weinig afbraak
- Er zijn hierbij 3 types van interacties
  - **1) Obligaat mutualisme**: tussen een detrivoor en een specifieke en permanente darmmicroflora
    - Bv. bacteriën in de darmen
    - Gaan helpen met produceren van cellulase => op die manier organismen in staat om af te breken
  - **2) Facultatief mutualisme**: waarbij dieren gebruik maken van cellulases geproduceerd door een microflora dat samen opgenomen wordt met het detritus en die passeert doorheen een niet-gespecialiseerde darm
    - Bv. pisbedden: gaan zich voeden met die bacteriën op zich
    - Zonder dat er vaste microflora gaat leven in darmstelsel
  - **3) Externe pensen**: in dewelke dieren de producten assimileren die vrijkomen door de cellulase-producerende micro-organismen geassocieerd met plantenresten of fecaliën
    - Bv. springstaarten (Collembolen)
    - Enzymen uitscheiden om nutriënten te gaan oplossen => bepaalde organismen zich hiermee gaan voeden
- Verschil tussen mest van carnivoren en herbivoren
  - Voedselbron is totaal anders
  - Totaal andere C/N-verhouding
  - De mest van carnivoore vertebraten is relatief arm materiaal
  - **Carnivoren** verteren hun voedsel met een zeer hoge efficiëntie
    - => hun uitwerpselen bevatten enkel de minst verterbare componenten
    - => vertering van de overschat waarschijnlijk volledig door bacteriën en fungi
    - Vb. braakbal (uil of roofvogels)(gaat dus wel alles opnemen & alleen minst verterbaar materiaal terug uitscheiden)
  - Mest van **herbivoren** bevat nog steeds een grote hoeveelheid OM
    - => heeft eigen specifieke fauna bestaande uit gelegenheidsbezoekers en organismen die zich specifiek met mest voeden
    - Vb. olifantenmest: kevers, vlinders, vogels, zoogdieren gaan zich hiermee voeden (organisch materiaal eruit houden)
      - Mest is rijk aan mineralen
      - Vlinders ook op zoek naar mineralen (niet enkel uit bloemen)

- Alle dieren ontladen zich en sterven, en toch zijn uitwerpselen en dode lichamen meestal niet duidelijk aanwezig in de omgeving
  - o => door de efficiëntie van de opruimers: zorgen ervoor dat alle nutriënten terug in de kringloop gebracht worden
- Als deze opruimers afwezig zijn => faecal materiaal kan zich opstapelen
  - o Bv. bij introductie van vee in omgevingen waar gespecialiseerde mestkevers ontbreken, zoals in Australië
    - Mestkevers zorgen normaal voor afbraak mest
  - o 7 runderen geïmporteerd door Engelse kolonisten in 1788 => nu ongeveer 30 miljoen => 300 miljoen koeienvlakken per dag => verlies van 2.5 miljoen ha  $j^{-1}$  onder mest => in 1963 beslist om meer dan soorten Afrikaanse mestkevers te introduceren die koeienvlakken kunnen verwerken
    - Opstapeling mest + vastzetten nutriënten en onttrekken uit ecosysteem (zeer contraproductief)

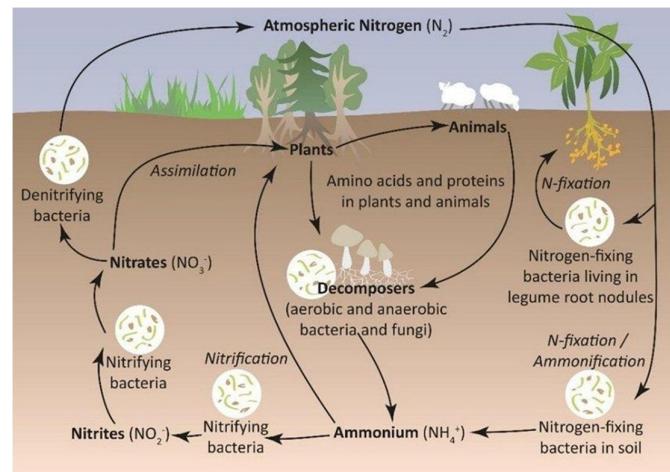
## 2 KOOLSTOF & NUTRIËNTENCYCLI

### 1.1 GROOTSTE DEEL VAN LEVENDE MATERIE IS WATER, REST VOORAL C-COMPONENTEN

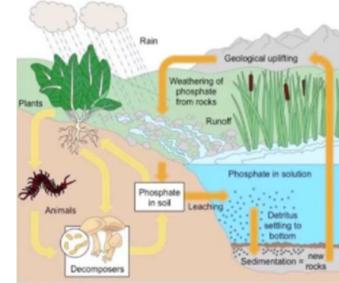
- Koolstof:
  - o Treedt voedselweb binnen via  $CO_2$ 
    - Opgenomen door planten, algen of cyanobacteriën
    - => via fotosynthese:  $CO_2 \rightarrow C_6H_{12}O_6$
    - = BPP door autotrofen
  - o Autotrofe respiratie = deel BPP wat gerespireerd door autotrofen
  - o NPP = wat overblijft van BPP
    - Productie van biomassa, beschikbaar voor heterotrofen
    - Beschikbaar als suiker, vet, eiwit of cellulose
  - o Achtereenvolgens C geconsumeerd en weer uitgescheiden, geassimileerd (= ingebouwd in biomassa) of gerespireerd (verbruikt in metabolisme) bij elke stap van voedselweb
    - Bij elke stap wat E gedissipeert &  $CO_2$  komt vrij
    - $CO_2$  terug naar atmosfeer
  - o  $CO_2$ -opname door autotrofen
  - o => Op het einde een ontbinding tussen C & E
    - E dissipateert = zit niet in een cyclus
    - C terug in atmosfeer => terug vrij in atmosfeer
      - = zit in een cyclus
      - = C/materie stroomt doorheen het ecosysteem
  - o C-cyclus: heel de tijd omzetting van anorganische naar organische C
    - Anorganisch:  $CO_2$  in atmosfeer, kan worden opgenomen door planten en gecorporeerd in suiker (organische vorm)
    - Organisch: glucose geproduceerd door planten
      - Wat verder omgezet in vetten, eiwitten & cellulose
    - Planten & dieren die sterven of excreties tijdens levens: organische C omgezet naar  $CO_2$  als gevolg van decompositie
    - Massa C gelimiteerd
    - Binnenin cyclus onderscheid maken tussen
      - Fluxen/stromen = beweging van materie/C van een component naar andere componenten
        - o Ifv opp/(V\*tijd)
      - Stocks/voorraad = hoeveelheid bepaalde materie/C die in een bepaalde component in ecosysteem aanwezig is
        - o Tussen stocks bewegen fluxen van nutriënten/C/materie
- Nutriënten in biomassa
  - o Macronutriënten: N, P, K, Ca, Mg
    - Komen in grote c (of hoeveelheden) voor in levende biomassa
    - Levende organismen hebben ze in hoge c nodig
  - o Micronutriënten: Na, Cl, S, Zn, Fe, Mn, Cu, Mo, ...
    - Terug te vinden in lage c in levende biomassa
    - Terug te vinden als sporenconcentraties in levende materie



- Stikstof = een v de meest voorkomende elementen
  - o Limiterend in groot deel van ecosystemen op aarde
  - o Ondanks dat er veel N aanwezig is in atmosfeer/aarde
    - 99% als  $N_2$ 
      - (!) Is niet vrij beschikbaar voor planten
      - => kan niet vrij w opgenomen
  - o Cyclus:
    - $N_2$  komt toch terecht in stikstofcyclus: **N-fixatie**
      - Gebeurt door bacteriën die zich bevinden in
        - Meren, oceanen, zeeën: vb. cyanobacteriën
        - Bodem
        - Wortelknolletjes van planten
          - Leven in mutualisme onderling
          - Vb. Francia:  $N_2 \rightarrow$  ammonium
    - **Nitrificatie:** ammonium  $\rightarrow$  nitraat
      - Gebeurt door autotrofe bacteriën
      - Stappen:
        - 1) Omzetting v ammonium naar nitriet
          - Vb. nitrosomenes bacterium
        - 2) omzetting v nitriet naar nitraat
          - Vb. Nitrobacter bacterium
      - **Opm.** proces v omzetting v ammonium  $\rightarrow$  nitraat = verzurend voor de bodem (protonen w geproduceerd)
    - Nitraat & (minder) ammonium en opgeloste organische N w opgenomen door plant + w geassimileerd id plant tot organische N
    - Daarna: plantenbiomassa (~organische N) w door herbivoren opgegeten
      - => nemen N op in organische vorm
      - N uitscheiden als vb. ureum = organische N
    - **Opm.** planten & dieren sterven op een bepaald moment => als organische materiaal ter beschikking aan afbrekende organismen
      - **Mineralisatie:** afbrekende organismen gaan een deel vd organische N van dode dieren & excreties omzetten naar anorganische N door mineralisatie
        - DUS organische N  $\rightarrow$  anorganische N
        - => N terug beschikbaar stellen aan planten/ algen id vorm van ammonium & opgeloste organische N
    - In  $O_2$  arme omgeving **denitrificatie:** nitraten omgezet naar  $N_2$ 
      - $N_2$  vrij in atmosfeer
      - Kan terug w opgenomen tijdens N-fixatie
      - => **N cyclus**
    - o Tijdens nitrificatie & denitrificatie komen stikstofoxiden vrij id atmosfeer
      - Vb. NO, NO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>O (lachgas)
        - **Opm** lachgas = broeikasgas
    - o => er is een belangrijke rol v bacteriën in N cyclus
      - Bij denitrificatie, nitrificatie, Nfixatie (nODULES & ?)
    - o Interactie met bodem = beperkt
      - Beperkte immobilisatie v N aan bodempartikels
      - Weinig aanvoer door verwering of erosie vanuit de bodem
  - Fosfor
    - o Meer gebonden aan geologisch in- en output via verwering van rotsen & afzetting in sedimenten  $\Leftrightarrow$  N
      - P heel sterk gebonden aan bodem & sedimenten
      - Beschikbaarheid v P in bodem sterk bepaald door omstandigheden vd bodem & chemische verwering
    - o P cyclus minder afhankelijk van bacteriële processen
    - o Opname door planten enkel in anorganische vormen, die sterk gebonden kunnen zijn aan bodem of soms onbeschikbaar zijn voor planten
    - o Cyclus:
      - P w opgenomen door planten vanuit de bodem
      - Planten w opgegeten door dieren, waarin ook P terecht komt
      - Dode planten & dieren w gedecomposeerd
        - => P terug id bodem



- Fosfaten kunnen ook lekken doorheen de bodem
  - Leaching = lekken = doorsijpelen opgelost in water
  - Run off = via rivieren in oceanen terecht komen, gebonden aan sedimenten
    - Heel veel erosie treedt op vd bodem
    - Bodempartikels dragen vrij veel fosfaat: spoelen mee in rivier & komen uiteindelijk id oceaan terecht
    - => kunnen sedimenteren & veroorzaken nieuw bodemmateriaal door geologische effecten
    - Omhoog brengen v sedimenten op zeer lange termijn
    - => Sedimenten terug ter beschikking & w blootgesteld aan weersomstandigheden => verweren & terug beschikbaar w voor planten & w opgenomen
- Kalium, Calcium, Magnesium
  - Zijn meer beschikbaar id bodem, maar ku in meer/mindere maten gebonden zijn aan bodempartikels
    - Afhankelijk v pH van bodem
    - **Opm** K minder sterk, Ca & Mg iets sterker gebonden aan bodem
  - Cyclus
    - W door planten opgenomen vanuit de bodem/ atmosfeer (opgelost in neerslag)
      - Kan w opgenomen door bladeren
      - Komt zo ter beschikking in voedselweb: w verwerkt door dieren
      - Afgestorven dieren & planten w afgebroken: Mg, Ca, K terug id bodem terecht
        - Eerst in organische vorm vrijgesteld
        - & daarna door mineralisatie vrijgesteld in anorganische vorm id bodem waarna het terug kan w opgenomen
  - Bron:
    - Verwering v bodemmateriaal
      - Sorptie en desorptie aan de bodem
    - Sea spray = heel fijne partikels afkomstig v opstuiven v golven vanuit de zee/oceaan
      - => bijdrage in aanvoer v K, Ca, Mg vrij groot in gebieden langs oceanen/zeeën
      - Aanvoer via sea spray hoger in winter: meer wind → meer verstuiving vanuit de oceanen & zeeën



## 1.2 RUIMTELIJKE SCHAAL: ECOSYSTEEM-REGIONAAL- GLOBAAL

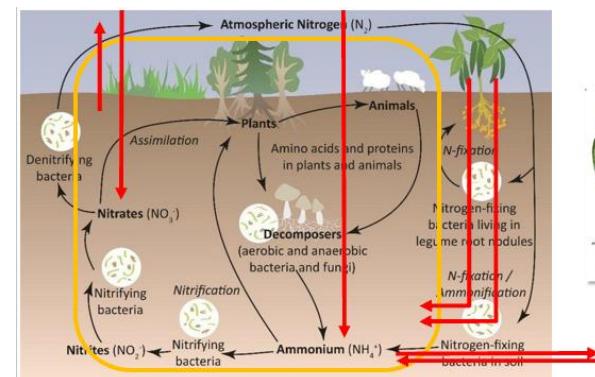
- C & Nutriëntencycli kijken op regionaal & globaal niveau

Ecosysteem:

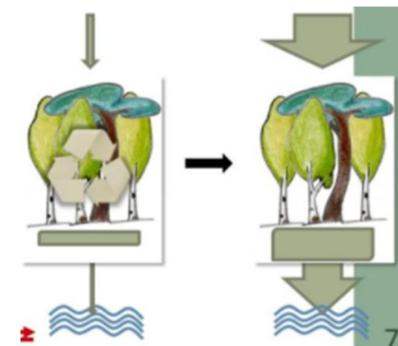
- Naar ecosysteem kijken ifv nutriëntencycli: gesloten of open systeem?
- Gesloten of open ecosysteem:
  - Verhouding tussen recyclage binnen het ecosysteem tov fluxen doorheen grenzen van ecosysteem
    - Vb. externe aanvoer van N > vraag naar N door primaire producenten
      - = open ecosysteem
      - => hierdoor:
        - Limitatie door een ander element
        - Grote verliezen van N optreden

- Figuur:

- Gele kader = fluxen binnen ecosysteem = intern, binnen ecosysteem
  - In ecosysteem kunnen nutriënten 100<sup>e</sup> jaren tot enkele minuten circuleren & recycleren
- Rode pijlen = fluxen over de grenzen heen
  - Emissie v N<sub>2</sub> of N-oxiden
  - Run off met aangrenzend ecosysteem
    - Aanvoer & afvoer (ipv insijpelen id bodem)
    - Verwering: N/Ca aanleveren
    - Immobilisatie id bodem
    - Terrestrische ecosystemen: mogelijke verliezen door uitspoelen met doorsijpelend bodemwater
- Als belang rood > belang rood in gele kader
  - = open systeem
- Belang rood < belang geel
  - = gesloten systeem
  - Intern circuleren van nutriënten



- Schema: bosecosysteem
  - o 1) gesloten ecosysteem
    - Kleine aanvoer v nutriënten buiten ecosysteem
    - Grote recyclage v nutriënten binnen ecosysteem
    - Beperkte stock binnen het ecosysteem
    - Beperkte verliezen
  - o 2) open systeem
    - Hoge aanvoer
    - Hoge voorraad v nutriënten binnen het ecosysteem
    - Beperkte recyclage
    - Grote output uit het ecosysteem



- Voorbeelden
  - o Links: subtropische gyres in oceaan
    - Meestal gesloten ecosystemen
    - Opname snelheid v 30mgN/(m² \*dag)
    - Onderzoek: slechts een aanvoer van N 0.5 mgN/(m² \*dag)
    - => komt door hoge recyclagesnelheid
      - = er is een heel grote/ snelle turnover v N binnenin het ecosysteem
  - o Rechts: sterk bemeste akkers/ getijdenzones v zoutmoerassen aan kusten
    - Externe aanvoer 90mg N/(m² \*dag)
    - Opname primaire producenten: 80mgN/(m² \*dag)
    - Open ecosysteem
- Hoe kunnen fluxen doorheen ecosysteem lopen
  - o Aanvoer van nutriënten
  - o Afvoer van nutriënten
- Aanvoer (input)

**1) Depositie:** N, P, K, Ca, Mg, S, Na, Cl ... => nutriënten die via depositie in ecosysteem terecht

- = Afzetting van nutriënten/polluenten (als het er heel veel zijn) vanuit de atmosfeer
- Op 3 manieren
  - o Natte depositie: aanvoer v nutriënten opgelost in neerslag
    - Regen, sneeuw, hagel
    - => nutriënten die in neerslag zitten w aangevoerd van buiten het ecosysteem
  - o Droge depositie: rechtstreekse afzetting van partikels en gassen op oppervlak & opname van gassen rechtsreeks in de bladeren
    - **Opm.** neerslag is niet nodig
    - Gebeurt continu
    - Is groter als bladeren nat zijn
    - f(ruwheid en oppervlakte van oppervlak of vegetatie)
      - Ruwheid & oppervlak heel belangrijk naar hvl droge depositie die een ecosysteem ontvangt
      - Ruwe ecosystemen (vb. bossen) ontvangen veel meer depositie dan gladde oceanen (vb. oceanen)
    - Ook tussen bossen verschillende droge depositie: naaldbossen > loofbossen > heide > oceanen
      - 1) Naaldbomen = altijdgroen => groot opp doorheen gans jaar
      - 1) Loofbomen = half jaar geen bladeren => lager opp waarop depositie kan plaatsvinden
      - 2) Naaldbossen hebben groter bladoppervlak dan loofbossen
        - o Hoe groter opp hoe groter kans dat partikels/gassen kunnen w afgezet
      - 3) Naaldensstructuur = effectieve manier om partikels & gassen uit de lucht laten afzetten
        - o ~ fijn vergiet
      - Ook heel sterk afhankelijk v concentratie v nutriënten in atm
    - o Occulte depositie: depositie als gevolg v aanwezigheid v mist
      - Opgelost in mist
      - Lage landen (België & Nederland): verwaarloosbaar
      - Gebergtegebieden: belangrijke bijdrage aan aanvoer v nutriënten id atmosfeer
  - Nutriënten op bladeren, stammen, takken, bodemvegetatie terecht
    - o Druipt van vegetatie af & komt op bodem terecht
    - o **Opm.** nutriënten soms ook rechtsreeks op bodem afgezet

- => rechtsreeks aanvoer v nutriënten
  - o Kunnen rechtsreeks w opgenomen vanop bladeren wanneer opgelost in bladeren of rechtsreeks diffunderen doorheen stomata (gasvorm)
  - o Opname onrechtstreeks via wortels na insijpelen v nutriënten id bodem
- Foto: partikel afgezet op bovenzijde v blad (trichomen/beharing zichtbaar)

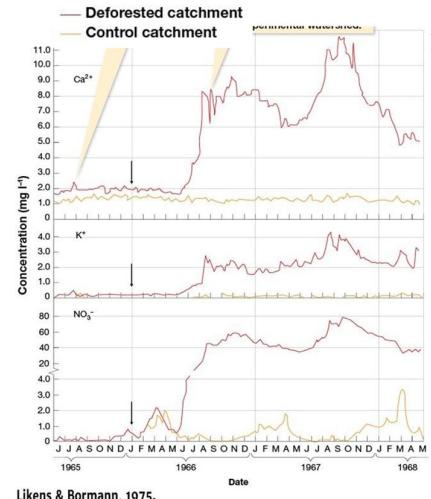
## 2) Fixatie v N<sub>2</sub> gas vanuit de atmosfeer door bacteriën

### 3) Verwering door fysische en chemische processen: P, K, Ca, Mg

- Fysische processen: krachten uitgevoerd op vb. rots
- Chemische processen: invloed van organische zuren op bodempartikels waardoor P, K, Ca, Mg ter beschikking komen

### 4) Run-off, kwel of doorsijpelen: N, P, K, Ca, Mg, S, Na, Cl

- Nutriënten kunnen aangevoerd w van buitenaf naar ecosysteem toe
- Run off = afspoeling v nutriënten opgelost/ meegesleurd met water dat van helling afloopt
  - o Vb. onderaan linkse foto: water beladen met bodempartikels (hieraan hangen nutriënten)
- Kwel
  - o Ontstaat wanneer water doorsijpelt vanuit het ene gebied & in een ander gebied terug gaat opwellen
  - o Water komt uit andere regio & kan een volledig andere samenstelling hebben naarmate het doorheen de bodem gaat infiltreren
  - o Kan dat op lager gelegen gebied: doorsijpelend water terug aan opp
  - o Kan dat terug w opgestuwd omdat het terecht komt op kleilaag
    - Vb. gebied waaruit nutriëntenrijk water uit de bodem komt
  - o **Opm.** ≠ bron
    - Bron = naar buiten komen v water op specifiek puntlocatie
    - Kwel = meer uitgebreid over groter gebied
- Verlies (output) van nutriënten uit het ecosysteem
  - o Emissies van N naar atmosfeer
    - Als N<sub>2</sub>, lachgas, N-oxiden
    - Door denitrificatie of nitrificatie
    - Ook ammoniakgas vrijgesteld doorheen de dekompositie van organische materialen
  - o Brand: verliezen N,S & C
    - Vb. Links: brand in Lierdeman
      - Grote hvl N, C & S id lucht gekomen
  - o Run-off
    - Verlies van nutriënten naar een nabijgelegen ecosystemen met afstromend opp water
  - o Uitspoeling: N, S, Ca, K, Mg, P
    - Verlies van nutriënten met doorsijpelend bodemwater waarin nutriënten zijn opgelost/ meegenomen als partikels
    - P & Fe meer doorsijpelen met bodemwater als partikels
    - N, S, Ca, K, Mg meer als opgelost (an)organische componenten
    - Concentraties & hvl van uitspoeling van nutriënten in vb bossen: f(beheer)
    - Figuur: Likens & Bormann (1970)
      - Onderzocht wat effect was van kappen van grote delen bos
        - Onderzoeken v verschillende waterbekkens = bekken waar afvoer van water in 1 rivier terecht kwam
      - Meten concentraties van K, Ca, Nitraat in rivier verbonden aan waterbekken waar bos volledig werd gekapt
        - Grote verliezen van K, Ca & Nitraat paar maanden na kappen
        - Rode lijn
        - Oranje lijn = controle waterbekken waarbij geen bomen gekapt
      - 1) => extreem hoge c pieken van Ca & K, maar vooral van Nitraat
        - W meegenomen met doorsijpelende regenwater doorheen de bodem & komt in rivieren terecht
      - Grote hvl organisch materiaal die vrijkomen door kap, worden snel omgezet door micro-organismen naar anorganische nutriënten die wateroplosbaar zijn (K, Ca en nitraat)
        - + geen vegetatie die nutriënten kunnen opnemen , waardoor ze doorsijpelen met drainerend bodemwater
      - Nutriënten komen aan het oppervlak in bronnen & uiteindelijk in rivier terecht komen



Likens &amp; Bormann, 1975.

- 2) veel minder evaporatie/transpiratie door afwezigheid van vegetatie
  - => neerslagoverschot = groter
  - => grotere kans op runoff
  - Runoff veroorzaakt erosie waardoor nutriënten kunnen w getransporteerd
- => door beheer kan een vrij gesloten systeem evolueren naar open systeem
  - Als nog meer jaren opvolgen
  - Concentraties gaan weer dalen omdat nieuwe vegetatie gaat ontwikkelen op kaalkap
  - => minder verliezen optreden: meer nutriënten opgenomen door groeiende vegetatie die sterk gaat ontwikkelen die nutriënten sterk nodig heeft + toename evaporatie/ transpiratie waardoor minder erosie kan plaatsvinden

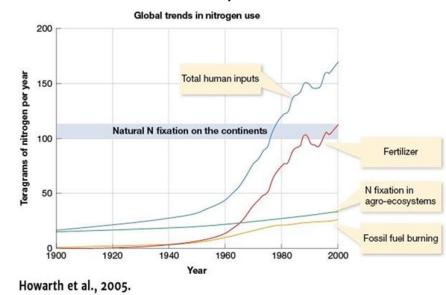
### 1.3 KOOLSTOF- EN NUTRIËNTENCYCLI: REGIONAAL- GLOBAAL

#### KOOLSTOF

- Zie les klimaatverandering: hoe koolstofcyclus op regionaal en globaal niveau functioneert en hoe die beïnvloed wordt door menselijke activiteit
- Koolstofcyclus op globaal niveau sterk verstoord door hoge concentraties van CO<sub>2</sub> die geproduceerd worden door verbranding fossiele brandstoffen
- + verstoring methaanconcentraties op globaal niveau

#### STIKSTOF

- N cyclus : sterk verstrooid
- Pre-industrieel tijdperk
  - Op globaal niveau en op Lange Termijn: flux denitrificatie = flux fixatie (=240 Tg j<sup>-1</sup>)
    - = Cyclus in evenwicht
  - Fixatie:
    - Grootst in tropen en subtropen
    - ½ terrestisch en zoetwater, ½ oceanen → gelijk verdeeld
  - Denitrificatie: stikstofgas (en andere componenten zoals stikstofoxide) terug in atmosfeer
    - Grootst in wetlands, rivieren en oceanen
    - 1/3 terrestisch en zoetwater biomen, 2/3 oceanen
- Industriële revolutie: 2 ontwikkelingen
  - 1) Kunstmest
    - Haber-Bosch-procedé: productie van NH<sub>3</sub> uit N<sub>2</sub>
    - Voordeel: zelf synthetische meststoffen aanmaken
      - Positief voor mensheid => doorbreken N-limitatie
      - Doorbreekt N-limitatie van agricultuur-systemen: globale voedselproductie stijgt
      - Sinds 1960 gestegen tot nu: kunstmest is 80% van globale N-input in landbouw
  - 2) Verbrandingsmotor: verbranden fossiele brandstoffen zorgt voor stikstofoxiden-emissies
  - Figuur: hoeveelheden stikstof in terra gram die per jaar worden geproduceerd (aangebracht door de mens)
    - Gele lijn = reproductie stikstof door verbranden fossiele brandstoffen
    - Groene lijn = stikstoffixatie in agro-ecosystemen
    - Rode lijn = productie van beschikbaar stikstof door aanmaak kunstmest
    - Totale menselijke input van beschikbare stikstof is sinds jaren '70 de productiesnelheid van biologisch beschikbaar stikstof overschrijdt
      - Door natuurlijke stikstoffixatie in alle terrestrische biomen
      - = 120 terra gram stikstof per jaar
    - Geschat dat we als mens evenveel biologisch beschikbaar stikstof produceren dan wat er wordt gefixeerd op land **en** oceanen (=240 terra gram stikstof per jaar)
  - Synthetische meststoffen veel honger en verhongering uit de wereld geholpen
    - Kosten voor milieu en de mens torenhoog



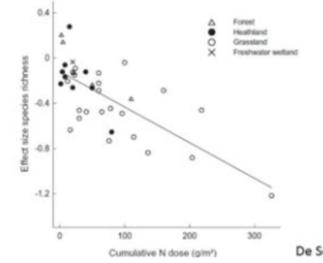
#### Stikstof: effecten van hogere N beschikbaarheid

- Globale effecten: hogere N beschikbaarheid zorgt voor verhoogde emissie van N<sub>2</sub>O (lachgas) veroorzaakt klimaatverandering (broekgasgas) & stratosferische O<sub>3</sub> (ozon) daalt
  - Ozon moet beschermen tegen UV straling
  - => gat in ozonlaag

- Regionale en lokale effecten: hoge emissies als NO<sub>x</sub> of NH<sub>y</sub> (stikstofoxide, ammonium en ammoniak) (geoxideerd & gereduceerd N)
  - o Hoge atmosferische concentraties: negatief effect op mens, dier en plant:
    - Vorming van troposferisch O<sub>3</sub> (ozon dicht bij het aardoppervlak)
      - Ozon heeft negatieve effect op mens en plant
      - => zorgt voor beschadiging van planten en reduceert de fotosynthese
      - Ozon geeft ook aanleiding tot acute ziekten en vroegtijdige sterfte
    - Vorming van fijn stof (secundaire fijn stof)
      - Aanleiding tot chronische en acute longziekten, cardiovasculaire ziekten, kanker en vroegtijdige sterfte
  - o Hoge depositie in ecosystemen: negatief effect op dier en plant
    - Verzuring: H<sup>+</sup> in bodem stijgt
    - Vermesting/eutrofiëring: N-beschikbaarheid stijgt (verzadiging)
      - Of oververzadiging ecosysteem
      - Heel hoge aanvoer stikstof => heel grote verliezen uit ecosysteem naar grondwater dat gebruikt wordt voor drinkwaterproductie
    - => Effecten hiervan zetten zich voort doorheen ganse ecosysteem
  - o Gevolgen op biodiversiteit, vitaliteit en groei:
    - Verschuiving in samenstelling en diversiteit van planten
    - Effecten vertalen zich doorheen ganse voedselweb
    - Figuur: effect van cumulatieve hoeveelheid stikstof die afgezet is of via depositie het ecosysteem heeft bereikt
      - Verschillende types ecosystemen: bossen, heidegebieden, graslanden en zoetwater wetlands
      - Effectgrootte op soortenrijkdom ifv cumulatieve dosis N
      - Negatieve effectgrootte (i vgl met controleplot): extra aanvoer van N geeft aanleiding tot lagere soortenrijkdom
      - Effectgrootte wordt meer negatief naarmate er meer N op ecosysteem terechtkomt: hoe hoger cumulatieve hvl N op dat op ecosysteem terechtkomt => groter effect op soortenrijkdom van ecosysteem op plantniveau

Voorbeelden b. hoe verusting van N doorheen heel ecosysteem voortplanten

  - Vb. verusting in bosecosystemen: hoge aanvoer en beschikbaarheid van N
    - o => Afname van biodiversiteit & verandering van soortensamenstelling van planten
      - Minder soorten
      - Minder divers: generalisten (algemeen voorkomende soorten) overheersen en specialisten verdwijnen
      - Afname in lichenen, mossen en gevoelige kruiden: blauwe bosbes, stengelloze sleutelbloem, ...
      - Toename van nitrofiele soorten: brandnetel, bramen, kleefkruid
        - **Nitrofiel** = hebben sterke affiniteit voor stikstof
    - o Afname van schimmels in bodem: verminderde strooiselafbraak
      - Heel gevoelig aan hoeveelheid stikstof die beschikbaar is in het ecosysteem
    - o Gevolgen in ganse voedselweb
      - Vb. verdwijnen van vlindersoorten: verdwijnen van waardplant en slechte voedselkwaliteit
        - + Rupsen die ontwikkelen op planten met hoge N-concentratie => weinig succes om te ontwikkelen tot volledige vlinder (door lage voedselkwaliteit) => veel lagere overlevingskans
      - Vb. verminderen spitsmuizen: verminderen schimmeleeters (mijten, springstaarten) → verminderen insectivore strooiseldieren
  - Vb. verzuring in bosecosystemen: gevolg van aanvoer van N
    - o Natuurlijk proces: uitscheiden H<sup>+</sup> bij opname nutriënten door wortels
      - Nutriënten zijn positief geladen: K, Ca, ammonium, ...
      - => proton afscheiden bij opname van nutriënten
      - Afscheiden protonen zorgt voor natuurlijke verzuring (traag proces)
    - o Depositie: extra aanvoer van H<sup>+</sup> (door afzetting stikstof)
      - Door omzetting ammonium naar nitraat (nitrificatie produceert protonen)
      - Bodem wordt zuurder: pH daalt
      - Bodem wordt armer (minder voedingsstoffen: K, Ca, Mg)
        - Basische kationen worden uitgewisseld tegen protonen
        - => kunnen niet direct worden opgenomen door de planten
        - => uitspoelen naar grondwater
        - => verdwijnen uit ecosysteem (niet meer ter beschikking van plant)



- Als Al Bodem wordt toxicisch
  - Als pH enorm sterk daalt (= heel zuur)
  - Bepaalde nutriënten kunnen niet meer worden opgenomen door de plant
- Directe gevolgen:
  - Lagere boomvitaliteit: nutriëtenttekorten of wortelschade, tragere groei, gevoeliger voor ziektes en vorst, ...
  - Afname plantendiversiteit en verschuiving in plantensoortensamenstelling:
    - Meer zuurtolerante soorten: grassen
    - Minder zuurgevoelige soorten: bosanemoon, slanke sleutelbloem, éénbes, ...
      - Verdwijnen ten gunste van meer zuurtolerante soorten
  - Verdwijnen van regenwormen en slakken
    - Zijn zeer gevoelig aan bodemzuurtegraad
- Indirecte gevolgen:
  - Vb. slechte strooiselafbraak (regenworm)
    - Heel veel nutriënten blijven vastzitten in strooisel
    - => niet beschikbaar voor planten om op te nemen
    - => deficiëntie voor specifieke nutriënten
  - Vb. lager broedsucces van vogels (vb. koolmezen): daling slakkenpopulatie
    - Koolmezen eten slakkenhuisjes
    - => kalk uit huisjes nodig om aan Ca behoeft te voldoen: noodzakelijk om eieren te leggen
    - => sterke verzuring => niet voldoende huisjesslakken aanwezig
    - => mezen hebben tekort aan Ca
    - => eierschaal veel dunner + minder eieren
    - => totaal gevolg: broedsucces sterk verlaagd in gebieden waar verzuring optrad van bosecosystemen
- Verhoging stikstof beschikbaarheid in ecosysteem heeft eerst effecten op planten, maar vervolgens cascade van effecten doorheen ganse voedselweb
  - Zeker als het zich gaat manifesteren doorheen één van de keystone species (ik denk zo een soort waar veel andere soorten van afhangen)

## FOSFOR

- Globale fosforcyclus beperkt

- Vnl. fluxen via transport van sedimenten (rivier, run-off water over bodem) en stof in de atmosfeer

- Figuur: fluxen en hoeveelheid aangeduid in Tg of Tg/j

- Fosfor recycleert zich binnenin het ecosysteem
- Verlaat ecosysteem met sedimenten in rivier of via run-off naar lager gelegen gebieden
  - Komt uiteindelijk in oceanen terecht gebonden aan sediment of in opgeloste anorganische vorm

- Verplaatsen doorheen atmosfeer met opwaaiend stof

- Belangrijke bron fosfor in zeer arme omgevingen

- Mijnbouw (mens): voornamelijk voor productie van meststoffen

- Heeft fosforcyclus heel sterk versneld

- Fosformijnbouw = erg milieu belastende activiteit met heel sterke verontreiniging

- Vrij grote hoeveelheden opgeslagen in bodem

- Vnl. in sedimenten op bodem van de oceaan

- Invloed van de mens: fluxen (doorstroming) zijn 3x groter door P-gebruik in bemesting, detergентen en verwoestijning

- Verwoestijning treedt op als gevolg van menselijke activiteit => grotere kans dat zand wordt getransporteerd doorheen atmosfeer

- Wind heeft vrije werking op zandpartikels (niet beschermd door vegetatie)

- Gevolg: eutrofiëring (vermesting) v P op land en in water

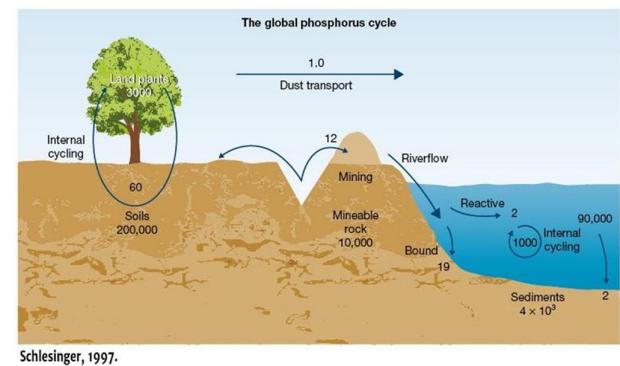
- Bij grote hoeveelheden fosfor in water: massale algenbloei

- => minder licht ter beschikking in water

- => als massaal afsterven algen: zuurstof nodig voor decompositie

- => alle zuurstof uit water opgebruikt

- => vissen sterk afhankelijk van zuurstof: gaan sterven



## Hoofdstuk 8: Biodiversiteit & natuurbescherming (belang, bedreiging & natuurbescherming)

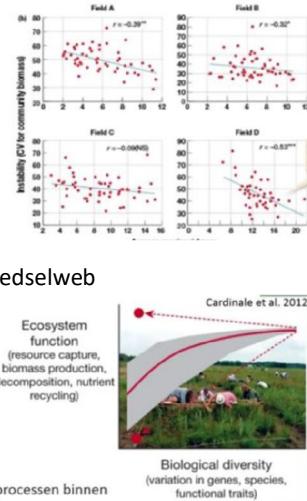
### 1 BIODIVERSITEIT

- Wat is biodiversiteit?
  - o Soortenrijkdom
    - Eenvoudigste beschrijving
    - = de hoeveelheid soorten aanwezig in een specifieke geografische regio
  - o Genetische diversiteit binnen soorten
    - Belangrijk om subpopulaties v eenzelfde soort te beschermen omdat ze genetisch zijn aangepast aan specifieke lokale omstandigheden
    - Endemische soorten = 1 enkele specifieke geografische locatiewaarde
  - o Rijkdom evalueren op ander taxonomisch niveau dan op soortniveau
    - Familie
    - Soorten
    - Klade
    - Vb. meer belang hechten die geen nabij geslacht hebben in een nabije soort/ familie
      - => als enige soort in geslacht/ familie voorkomen = monotypisch geslacht
      - Vb. buistandigen (zoogdieren) met 1 familie waartoe alle soorten uit de orde behoren
        - o Enige nog levende soort = aardvarken
  - o Diversiteit aan habitattypes
    - Vb. Woestijnen, moerassen, vroege/late stadia van bossuccessie
- Soorten w gevormd en sterren uit, lokaal of globaal, en kunnen migreren
  - o Verschil tussen globaal en lokaal niveau
    - Op globaal is extinctie > speciatie
    - Lokaal: extinctie > speciatie maar wel nog immigratie vanuit andere regio's
  - o Netto effect:
    - Globaal niveau: Globaal verlies van soorten: biodiversiteit neemt af op globaal niveau
    - Lokaal niveau: Lokaal verlies, status quo of winst aan soorten:
      - biodiversiteit neemt af/ neemt toe/ blijft gelijk
      - MAAR aantal inheemse soorten neemt af en aantal exoten neemt toe
      - => lokale soorten sterren uit, meer & meer soorten van buiten regio gaan immigreren (meestal generalisten)
  - o Uitstervende soorten: een natuurlijk proces
    - > 99% van alle soorten die ooit hebben bestaan zijn uitgestorven
      - Is het dan geen natuurlijk proces?
    - Natuurlijke snelheid: 0,001-0,01% soorten per 100 jaar
      - Individuele soorten moeten het volhouden van 1-10 miljoen jaar
      - Schatting: aantal soorten op aarde = 10 000 000
        - o => 100-1000 soorten sterren uit per 100 jaar
    - Nu: 1% per 100 jaar
      - => het gaat extreem snel
      - 6e massa extinctie?

### 2 WAAROM BESCHERMEN?

- Ethisch
  - o Vinden we het ethisch verantwoord dat we verantwoordelijk zijn voor uitsterven van soorten enkel door onze menselijke activiteit?
- Intrinsieke waarde
  - o Soorten hebben het recht te bestaan, ook al spelen ze geen rol van betekenis voor de mens
- Voorzorgsprincipe
  - o Kunnen er niet vanuit gaan dat we alle kennis hebben over het ecosysteem functioneren
  - o Er zit onzekerheid & gaten in onze kennis over ecosysteem functioneren & de rol die elke soort op aarde kunnen spelen binnen een ecosysteem
  - o Beter ervoor zorgen dat soorten niet uitsterven uit voorzorg

- Gemeenschapsstabiliteit
  - o Positieve relatie met soortenrijkdom & gemeenschapsstabiliteit
    - Experiment van tilman op 39 plantensoorten
      - **Variatie** van biomassa van gehele gemeenschap als maat van de stabiliteit van de gemeenschap neemt af naarmate het aantal soorten in de gemeenschap toenam (dus minder variatie = meer stabiliteit?)
      - => hogere soortenrijkdom = grotere stabiliteit van de gemeenschap
  - o Specifieke sleutelsoorten bestaan die een essentiële rol spelen binnen voedselwebben
    - Verdwijnen van sleutelsoort kan zorgen dat er een trofische cascade gebeurt doorheen het voedselweb
    - Vb. wolven, regenwormen, zeesterren
- Ecosysteem functioneren
  - o Alle fysicochemische & biologische processen binnen een ecosysteem
    - = alle processen die zich daarin afspeLEN
    - Vb. biomassaproductie, dekompositie, pollinatie, N-fixatie, predatie, interactie tussen soorten
  - o Positieve relatie tussen diversiteit en ecosysteem functioneren
    - Figuur : typische vorm van relatie tussen ecosysteem functioneren & biodiversiteit (= rode lijn)
      - Grijze zones = 95% BI
      - Toename functioneren bij toenemende diversiteit
      - Vorm
        - Begin = lineaire relatie
        - (!) verzadiging van ecosysteem functioneren bij een bepaalde diversiteit
          - => niet alle soorten zijn nodig om het ecosysteem ten volle te laten functioneren
      - Anderzijds:
        - Soorten verliezen in begin
          - => eerst beperkte afname van ecosysteemfunctioneren
        - Naarmate er meer & meer soorten verdwijnen
          - => effect versnelt naarmate er meer & meer soorten gaan wegvalLEN
    - Vb. gebruik van essentiële hulpbronnen, productie v biomassA, dekompositie
      - Reductie in efficiëntie van ganse gemeenschappen om essentiële hulpbronnen te gebruiken als er een reductie is in genetische of soorten of functionele diversiteit van organismen
      - Hulpbronnen: water, nutriënten, licht, prooien
      - Meer diverse gemeenschappen zijn meer in staat om water & nutriënten, licht & prooien te consumeren & deze om te zetten naar biomassA
      - **Opm** Ook strooisel diversiteit (strooisel afkomstig van verschillende soorten) bevordert dekompositie en recyclage van het strooisel
  - o => er is een duidelijke relatie tussen de biologische biodiversiteit & ecosystemen, relatie is consistent voor verschillende groepen van organismen, trofische niveaus en ecosystemen



- Functionele waarde van biodiversiteit
  - o Voedselproductie (mens & vee)
    - Productie van bessen, zaden, noten... natuurlijk wild, vis, sap & olie
    - => producten uit de natuur halen als voedselbron
    - Vb. bijen die instaan voor pollinatie
    - Vb. genetische bron voor gewas & veeteelt
  - o Productie van goederen
    - Andere producten dan voedsel: hout voor constructie, verbranding, turf, rubber & kurkproductie...
  - o Medicinale toepassingen
    - Vb. organismen als plaagbestrijding
    - Vb. dieren gebruikt in medicijnen & cosmetica
    - Vb. aspirine uit gitwilg & taxushaag (chemobehandeling)
    - Vb. Proefdieren die onderzoek naar specifieke ziekte kunnen vergemakkelijken
  - o Recreatie (~ culturele functie)
    - Positief effect op mentale welzijn
      - Zicht hebben op groen & staat waarin zieke mensen herstellen
  - o Milieubescherming
    - Zuiveren water & lucht
    - Voorkomen erosie & overstroming



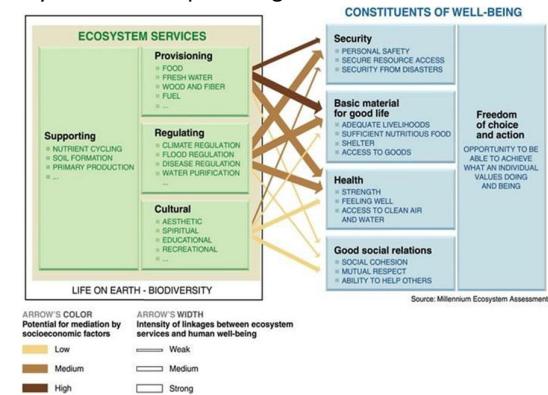
- Regelen van lokaal & globaal klimaat
  - Lokaal: koeling door beschaduwing & evapotranspiratie
  - Globaal: door CO<sub>2</sub> opname
- => verschillende redenen om biodiversiteit & natuurlijke ecosystemen te beschermen
- Gradiënt
  - Preservatievevisie:
    - Ethisch: niet aan de mens om te beslissen welke soorten verdwijnen, elke soort is van belang
    - = natuur beschermen als wildernis, vrij van alle menselijke invloed
  - Conservatie
    - ~ecosysteem functioneren & functionele waarde van natuurgroen zien
    - Mensen die dit meer aanhangen: natuur duurzaam gebruiken (niet uitputten)

**Opm.** economische waarde plakken op biodiversiteit?

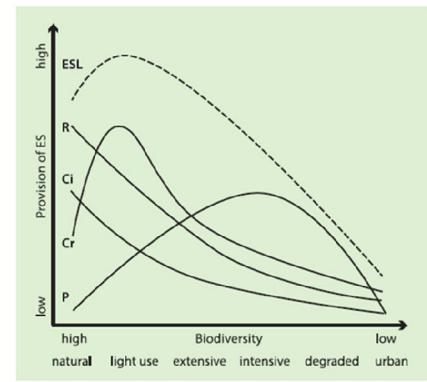
- Kunnen we biodiversiteit omzetten naar economische waarde
  - Het draait bij de mens heel vaak om geld
- Als ergens geld kunnen plakken: belangrijke factor voor mensen om zich hiervoor in te zetten
  - => ecosysteemdiensten

### 3 ECOSYSTEEMDIENSTEN

- Direct en indirecte bijdrages van gezonde ecosystemen aan het welzijn van de mens
  - Dit mens staat in dit concept centraal
- Ontwikkeld in millennium ecosystem assessment 2005
  - Evalueert conditie van ecosystemen wereldwijd + ecosysteemdienst
- Ecosysteemdienst: kleven een soort van framework (kapstok) om functies van ecosystemen aan op te hangen
- 4 hoofddiensten:
  - Dragen bij aan het menselijk welzijn door bevorderen van veiligheid, gezondheid, behuizing, voedsel, goederen & sociale aspecten
  - 1) Producerende diensten
    - Houtproductie
    - Voedselproductie
    - Brandstofproductie
      - Vb. uitsteken van turf
    - NTFP = non timmer forest product
      - = producten aangemaakt door ecosystemen die niet dienen voor voedselproductie
      - Vb. woning he??
    - Drinkbaar water
    - Energiegewassen
    - Medicijnen
    - Genen die ons kunnen verder kunnen helpen in veeteelt & gewasteelt
  - 2) Regulerende diensten
    - C-opslag & globale klimaatregulatie
    - Lokale klimaatregulatie
    - Ziekteregulatie
    - Water-, bodem-, en luchtuivering
    - Waterretentie en overstromingsregulatie
      - Waterretentie => minder overstromingen
    - Geluidsregulatie
    - Bodembescherming
    - Bestuiving
    - Plaagbeheersing
      - Plagen & pesten in veeteelt reduceren
  - 3) Culturele diensten
    - Recreatie
    - Educatie
    - Mentale gezondheid
    - Esthetiek (mooi om naar te kijken => mooie omgeving op reis)



- Spirituele diensten
  - Vb. koeien zijn heel belangrijk in India heb ik gezien
    - Ze smeren zich in met mest & urine om zich zo tegen COVID te beschermen
- Meerwaarde van woningen
  - Huizen op den buiten meer waard dan woningen id stad die geen uitzicht hebben op ecosystemen in de omgeving
- 4) Ondersteunende diensten
  - = maken in staat om andere 3 diensten mogelijk te maken
  - Biomassaproductie
  - Bodemvorming
    - Hoe wordt bodem gevormd door aanwezigheid van vegetatie
  - Water- en nutriëntencycli
- Vb. voor Vlaanderen
  - Figuur
  - W geëvalueerd in natuurrapport om de zoveel jaar
- Economische waarde van ecosysteemdiensten gebruiken als motivatie voor natuurbescherming? 2 voorwaarden
  - 1) Link tussen ecosysteemdiensten met biodiversiteit
    - Oa via ecosysteem functioneren
    - Vaak positief verband tussen ecosysteem functioneren en de biodiversiteit
      - MAAR relatie is niet zuiver
    - => Conceptueel diagram
      - X as: biodiversiteit van hoog naar laag
      - Y as: aanleveren van ecosysteemdiensten van laag naar hoog
      - Verschillende curves: elke curve stelt andere ecosysteemdienst voor
        - R = regulerende diensten
        - P = producerende diensten
        - Cr = cultureel recreatieve diensten
        - Ci = cultureel informatieve diensten (~ educatief & cultureel erfgoed)
        - ESL = som van alle ecosysteemdiensten samen
    - => Positieve relaties maar ook geen, negatieve of niet lineaire relaties
      - Vb.
        - R = hoogste bij hoge biodiversiteit
        - P = maximaal bij intermediaire biodiversiteit
    - Vaak **trade off** tussen verschillende diensten
      - Ene dienst moet inleveren tov andere dienst
      - Vnl producerende en regulerende functies/ diensten
    - Positieve relatie van biodiversiteit is veel duidelijker voor ecosysteem functioneren dan voor het aanleveren van ecosysteemdiensten
      - Aanleveren van ecosysteemdiensten ≠ eenduidig
        - Onderzoeken die aantonen dat er een positief verband tussen bestaat
        - MAAR Is niet bij alle soorten
      - SR = soortendiversiteit
      - Vb. hogere SR = hogere NPP in graslanden
        - MAAR niet direct hogere voorziening van voeder voor vee (extra biomassa levert niet per sé meer nutriënten die kunnen w aangewend door het vee)
        - => relatie niet persé positief
      - Vb. hogere SR = hogere biomassa bomen, en meer houtproductie
        - Positief verband
      - Vb. hogere SR bacteriën = snellere en effectievere biomremediatie van gecontamineerd grondwater & sedimenten
        - Hoe meer soorten aanwezig => hoe sneller verontreiniging uit gecontamineerd grondwater gehaald
      - Vb. hogere SR pollinatoren = pollinatiediensten hoger
    - => afhankelijk van elke ecosysteemdienst, habitat, taxa



- 2) vertaling van ecosysteemdiensten naar economische waarde
  - Aantal ecosysteemdiensten waar het heel duidelijk is hoe je vertaling kan maken
  - => Directe manier
    - Producten komen op markt & worden verkocht
      - => prijs opgeplakt
    - Waarde van producten
    - Vb. houtprijzen
      - +- 34 euro per m<sup>3</sup> hout
      - Duidelijke economische waarde van ecosysteemdienst
      - **Opm** extra kosten nadat hout verkocht aan particulier
    - Vb. vis, drinkbaar water, medicijnen
  - => Indirecte manier
    - Vb. recreatie
    - Wat mensen ervoor willen betalen:
      - Vb. Verplaatsingskosten voor recreatie te kunnen uitvoeren in ecosysteem
    - Kostprijs voor vervangen van dienst door een door mensen gemaakte alternatief: waterreiniging van een rietgebied vervangen door een waterzuiveringsinstallatie
      - Hoeveel zou het kosten om waterzuiveringsinstallatie te bouwen & te onderhouden
    - Vermeden kosten aan de maatschappij:
      - Depositie van fijn stof op vegetatie => verminderde hospitalisatie, zorg, medicatie & werkverlet veroorzaakt door hogere concentraties aan fijn stof id atmosfeer

Bescherming van individuele soorten of bescherming van habitat

### 3.1 INDIVIDUELE SOORTEN

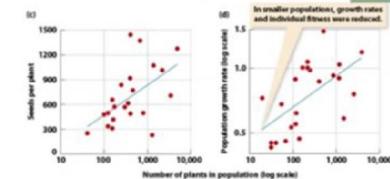
#### **Bedreigd of niet?**

- Verschillende risicoklassen obv status van de soort(IUCN)
  - Uitgestorven (EX) en uitgestorven in het wild (EW)
    - EW: enkel nog in gevangenschap
  - Kritisch bedreigd (CR=criticaly threatened)
  - Bedreigd (EN=endangered)
  - Kwetsbaar (VU=vulnerable)
  - Gevoelig (NT=not threatened)
  - Niet bedreigd (LC=least concern)
  - Onvoldoende data (DD)
- Status op basis van o.a. grootte van de populaties, de snelheid waarmee de soort in aantal afneemt en verspreiding over de wereld
  - => soort tot risicoklasse toebedelen
- Op basis van deze lijsten: prioriteiten opleggen om soorten te gaan beschermen
  - Welke soort echt bescherming nodig hebben en welke geen probleem hebben met verder te bestaan
- In totaal: meer dan 31.000 soorten bedreigd met uitsterven
  - 41% amfibieën, 25% vd zoogdieren, 14% vogels, 33% koralen, ...
  - Meest gekende soort die uitgestorven is = dodo
  - Meer recent uitgestorven: tuimelaar, rauwmantel, roodbosvogeltje (plant), ...
  - Otter, wolf en bever recent weer opgedoken bij ons (na meer dan 100 jaar afwezigheid)
  - Kritisch bedreigd: Westelijke Gorilla, boommarter, boomkikker

#### **Problematiek van de kleine populaties**

- Demografische onzekerheid: randomvariaties
  - In geboorte en sterfte
  - In sexratio van geboren individuen: aantal van zelfde geslacht
    - Vb. maar 4 individuen blijven over en de nieuwe individuen allemaal van hetzelfde geslacht => einde soort
  - Genetische kwaliteit van individu (random variaties)
  - Eigenschappen individuen sterke invloed op overleving populatie
- Omgevingsonzekerheid:
  - Rampen, zoals overstroming, storm of extreme droogte
    - Kan einde betekenen van een soort
  - Jaar-tot-jaar fluctuaties in neerslag en temperatuur
    - Moeten geen grote verschillen zijn waardoor soort op rand van uitsterven overgaat tot uitsterven

- Foto's: grasland in juli 2016 (bovenaan) en in juli 2018 (onderaan)
  - Effect droogte in 2018
  - Weinig overblijvende individuen van resterende populatie => soort heeft weinig kans om te overleven
- Verlies van genetische informatie
  - In kleine populaties: kans groter dat gerelateerde individuen met elkaar gaan voortplanten
    - Alle populaties dragen recessieve allelen: kunnen negatief effect hebben op individu of leiden tot sterfte wanneer ze homozygoot voorkomen
      - Erven van zowel de mama als de papa
  - Inteelt en **inteeltdepressie**
    - Kans op erven van recessieve allel van zowel mama als papa is groter bij inteelt
    - = Lagere overlevingskans
    - = Lagere fertilitet en reproductie
    - = Lagere groeisnelheid
    - = Lagere weerstand individu voor ziektes
    - Negatieve impact op zeer kleine populatie
    - Voorbeeld: grafieken (studie naar 23 populaties)
      - Aantal individuen in populatie groter dan produceert elke plant meer zaden en meer zaden per vrucht => populatie groeit sneller
      - Aantal individuen kleiner => plant produceert minder zaden en minder zaden per vrucht => populatie groeit minder snel
  - Gevolg: Verlies van adaptief vermogen
    - Zeldzame allelen van een gen of combinaties van allelen kunnen mogelijk een voordeel opleveren (niet onmiddellijk)
      - Wanneer soort zich moet aanpassen aan veranderende omstandigheden in de toekomst
    - Kleinere populaties hebben kleinere genetische variatie en hebben dus een kleinere kans om zich te kunnen aanpassen aan nieuwe omstandigheden in de toekomst (vb. klimaatverandering)



### 3.2 BEDREIGINGEN VOOR BIODIVERSITEIT

Orzaken van achteruitgaan biodiversiteit (globaal en lokaal)

- Overexploitatie
- Introductie van invasieve exoten door globalisering
- Ziektes
- Habitatverlies en -fragmentatie door landgebruikverandering
- Habitatdegradatie door
  - Verontreiniging: organische en anorganische polluenten in lucht, water en bodem, pesticiden, licht
  - Verdroging
  - Verstoring
- Klimaatverandering
- Factoren hebben negatief effect op biodiversiteit en worden veroorzaakt door de steeds toenemende menselijke populatie én steeds toenemende consumptie door de mens

### 3.3 OVEREXPLOITATIE/ROOFBOUW

- = Populaties of grondstoffen worden geoogst aan een snelheid > netto rekrutering (geboorte-sterfte) of natuurlijke aanvulling van stock
  - Netto rekrutering = netto effect van geboorte en sterfte
    - Individuen die overblijven na correctie? Door sterfte
- Vb. overbegrazing, overbevissing, overkappen, ...
  - Overbevissing: quota opstellen, anders volledige visbestanden verdwijnen
- Doel: voedsel, watervoorziening, brandstof, bont en leder, cosmetica, medicijnen, luxe-product, collectorsitem, huisdier, ...
- Gevolg:
  - Voortbestaan van 'geoogste' soort onzeker, populaties nemen af
  - Voortbestaan van exploitatie zelf wordt onzeker of net lucratiever
    - Want soorten worden steeds zeldzamer => kan op den duur niet meer geoogst worden
    - Lucreatiever (vb. ivoor): hoe minder olifanten/neushoorns, hoe lucreatiever de illegale handel => bracht meer geld op
  - Soort sterft uit en trofische cascade doorheen voedselweb (vb. zeeotters)

### 3.4 INVASIEVE EXOTEN

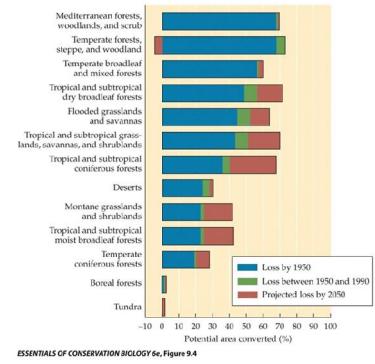
- Dispersie en introductie van nieuwe soorten = natuurlijk proces
- Door menselijke invloed hebben soorten de kans om gans de wereld te bereiken
  - o Per ongeluk, via transport (lucht- en zeehaven)
  - o Intentioneel en illegaal voor plaagbestrijding, voedselproductie, recreatie, esthetische redenen
- Eerste gevolg: soort mee opgenomen in gemeenschap zonder specifieke effecten
  - o => 2<sup>e</sup> gevolg? leidt tot **biotische homogenisatie**
    - Soorten die zo heel wereld gaan bereiken: op den duur gaat elke gemeenschap heel sterk op elkaar lijken
    - = Elke gemeenschap bevat ongeveer dezelfde soorten en op den duur geen specialisten meer omvatten
  - o Vb. heel veel boomsoorten (Japanse lork, ...) zonder negatieve effecten voor ecosysteem
- Tweede gevolg: sterk invasief en vormen bedreiging voor inheemse soorten:
  - o Snelle groei, geen/weinig ziektes en predatoren, veel en snelle reproductie, sterke predatie op inheemse soorten, soms ook: allelopathie
    - **Allelopathie** = stoffen produceren die de groei en ontwikkeling van andere organismen gaan beïnvloeden (meestal negatief)
      - Vb. okkernoot: onder okkernootbomen zullen heel moeilijk andere soorten groeien
  - o Kan ziektes mee brengen die inheemse soorten de das omdoet
- Kan zorgen voor chade ook aan infrastructuur, gezondheid, voedselproductie, ...
- Niet enkel aan gemeenschap
- Foto's: voorbeelden
  - o Amerikaanse vogelkers: oorspronkelijk geïntroduceerd als ornamentale plant en voor houtproductie en verbeteren van de strooiselkwaliteit in het bos
    - Kon geen enkele van de verwachte positieve eigenschappen waarmaken
    - Kon zich wel massaal verspreiden vnl. in onbeheerde homogene naaldbossen op arme zandböden (Kempens, ...)
    - Bestrijding: kappen en chemische bestrijding
      - => soort sterk teruggedrongen
      - Maakt deel uit van ons bosecosysteem, gaat nooit domineren en blijft beperkt in hoogte (in onderetage)
      - Deel uitmaken van bestaande struiklaag zolang we niet te veel kansen geven
  - o Japanse duizendknoop: vrijwel overal terug te vinden
    - Massaal groeien langs autosnelwegen, treinsporen, ...
    - Heel moeilijk om deze te bestrijden: wortelstokken zitten heel diep in de bodem
      - Overgieten met beton: 1 klein barstje en soort komt terug tevoorschijn
      - Maaien => maaisel: elk klein deeltje zal terug uitschieten om nieuwe plant te vormen via vegetatieve vermenigvuldiging
    - 1 van de 100 meest invasieve soorten ter wereld
  - o Chinese wolhandkrab
    - Uit Oost-Azië: meegelift als larve via schepen
    - Vernietigen grote hoeveelheden waterplanten
  - o Aziatisch lieveheersbeestje
    - Oorspronkelijk ingevoerd voor biologische bestrijding van bladluizen in kweekserres => is ontsnapt
    - Agressieve predator: bij gebrek aan bladluizen => larven eten van andere soorten lieveheersbeestjes, rupsen- en vlindereitjes
    - Dragen een parasiet die de lokale soorten lieveheersbeestjes doen uitsterven (wel zelf tegen bestand)
  - o Andere bekende voorbeelden: Canadese ganzen, tijgermug, brulkikker, buxusmot, Colorado kever, muskus rat, ...
    - Invloed op voedselproductie, gezondheid en infrastructuur



### 3.5 HABITATVERLIES EN FRAGMENTATIE

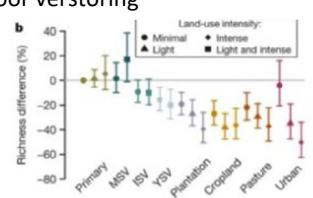
- Landgebruikverandering
  - o Converteren van natuurlijke systemen naar ander landgebruik
  - o Voor urbane of industriële ontwikkeling, voedselproductie, productie hout en andere grondstoffen
  - o Door verwoesting = door verdroging natuurlijk ecosysteem verdwijnen
  - o Natuurlijke fenomenen: brand, overstroming, ...
  - o Grote bijdrage mens

- Figuur: overzicht van hoeveel gebied reeds geconverteerd is voor jaren '50, tussen 1950 en 1990
  - En projectie van hoeveelheid areaal (procentueel) dat verdwenen zal zijn tegen 2050
  - Berekend voor verschillende biomen
  - Gele kader: gematigde en mediterrane bossen
    - Grote verliezen in verleden (sinds middeleeuwen)
    - Beperkte verliezen van semi-natuurlijk ecosystemen
    - Lichte toename van gematigde bossen in toekomst
  - Groene kader: tropen, subtropen
    - Droog loofbos, naaldbos, ... omgezet
    - Ook recent en gaat zich sterk voortzetten in toekomst
  - Blauwe kader: gebergten en tropisch en subtropisch loofbos
    - Kleine omzetting voorbij eeuwen
    - Grote afnames in areaal worden verwacht in semi-natuurlijke ecosystemen (toekomst)



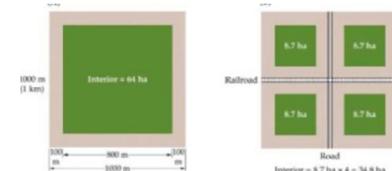
#### - Gevolg 1: verlies aan natuurlijk habitat

- Origineel habitat:
  - Kleinere oppervlak = kleinere populatie = meer kans op uitsterven = lagere SR en gevoeliger voor verstoring
    - Hh: vorige lessen: soortenrijkdom in relatie met oppervlakte
  - Minder verschillende microhabitats
- Nieuw landgebruik: intensiever en lagere SR
  - Figuur rechts: vergelijking soortenrijkdom (procentueel) tov primair bos
    - Met natuur secundair bos (na kap primair bos terug ontwikkeld)
      - Vrij weinig verschil
    - Met intermediair en jong secundair bos: achteruitgang in soortenrijkdom
    - Meer soorten verliezen naarmate landgebruik intensiever wordt
      - Plantagebos (monocultuur 1 soort)
      - Cropland: gewasproductie
      - Urbane gebieden: sterke afname v SR



#### - Gevolg 2: fragmentatie van overblijvend habitat

- Isolatie van omringende habitats
- Minder kernoppervlakte, meer randhabitat
- Gevolg isolatie:
  - Beperkte verbreiding in afstand, pollinatie en genetische uitwisseling voor kerssoorten tussen verschillende fragmenten
- + Meer ruimte voor specifieke randsoorten (in randhabitat die gecreëerd wordt)
- Andere milieu-omstandigheden in overblijvend fragment: microklimaat, beschikbare nutriënten
  - => SR daalt (of stijgt), gemeenschapssamenstelling wijzigt
    - In extreem geval: SR stijgt als gevolg van creëren randhabitat => mogelijkheid randsoorten om zich daar te vestigen
- Door toenemende overgang van wild dier op mens
  - Dieren moeten zich steeds meer terugtrekken op kleinere oppervlakten door landgebruiksverandering
  - Mens dringt steeds dieper en vaker binnen in leefwereld wilde dieren
  - => grotere kans op overspringen ziekten van wild dier op mens



#### - Kaart: wat we verloren hebben aan bossen

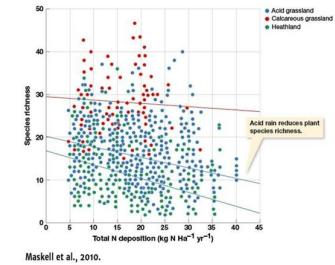
- Donkergroen = bedekking bos tussen einde laatste ijstijd en opkomst mens (ongeveer 10.000 jaar geleden)
- Lichtgroen = bosbedekking in 2000
- Ongeveer 1/3 van het land op aarde is nu bedekt door bos



#### 3.6 HABITATDEGRADATIE

- Afname in kwaliteit van het habitat; door verschillende factoren
  - Door verontreiniging: pesticiden, depositie van N en S, run-off en inwaai van mest, instroom van verontreinigd oppervlaktewater, luchtverontreiniging (O3), zware metalen, licht, ...
    - Depositie van N en S veroorzaakt eutrofivering
  - Door verdroging: daling in grondwatertafel
    - Vb. door doorgedreven drainage
  - Door recreatie: vertrappeling van vegetatie, auditieve verstoring, ...
  - Door warmte
    - Stedelijk hitte-eiland effect: warmer in stad dan in omliggende groene gebieden

- Door plasticvervuiling
- Gevolgen:
  - Lagere groei en vitaliteit van de aanwezige soorten
  - Soorten passen zich aan
    - Vb. in de stad: aanpassen aan andere omstandigheden van licht en verontreiniging, auditieve verstoring
  - SR daalt en gemeenschapssamenstelling verandert in habitats met lagere kwaliteit
    - Figuur: relatie tussen SR en totale hoeveelheid N-depositie die per jaar en per hectare op een vegetatie valt
      - Afname grootste in gebieden die sowieso al vrij zuur zijn (heidegebieden of zure graslanden)
      - Rode lijn = relatie tussen SR en totale N-depositie voor kalkrijke graslanden => kleiner effect
    - Vb. N-depositie: meer zuurtolerante soorten zoals grassen en meer generalisten, specialisten verdwijnen
      - Voorbeeld vorige les: relatie soortenrijkdom en relatieve dosis stikstof die vegetatie gekregen heeft doorheen de tijd
    - Lokaal uitsterven van populaties

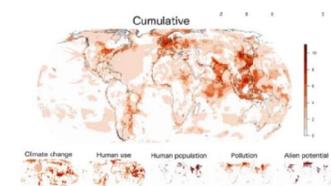
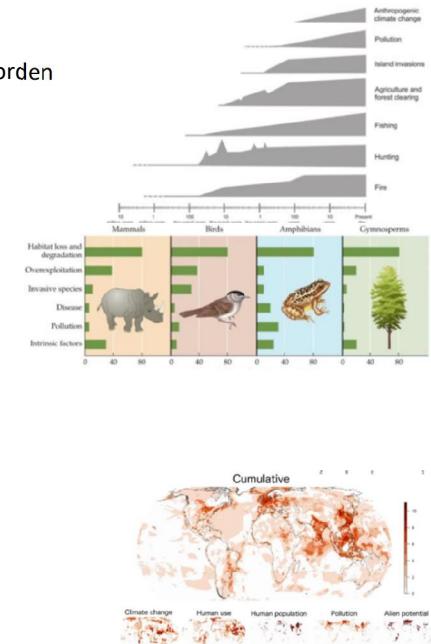
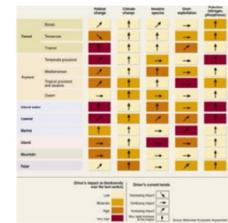


### 3.7 KLIMAATVERANDERING

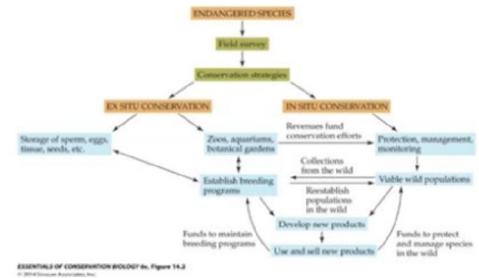
- Global warming geeft aanleiding tot klimaatverandering
  - Hogere temperaturen, meer frequente en hogere T extremen
  - Minder neerslag
  - Stijging zeespiegel
  - Verzuring van oceanen
  - Meer intense en frequente stormen en hevige neerslag
    - Meer neerslag op korte tijd
    - Tussenin droger: neerslag minder gemakkelijk indringen in bodem => makkelijk overstroming optreden
  - Meer frequente branden
  - Verandering in zeestroming
  - ...
  - met mogelijke feedforward mechanismen
- Gevolg:
  - Habitats verdwijnen, verkleinen of minder geschikt:
    - Populatiestandaard daalt, soorten sterven lokaal uit en SR daalt lokaal door verdwijnen inheemse soorten
  - **Opm** Habitats schuiven op: verandering in gemeenschapssamenstelling en ruimtelijke verspreiding van soorten
    - Andere soorten in de plaats: geen afname in SR, maar verandering in gemeenschapssamenstelling en ruimtelijke verspreiding
    - Oorspronkelijke soorten schuiven op naar polen toe en in de hoogte (ook in montane gebieden), maar niet alle soorten kunnen snelheid van verandering volgen door lage mobiliteit en beperkte dispersie
      - Soorten die mobieler zijn, makkelijke verbreiding kennen => grote snelheid in verandering doorheen de ruimte volgen
    - Nieuwe soorten kunnen in de plaats komen
  - Soorten schuiven op aan verschillende snelheid: effect op soortinteracties
    - Soorten in oorspronkelijke gemeenschap gaan in interactie gaan
      - Predatie, interspecifieke competitie, mutualisme
    - Als 1 van de 2 soorten niet meer aanwezig is => interactie stopt
  - Effect op timing van reproductie en migratie
  - Effect op lengte van groeiseizoen
    - Planten beginnen vroeger te groeien en gaan langer doorgroeien dan oorspronkelijk
    - Komen sneller in bloei/in blad
  - Effect op timing van reproductie en groei
    - Voor ene soort meer bepaald door T dan de andere soort
    - => sommige soorten meer in tijd opschuiven dan andere soorten
    - => verschuiving doorheen **tijd** tussen soorten
    - => interacties tussen soorten volledig veranderen: verschuiving doorheen tijd en ruimte
  - Vb. smelten poolkappen, gletsjers, permafrost, ...
    - Sterke veranderingen in gemeenschapssamenstelling verwachten van deze gebieden

### 3.8 BEDREIGINGEN VOOR BIODIVERSITEIT

- Relatief belang afhankelijk van plaats, tijd en taxonomische groep
    - o Figuur 1: relatief belang afhankelijk van **plaats** (variëren in de ruimte)
      - Verschillende biomen (rijen) en de 5 bedreigingen (kolommen)
      - Kleuren geven impact bedreigingen op biodiversiteit over laatste 100 jaar
      - Pijlen geven tegenwoordige trend van impact bedreiging aan
      - Habitatverandering heeft sterke impact gehad op tropische bossen, gematigde graslanden, zoet water en kustwater
        - => Negatief effect blijft toenemen voor aantal van die biomen
        - Andere biomen: Effect stabiel of zelfs afnemen
      - Klimaatverandering heeft beperkte impact op biodiversiteit laatste 100 jaar
        - Is recent fenomeen
        - Heel snelle toename van impact van deze bedreiging op die biomen
      - Invasieve soorten: vooral eiland biomen
        - Negatieve impact op biodiversiteit
        - Voor meeste biomen: continue trend van negatieve impact
        - Aantal biomen: sterke toename doorheen de tijd
      - Overexploitatie: voornamelijk fenomeen van de laatste 100 jaar
        - Grote impact op mariene ecosystemen, tropisch grasland, savanne en tropische bossen
        - Impact stabiliseert (continue), blijft niet verder toenemen
      - Verontreiniging: vb. N en P
        - Voorbij 100 jaar grote impact op gematigde graslanden, zoet water, kustgebieden, boreale en gematigde bossen
        - Snelle toename van impact op biodiversiteit
      - Klimaatverandering en verontreiniging hebben steeds grotere impact op biodiversiteit over de wereld
  - o Figuur 2: relatief belang afhankelijk van **tijd**
    - Opkomst mens, vissen bejagen dieren, opkomst landbouw, brand, ...
    - Recent ontwikkelingen: 500 jaar geleden is verontreiniging groot probleem geworden
    - Antropogene klimaatverandering laatste 100 jaar komen opzetten
  - o Figuur 3: relatief belang afhankelijk van **taxonomische groepen**
    - Zoogdieren: vnl. effect op percentage bedreigde soorten
      - Effect door habitatverlies en degradatie en door overexploitatie
    - Effect door habitatverlies en degradatie: bij vogels, amfibieën en bomen
      - Ook nog andere bedreigingen belangrijk
    - Vogels: bedreiging van overexploitatie en invasieve soorten
    - Amfibieën: vnl. habitatverlies en degradatie samen met verontreiniging
    - Bomen: grootste effect komt van habitatverlies en degradatie
      - In iets mindere graad door overexploitatie
- Verschillende sturende factoren in verschillende biomen en regio's
  - o Kaart: bijdrage van verschillende bedreigingen op biodiversiteit over ganse aarde
    - Cumulatief effect: grote effecten, sturende factoren in verschillende biomen
      - Voornamelijk rond India, Indonesië, VS, Noord-Europa
      - Heeft te maken met aanwezigheid menselijke bevolking door landgebruik, verontreiniging en aanwezigheid invasieve soorten
    - Klimaatverandering meer effect in regio India en Indonesië
- Beschermen van biodiversiteit: verschillende opties
  - o Focus op specifieke soorten (zeldzaam, sleutelsoort) vs focus op hele habitats
    - Keystone = specifieke sleutelsoorten
  - o Preservatie vs conservatie
    - Preservatie = behoud wildernis
    - Conservatie = duurzaam gebruik ecosystemen
    - Ex-situ soortenbehoud: dierentuinen, zaadbewaring in Svalbard
      - = weg v oorspronkelijke locatie
    - In situ = ter plekken
    - Soortbeschermingsprogramma's
    - Beschermd gebieden afbakenen met verschillende niveaus van bescherming



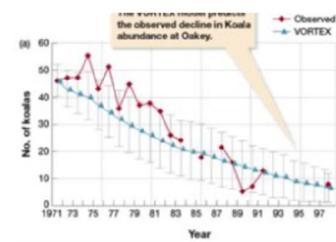
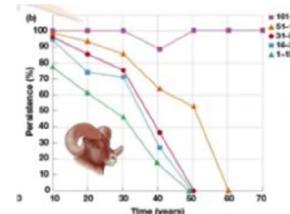
- Duurzaam beheer en herstel van habitats en populaties
- Uiteindelijke doel = behoud van soorten, biodiversiteit
- Schema:
  - Links: ex-situ conservatie
    - = Blijhouden van individuen van een soort weg van oorspronkelijke locatie (vb. dierentuin)
    - Goede dierentuinen verantwoordelijk voor kweekprogramma's van aantal soorten + investeren in inkomsten in het beschermen van soorten in-situ
    - 122.000 zeldzame individuen
      - Deel ervan wordt gevangen in het wild (vnL. reptielen)
    - Ex-situ conservatie van zaden (onderdelen van planten)
      - Vb. werelddaadbank op Spitsbergen: zaden van zoveel mogelijk plantensoorten, ras en variëteiten opgeslagen (oa van veel voedselgewassen)
        - Ligt heel diep (22m diep): in permafrost
        - Door Noorse regering gefinancierd
      - Kopieën van stalen van lokale genenbanken
      - => als probleem met locale genenbank: back up in werelddaadbank
  - Rechts: in-situ conservatie
    - Op terrein zelf



### 3.9 BESCHERMING IN DE PRAKTIJK

#### Soortbeschermingsprogramma's

- Focussen op 1 specifieke soort ter plekke (= in situ)
- Risico op uitsterven evalueren: **minimum viable population**
  - = Minimum grootte populatie die het mogelijk maakt voor de soort om het te overleven
- Hoe groot moet populatie zijn om met bepaalde zekerheid een bepaalde periode te overleven?
  - Vb. soort gaat met 95% zekerheid nog 100 jaar overleven
  - Geschat op basis van datasets
  - Voorbeeld: figuur links
    - Dikhoornschaap
    - X-as = tijd
    - Y-as = overleving van populatie
    - Populaties met minder dan 50 individuen: sterven binnen 50 jaar uit
    - Populaties tussen 51-100 individuen: slechts 50% populaties konden 50 jaar stand houden
      - Na 60 jaar: uitgestorven
      - Populatie met meer dan 100 individuen: kans op overleving na 70 jaar 100%
      - Als populatie meer dan 100 individuen bevat, dan vrij zeker dat deze na 70 jaar nog aanwezig is
      - Niet voor elke soort deze data gegeven
  - Minimum viable population: Berekend op basis van **modellen** => gegevens die nodig zijn:
    - Reproductie, mortaliteit en migratie per leeftijd en geslacht
    - Geslachtsverhouding
    - Draagkracht van het ecosysteem
    - Kans en effect van rampen op overleving en reproductie
      - Vb. kans dat er een extreme storm passeert of extreme situatie waarbij negatief effect optreedt op de soort
    - Voorbeeld: figuur rechts
      - Blauw = data modelstudie
      - Rood = meetgegevens
      - Koala's
      - X-as = jaartal
      - Y-as = aantal koala's
      - Populatie opgevolgd doorheen tijd: model goed in staat om aantal koala's te voorspellen doorheen de tijd
      - => model kan vrij goed simuleren
      - => model gebruik om te voorspellen voor andere populaties: kans om te overleven doorheen de tijd (in toekomst)



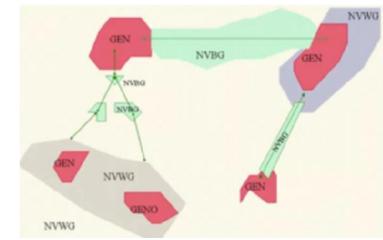
- Keuzes maken
  - o Bedreigde of zeldzame soort
    - Vb. boomkikker of Europese hamster
  - o Sleutelsoort: essentiële rol binnen voedselweb of veel connecties met andere soorten
    - Vb. wolven hebben belangrijke sleutelrol
  - o Ecosysteemingenieur: beïnvloedt sterk het milieu en daarmee de biodiversiteit in een habitat
    - Vb. bevers, wolven, regenwormen => manipuleren groot deel van omgeving (via abiotiek)
  - o Indicatorsoort: soort die gebruikt kan worden voor de kwaliteit van een habitat
    - Stikstofconcentratie bodem, zuurtegraad bodem meten => gebruik maken van indicatoren (bio-indicatoren)
    - Vb. korstmossen: geven goede indicatie van luchtkwaliteit
    - Vb. paling: waterkwaliteit
    - Vb. pitrus: indicatie over verdichting van de bodem
    - Heel veel planten kunnen indicatie geven over leefomgeving
      - **Ellenbergwaarden:** planten ifv abiotische factoren (licht, pH, zouttolerantie, vochtigheid, voedselrijkdom)
      - Op basis van bedekking en aanwezigheid soort in bepaald habitat => idee krijgen over abiotische kenmerken habitat
  - o Vlaggenschipsoort: soort met charismatische eigenschappen, symbool voor bescherming van een gebied; gemakkelijk te observeren = knuffelsoort
    - Moeten makkelijk te observeren gaan
    - Vb. koala's: mascotte van grote branden
  - o Parapluosoort: bescherming van één soort heeft positieve effecten op veel andere soorten waarmee de parapluosoort samen voorkomt
    - Andere soorten liften mee met bescherming van andere soort door heel specifiek energiebehoud in functie van parapluosoort

## 4 BESCHERMING IN DE PRAKTIJK

### 4.1 BESCHERMDE GEBIEDEN

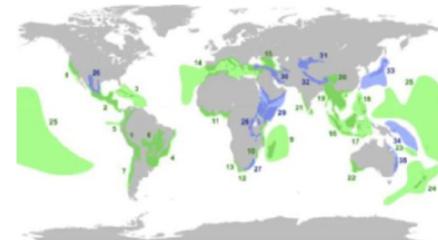
- Verschillende beschermingscategorieën (IUCN) voor gebieden
  - o I: strikt natuurreervaat (Ia) & wildernisgebied (Ib)
  - o II: nationaal park
  - o III: natuurnatuurmonument
  - o IV: biotoop met soort & habitatbeheer
  - o V: beschermd landschap/ zeegebied
  - o VI: beschermd ecosysteem met duurzaam gebruik van natuurlijke grondstoffen
  - o => gradiënt van protectionisme naar het conservationisme
    - Strikt bewaken van het wildernisaspect van een natuurgebied t.o.v. duurzaam gebruik van een ecosysteem zonder afbreuk te doen aan zijn draagkracht
- Europa: mogelijkheid om natuurgebied te beschermen => Natura2000
  - o = Europees netwerk van beschermde natuurgebieden op het grondgebied van de lidstaten van EU
  - o Opgesteld op basis van
    - Vogelrichtlijn van 1979
      - = lijst van 190tal zeldzame/ bedreigde vogelsoorten
      - Hier voor moeten speciale beschermingszones w aangelegd
    - Habitatrichtlijn van 1992
      - Natuurlijke & halfnatuurlijke habitats staan centraal
      - Bijlage: 500 plantensoorten & 200 diersoorten (-vogels) & 200 habitats die moeten w beschermd
  - o Welke soorten & welke type natuurgebieden die moet w beschermd door lidstaten is hierin vastgelegd
  - o Europese commissie draagt financieel bij aan de beschermingsmaatregelen van deze habitat & vogelrichtlijngebieden
    - Via subsidies (Life+ fons)
- Ook op andere niveaus gebieden beschermen
  - o Vlaams Ecologisch Netwerk (VEN) & Integraal Verwevings- en Ondersteunend netwerk (IVON)
    - VEN = selectie van meest waardevolle/ gevoeligste natuurgebieden
      - Natuurgebied & natuurontwikkeling op de eerste plaats
      - Selectie zou representatief moeten zijn van Vlaamse natuur
      - Beleid: behoud & herstel & ontwikkeling van natuur
      - Bijkomende kansen van natuur

- IVON
  - Bestaat uit (kaart)
    - 1) natuurverwevingsgebieden
    - 2) natuurverbindingengebieden
  - Doel: grotere gebieden van het VEN w met elkaar in verbinding gebracht & dat kerngebieden van VEN w beschermd door IVON gebieden rond VEN gebieden
  - Andere functies behalve bijkomende kans van natuur
    - Natuur niet op 1<sup>e</sup> plaats, maar w wel mee in rekening gebracht ifv gebieden van VEN
  - Aparte wetgeving
    - Wat kan & wat niet kan in deze gebieden
  - Vlaamse natuurreservaten & bosreservaten



#### 4.2 BIODIVERSITY HOTSPOTS

- = Geografische regio met uitzonderlijke hoge biodiversiteit aan soorten die bedreigd wordt door menselijke activiteit
- Voorwaarden:
  - Minstens 0,5 % of 1500 endemische vaatplanten bevatten
    - Vaatplanten = grotere planten
    - Deze komen enkel op deze specifieke locatie voor & niet op andere plek op aarde
  - Minstens 70% van primaire vegetatie reeds verloren op deze locatie
- Gebaseerd op publicatie in 1975
  - Oorspronkelijk 25 sites vastgelegd
  - Verder aangevuld door comité van specialisten
    - Vb. amazonewoud
- Kaart : 36 regio's
  - Groen = originele 25 eerste sites
  - Blauw = later aan toegevoegd
  - **Opm** 36 ontbreekt = Noord Amerikaanse kustvlakte
  - **Vb**
    - 14 = mediterraans bassin (aquatisch milieu)
    - 29 = hoorn van Afrika
    - 9 = Madagaskar & eilanden in Indische oceaan
    - 31 & 32 = gebergtegebieden Oost Himalaya & Centraal Azië
    - 33,18, 25 = Regio rond Japan & Filipijnen (aquatische omgevingen)
    - Westkust VS, Nieuw zeeland
    - 3 = Caraïbische eilanden
    - 1,6 ,4 ,7 = bossen Argentinië, Chili & Brazilië
  - Aquatisch & terrestrische regio's
- Doel: opstellen prioriteiten voor investeringen in natuurbescherming
  - Makkelijker voor regio's om financiering los te krijgen als ze zijn aangeduid als biodiversity hotspots
  - => er is heel veel biodiversiteit aanwezig in regio, maar zijn tegelijkertijd heel erg bedreigd
- Nadelen:
  - Beschouwt niet totale SR (soortenrijkdom) of specifieke bedreigde soorten
    - Enkel kijken naar specifieke endemische vaatplanten
  - Beschouwt niet andere taxa dan planten
  - Beschouwt niet huidige landgebruik verandering
    - Het gaat over wat er is verdwenen doorheen de tijd aan primaire vegetatie, maar houdt geen rekening met huidige verliezen
    - => Gestagneerd zoals in EU terwijl andere gebieden zijn id wereld waarop heel grote veranderingen gebeuren in landgebruik



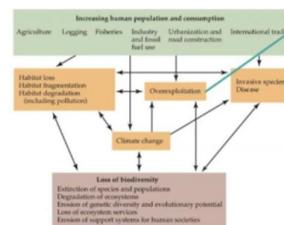
#### 4.3 DUURZAAM BEHEER EN HERSTEL VAN HABITATS & POPULATIES

- Tot nu toe:
  - Gekozen welke soorten we gaan beschermen:
    - Sleutel- of zeldzame soorten die zeer sterk bedreigd zijn
  - OF gekozen om het habitat te beschermen
  - => iets moeten doen op terrein
    - Biodiversiteit & habitats beschermen door aan duurzaam beheer & herstel te doen van populatie

- **Duurzaam & multifunctioneel beheer**
  - o Multifunctioneel = beheer zodat ecosysteem meerdere functies kan vervullen
    - Vb. recreatie, bescherming van biodiversiteit, visproductie of houtproductie
  - o In praktijk verschillende functies doorheen de ruimte te scheiden
    - Het is meestal moeilijk om 2 functies tegelijkertijd te laten samenkommen
    - Vb. recreatie in gebieden waarop gevoelige vegetatie/ diersoorten aanwezig zijn
  - o Duurzaam = ecosysteem beheren zonder dat het ecosysteem functioneren en toekomstige functies in gevaar zouden komen
    - **Opmaak** Rekening houdend met de draagkracht van het systeem = geen overexploitatie
  - o => wel ecosystemen gebruiken voor verschillende functies gaan gebruiken, en ondertussen gaan we er ook voor zorgen dat tijdens het gebruik geen andere functies in gevaar gaan komen (niet nu, maar ook niet in de toekomst)
  - o Vb. bos: jaarlijkse houtkap < jaarlijkse aanwas
    - Houtkap kleiner dan wat er in een jaar bijgroeit
  - o Vb. visquota
    - = opgelegde maxima van hoeveelheid vis dat mag worden gevangen in bepaalde regio's
  - o Aantal mogelijkheden om te werken met labels voor producten afkomstig uit duurzaam beheerde ecosystemen
    - Vb. FSC & PEFC = staan voor duurzaam beheerde bossen
    - Vb. MSC (mariene ecosystemen)
    - => geven duidelijk aan: strenge criteria waaraan het beheer van ecosysteem moet voldoen
      - Label geeft aan dat gekocht product afkomstig is van duurzaam beheerde ecosystemen

Hoe aanpakken:

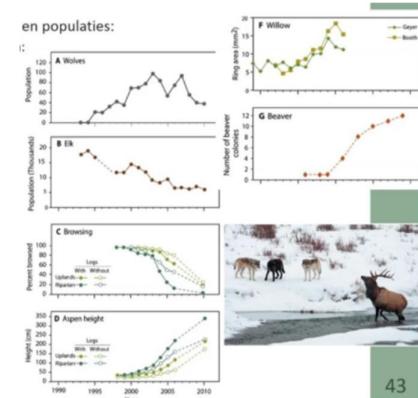
- Beheer en herstel habitats en populaties:
  - o Wegenomen of reduceren van bedreiging en/of mitigeren van de effecten ervan
    - Vb. klimaatverandering & overexploitatie
    - => factoren wegnemen of reduceren
    - DUS
      - 1) oorzaak probleem aanpakken door:
        - Oorzaak weg te nemen
        - Oorzaak/ bedreiging minder groot
      - 2) effecten van de bedreiging afzwakken
        - Via beheer & herstel van habitats & populatie
- Via schema van belangrijkste bedreigingen voor biodiversiteit & natuur
  - o Bedreigingen afgaan & bespreken wat mogelijkheden zijn
  - o 1) overexploitatie tegen gaan
    - Oplossing: Overgaan naar duurzame exploitatie rekening houdend met draagkracht ecosysteem
    - (!) in overleg met lokale bevolking
  - o 2) bedreiging van invasieve soorten
    - Oplossing: Overgaan naar verwijderen van invasieve exoten
    - Vb. foto's
      - Links = val voor Chinese wolhandkrab
        - Hiermee krab verwijderen
      - Rechts = Canadese ganzen vangen & vernietigen
  - o 3) habitatverlies
    - Oplossing: Afbakkenen van natuurgebieden
    - Oplossing: Natuurgebieden beschermen door ze af te bakenen & aanleggen/ inrichten
      - Hierbij kiezen voor aanleg biotische structuur= bomen/ planten aanplanten
      - OF specifieke voorzieningen voorzien
        - Vb. vleermuisbunkers waarin vleermuizen overdag kunnen verblijven
        - Vb. baaiplaatsen voor vissen
    - => in afgebakende/ nieuw ingerichte gebieden kan je verschillende dingen doen:
      - We gaan niets meer doen : natuur spontaan laten ontwikkelen & successie laten doorlopen
        - Vb. veel dood hout
      - We doen eerst een opstartbeheer
        - Vb. gebied aankopen & heideherstel
          - => bomen eerst kappen
        - Waarna gebied spontaan laten ontwikkelen



- 4) habitatfragmentaties
  - = Patches/ sites meer geïsoleerd + meer randgebied
  - Oplossing: herstellen van connectiviteit
    - Makkelijker gezegd dan gedaan
    - Vraagt vrij grote inspanning
  - Kan gebeuren door;
    - Ecoducten aanleggen (meer & meer in Vlaanderen)
      - Maken het mogelijk voor organismen om te migreren over grotere afstand, terwijl autostrade normaal echt een scherpe grens was
      - Soorten kunnen weer aan genetische uitwisseling doen
    - Ecotunnels
      - Vb. langs rivieren die door/ onder straten door gaan
      - Vb. onder straten waarbij dieren zich eerder onder de grond verplaatsen (vb. egels)
    - Vistrappen
      - Maakt het mogelijk voor soorten om te migreren langs een rivier
    - Niet rechtstreeks aanleggen van corridor zoals vb een bomenrij die tussen 2 bossen een verbinding maakt
    - Werken met stepping stones
      - = stapstenen die het voor soorten mogelijk maken om te migreren van een naar andere habitat gebruik makende van stepping stones
      - Niet groot genoeg om populatie te starten, maar geven mogelijk om grotere afstand tussen wel geschikte habitats te gaan overbruggen
    - Het is belangrijk dat wanneer natuurgebied w uitgebreid, dat er w nagedacht over connectiviteit
      - Uitbereiding habitat => vlak naast bestaand habitat & in connectie met al bestaand habitat
      - => hierdoor fragmentatie/ connectiviteit speelt minder een rol
  - 5) Habitatdegradatie:
    - Er zijn verschillende mogelijke oplossingen: veel redenen voor habitat om gedegradeerd te zijn
    - Oplossing: ervoor zorgen dat verontreinig w gereduceerd
      - Meestal afhankelijk van externe factoren
    - Oplossing: effecten ervan mitigeren
    - Voor verminderen van aanvoer van polluenten
      - => afhankelijk van het reduceren van emissies
      - Kunnen vegetatiesamenstelling/ structuur gaan omvormen; om zo kleinere aanvoer te hebben van polluenten vanuit de atmosfeer
        - Vb. homogeen naaldbos → gemengd loofbos; verminderde pollutie
          - HE SPREEKT ZICHZELF TEGEN
          - Door immergroene karakter van naaldbomen + hoge LEI?? = veel meer polluenten ontvangen dan gemengd loofbos
      - Mitigerend werken: bodem verzuurd door hoge depositie van N & S
        - => bodem gaan bekalken
      - Als teveel nutriënten : plaggen
        - = afsteken van de organische bodemlaag
        - = verwijderen van bovenste paar cm van het organisch materiaal
        - **Opm** zaadbank niet meenemen
      - Graslanden: maaien
      - Fosfaat uitmijning
        - => N blijven bijgeven, waardoor nog steeds grote biomassaontwikkeling, waarbij zoveel mogelijk fosfaat uit de bodem w gehaald
        - Doel: bodem gaan verschralen
          - = teveel aan nutriënten van N & P meenemen & afvoeren
      - Degradatie van habitat kan ook door verdroging
        - Herstellen door afwatering te regelen = herstellend water niveau
        - Stad: minder verzegeling van de bodem => meer water infiltreren in bodem
          - => meer water ter beschikking
      - Degradatie door slechte waterkwaliteit
        - Eerst water zuiveren voordat het ecosysteem binnen komt
      - Degradatie door geluid & licht
        - => wadden? aanleggen



- **Opm** bovendien met gedegen recreatieplanning: met toegankelijkheidsreglement & toegankelijkheidsplan van ecosysteem
  - => bezoekers kunnen ecosysteem bezoeken (maatschappelijk draagvlak) , maar ondertussen verstoring in het ecosysteem minimaliseren
- 6) klimaatveranderingen
  - Veel effecten met grote gevolgen
  - 1<sup>e</sup> : emissie van broeikasgassen reduceren
  - Als ecosysteem klimaatverandering te gaan mitigeren
    - Door verhoogde C opslag in bodem & biomassa
    - Door bebossing & herbebossing of herstel van wetlands
    - Of door herstel van natuurlijk brandregime
      - Hierdoor ervoor zorgen dat er niet teveel brandstof aanwezig is in ecosystemen zodat wanneer er brand is dat het niet uitgroeit naar een grote ravage
  - Adaptatie van ecosysteem aan klimaatverandering
    - Door bevorderen van connectiviteit van verschillende habitats
      - => soorten kunnen makkelijker gaan migreren
    - Actief ecosystemen aanpassen
      - Vb. zelf onze soorten **transloceren** waardoor we gaan vermijden dat ze gaan uitsterven
- Ondanks de moeite om habitats te beschermen gaan er toch sommige soorten verdwijnen, of het gaat heel moeilijk zijn voor soorten om terug te komen => herintroductie van soorten
  - Evalueren of het nuttig kan zijn om soorten te herintroduceren
  - Herintroductie van soorten:
    - Actief (inzaaien, aanplanten en uitzetten van dieren )
    - Passief
      - Zonder dat er echt een plan voor is
      - Vb. meeliften van zaden op maaibalken
        - Maaibalk van ene naar andere extensief grasland transporteren
      - Geldt ook voor grote herbivoren die w gebruik voor natuurbeheer
        - Zaden in vacht van dier + dier getransloceerd
  - Effect van herintroductie van soorten kan groot zijn
    - Vb. experiment
      - Resultaten van herintroductie van wolven in yellow stone national park
      - Figuur a = populatie van de wolven vanaf jaren 1995 neemt toe (schommelt ook wel)
        - => dus aanwezigheid van wolf
      - Sinds 1995 afname van aantal individuen van wapiti
      - => % begraasde planten zal sterk afnemen
      - => bomen veel sterker in hoogte toenemen
        - Werden veel te hard begraasd door wapiti
        - => groei van aantal bomen sterk vooruit gegaan
      - => grotere bomen aanwezig : aantal kolonies van bevers nam sterk toe doorheen de tijd
    - => effect van een herintroductie van een specifieke sleutelsoort
  - **Opm** niet elke herintroductie is een succes geweest
    - Vb. korhoen
      - = vroeger algemeen op heide/ veengebieden in België
      - Is in Vlaanderen (en Wallonië) uitgestorven door inkrimping van leefgebied (extensieve graslanden & hoogvenen), klimaatverandering, fragmentatie van habitat, landbouw
      - Geprobeerd om Korhoen te herintroduceren in Vlaanderen
        - 26 individuen uitgezet van Nederlandse variëteit in de Kalmthoutse heide
        - => zijn allemaal weer verdwenen op zeer korte tijd
      - Ook in hoge venen Korhoen op uitsterven
        - => nu 25 korhoenen uit zweden vrijgelaten
      - => herintroductie van Korhoenen in Vlaanderen ≠ succesverhaal
      - => herintroductie heeft geen zin als de oorzaken van de bedreiging van deze soort niet w weggenomen
    - **Opm** succesvolle herintroductie van Wisent (= Europese bizon)

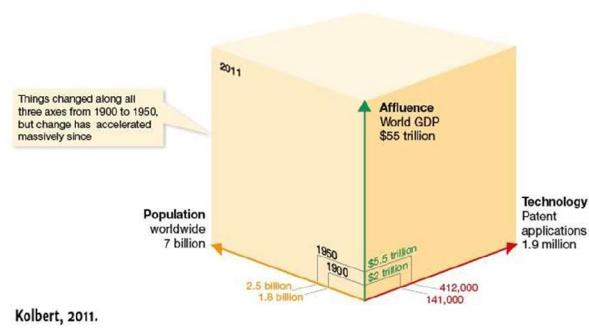


43

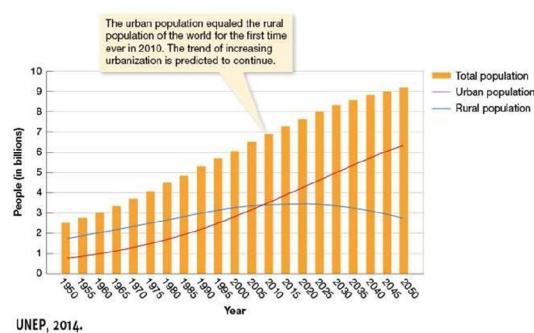
## Hoofdstuk 11: Ecologie in de praktijk: menselijke groei en urbane ecologie

### 1 MENSELIJK GEBRUIK VAN ECOLOGISCHE BRONNEN

- De **groei** van de menselijke populatie op zich heeft zeker een effect op het milieu en het natuurlijk functioneren van ecosystemen
- Maar evenzeer van belang zijn de zeer grote toenames in **consumptie** per persoon, en de steeds toenemende nieuwe **technologieën** die dit ondersteunen
- Figuur:
  - o Technologieontwikkeling neemt snel toe
  - o Rijkdom mens neemt ook toe
- Toename levensstandaard → enorme toename in consumptie van voedsel, energie en materiële goederen → met lokale en globale consequenties → nood aan duurzame, ecologische benadering



Kolbert, 2011.



UNEP, 2014.

- De VN voorspelen dat tegen 2050 2/3<sup>de</sup> van de bevolking in steden zal leven
  - o => verlichting van de druk, omdat bijvoorbeeld de hoeveelheid broeikasgasemissies veel lager is voor stedelingen dan voor de globale populatie, minder wegen nodig
  - o Maar steden zelf vragen ook ruimte, vervangen landelijke gebieden met zijn landbouw- en natuurlijke ecosystemen, en het zijn gebieden met een hoge water- en luchtverontreiniging (door het geconcentreerd gebruik van energie en grondstoffen) en grote hoeveelheden afval
- Stijging verstedelijking is mogelijk door intensivering van de landbouw, aangedreven door input van meststoffen en fossiele brandstoffen
- De mens eignet zich een groot gedeelte van de NPP= netto primaire productie toe
- Dit aandeel zal nog stijgen in de toekomst, want: voedselconsumptie stijgt en er worden meer en meer gewassen geteeld voor biobrandstoffen, zo ecosystemen vervangen door kunstmatige ecosystemen
- De gemiddelde voedselconsumptie is de laatste 50 jaar geleidelijk gestegen:
  - o Midden 1960s: 2360 cal d<sup>-1</sup>
  - o 2013: 2940 cal d<sup>-1</sup>
  - o 2250 cal d<sup>-1</sup> is voldoende voor een gemiddeld actieve persoon
- Ongeveer 1 miljard mensen hebben onvoldoende voedsel
- Maar zelfs in ontwikkelingslanden is voedselconsumptie gestegen:
  - o Midden 1960s: 2054 cal d<sup>-1</sup>
  - o 2013: 2850 cal d<sup>-1</sup>
- Honger blijft echter bestaan, niet door onvoldoende globale productie, maar door een ongelijke verdeling
- Gezondheidsorganisaties zijn steeds meer bezorgd over een overconsumptie van voedsel → de globale incidentie van obesitas is verdubbeld gedurende de laatste 30 jaar; > 1/3<sup>de</sup> van de volwassenen heeft overgewicht → de globale voedselproductie blijft wel stijgen

### 2 HET PROBLEEM VAN DE MENSELIJKE POPULATIE

- Bijna alle, of alle, milieuproblemen zijn te wijten aan de grote, en steeds verder groeiende, menselijke populatie
- → steeds groeiende vraag voor energie, niet-hernieuwbare grondstoffen (olie, mineralen,...), hernieuwbare grondstoffen (bossen, vissen,...) en voedselproductie via landbouw

- Het is duidelijk dat er zaken moeten veranderen, maar het is onduidelijk wat het exacte probleem is →
  - o Wat is het probleem van de menselijke populatie?
  - o Grootte en groeisnelheid van de menselijke populatie, en hoe zijn we op de huidige situatie aanbeland?
  - o Hoe nauwkeurig kunnen we de toekomst voorspellen?
  - o Hoeveel mensen kan de aarde verdragen?

## WAT IS HET PROBLEEM VAN DE MENSELIJKE POPULATIE?

- *De huidige populatiegrootte is niet duurzaam*
  - o 200 AD: 0,250 mia
  - o 2013: 7 mia
  - o Ongeveer 200 AD schreef Quintus Septimus Florens Tertullianus: “we are burdensome to the world, the resources are scarcely adequate to us”
- *Het is niet de populatiegrootte, maar wel de verdeling over de aarde die niet duurzaam is*
  - o 1800: 3% in steden
  - o 2010: 50% in steden; elke “plattelandsmens” moet één stedeling voeden
  - o 2050: elke “plattelandsmens” moet twee stedelingen voeden
- *De huidige toenamesnelheid van de menselijke populatie is veel te hoog om duurzaam te zijn*
  - o Voor de landbourewolutie in de 18<sup>de</sup> eeuw, duurde het ongeveer 1000 jaar om de populatie te verdubbelen
  - o De meest recente verdubbeling (in 2001) duurde 39 jaar
  - o ~ exponentiële toename
- *Het is niet de populatiegrootte, maar wel de leeftijdsverdeling die niet duurzaam is; in ontwikkelde gebieden steeg het percentage van de bevolking boven de 65 jaar*
  - o 1950: 7,6%
  - o 1990: 12,1%
  - o Nu: stijgt dit percentage nog verder met de grote cohorte geboren na WOII
  - o 30% vaccinatie voor de groep 65 plussers
- *Het zijn niet de beperkte hulpbronnen/grondstoffen, maar wel hun ongelijke verdeling over de populatie die niet duurzaam is. In 1992, bedroeg het gemiddeld jaarlijks inkomen:*
  - o Voor de 0,8 mia mensen van de rijkste landen: 22000 US\$
  - o Voor de 2,6 mia mensen van de middle-income landen: 1600 US\$
  - o Voor de 2,0 mia mensen van de armste landen: 400 US\$
  - o Deze gemiddelden verbergen uiteraard enorme verschillen binnen de klasse

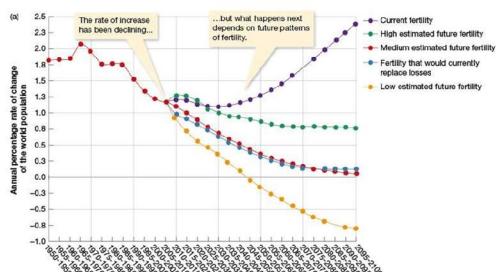
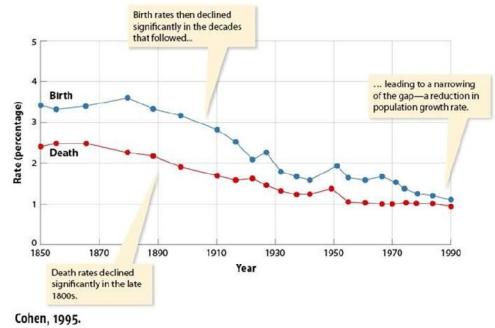
## EVOLUTIE VAN DE POPULATIEGROOTTE

- In een exponentiële groei, groeit de populatie aan met een steeds grotere snelheid, omdat de groeisnelheid een product is van de individuele snelheid (die constant is) en het toenemend aantal individuen
- Voor duizenden jaren was de groei traag (zelfs al was ze misschien exponentieel), ondanks een kleine sprong ongeveer 10.000 jaar geleden toen de landbouw zich begon te ontwikkelen
- Gedurende korte periodes, zoals gedurende de pest (700 jaar geleden) verminderde de menselijke populatie
- Door de toenemende verstedelijking en industrialisatie versnelde de groei, en verliep ze sneller dan exponentieel voor verschillende eeuwen
- Sinds kort vertraagt de groei

## TOEKOMSTIGE EVOLUTIE VAN DE POPULATIEGROOTTE

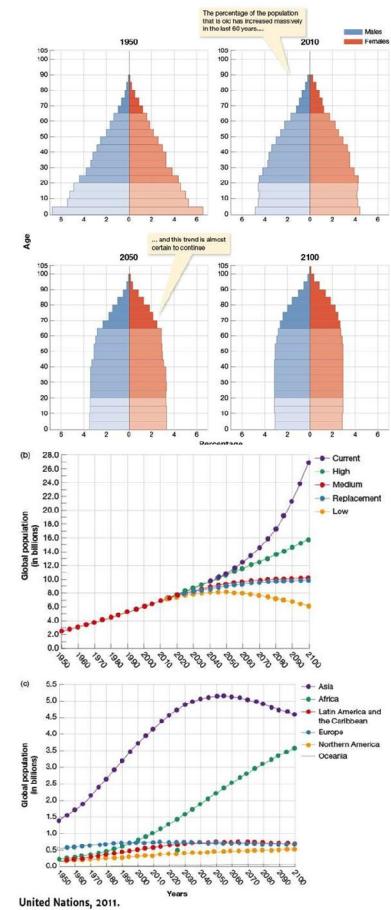
- We kunnen het verleden moeilijk gebruiken om de toekomst te voorspellen, omdat we dan bijna zeker uitgaan van verkeerde veronderstellingen
- We moeten begrijpen wat er gebeurde in het verleden, hoe het heden afwijkt en hoe deze verschillen zich kunnen vertalen naar toekomstige patronen in populatiegroei
- Erkennen dat de menselijke populatie heterogeen is, op verschillende plaatsen verschilt dit
- **Er was nood aan Demografische transitie:** verandering van hoge geboorte- en sterftecijfers naar lage geboorte- en sterftecijfers (snelheden)

- We kunnen drie menselijke **subpopulaties** herkennen:
  - o 1. pre-1945 (vroeg)
  - o 2. sinds 1945 (laat)
  - o 3. nog niet
- Initieel geboorte- en sterftecijfer hoog, met geboorte iets hoger dan sterfte → beperkte populatiotoename (waarschijnlijk vroeger in alle menselijke populaties)
- Vervolgens door ontwikkeling: sterftecijfer neemt af, terwijl geboortecijfer hoog blijft → toename populatie
- Vervolgens neemt het geboortecijfer ook af totdat het gelijk is, of iets lager is, dan het sterftecijfer → toenamesnelheid van populatiegroei neemt af, en wordt mogelijk negatief, maar met een grotere populatie dan voor de transitie
- Transitie wordt gezien als een onvermijdbare consequentie van industrialisatie, onderwijs/opvoeding en algemene modernisering
- → leidt eerst – door de medische vooruitgang – tot ↓ in sterftecijfer
- → vervolgens – door de keuzes die mensen maken – tot ↓ in geboortecijfer
- **Wel algemene toename**
- Als we alle regionale populaties van de wereld samen beschouwen: sterke afname van de piek in populatiotoename ( $\approx 2,1\%$  in 1965-1970) tot  $1,1\%-1,2\%$  nu
- Vroeger ging een daling in de populatie samen met ziektes of oorlogen, maar vanaf de 20ste eeuw gebeurde dat ook vrijwillig door anticonceptie



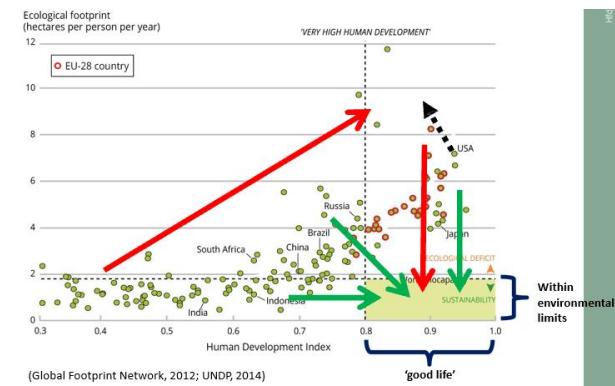
## TWEE TOEKOMSTIGE ONVERMIJDDELIGHEDEN

- *Zelfs al zou er in alle landen een demografische transitie komen – met geboortecijfers gelijk aan sterftecijfers, en een nulgroei van de populatie – zou het populatieprobleem dan opgelost zijn? → Nee*
- Er is een verschil in leeftijdsopbouw van een populatie waarbij geboorte- en sterftecijfer gelijk zijn, met beide hoog, of beide laag
- zie vroeger: netto-voortplantingsnelheid van een populatie is het resultaat van leeftijdsgerelateerde patronen van overleving en geboorte die volgens een oneindig aantal combinaties kan bereikt worden → geeft aanleiding tot verschillende leeftijdsstructuren
- Als geboortecijfers hoog zijn, met lage overlevingskansen (pre- transitie) → veel jonge en relatief weinig oude individuen in de populatie
- Als geboortecijfers laag zijn, met hoge overlevingskansen (post-transitie) → relatief weinig jonge, productieve individuen moeten de vele oude, onproductieve en afhankelijke individuen onderhouden
- Naast toenamesnelheid en grootte is ook de leeftijdsopbouw van een populatie een probleem
- Gesteld dat we ogenblikkelijk een **gelijk geboorte-** en **sterftecijfer** kunnen instellen → dan zal de menselijke populatie nog niet onmiddellijk stoppen met groeien → het zou jaren duren om een stabiele leeftijdsopbouw te krijgen terwijl de populatie blijft groeien
- Zie volgende figuur (VN):
  - o Bij lage fertilitéit van 7 mia nu tot 8 mia in 2050, nog steeds een groei
- Er zijn nu meer baby's dan 25 jaar geleden → dus zelfs al daalt het geboortecijfer per capita → binnen 25 jaar meer geboortes dan nu → en die, volgens hun momentum, zullen de leeftijdsopbouw bepalen die zich uiteindelijk zal instellen
- Zie volgende figuur (VN):
  - o De populaties in de ontwikkelingslanden, gedomineerd door jonge mensen, zullen het meest bijdragen aan het momentum van een verdere populatiegroei



## EEN GLOBALE DRAAGKRACHT?

- De huidige groei van de menselijke populatie is niet duurzaam, en een populatie kan niet oneindig blijven groeien
- Wat is dan een duurzame menselijke populatie die de aarde kan verdragen? Wat is de globale draagkracht van de aarde?
- Schattingen gedurende de laatste 300 jaren lopen gigantisch uiteen, maar zelfs deze na 1970 overspannen drie grootteordes: van 1 – 1000 mia
- van Leeuwenhoek (1679) schatte dat de bewoond gebieden op aarde 13.385 keer de oppervlakte van Holland bedroegen met een bevolking van 1 miljoen inwoners → met een gelijkaardige bevolkingsdichtheid zou de bevolking 13,4 miljoen bedragen
- De Wit (1967) vroeg zich af hoeveel mensen er op aarde zouden kunnen wonen, als fotosynthese de beperkende factor is → 1000 miljoen (zonder dat water of mineralen beperkend zouden zijn) → als mensen vlees willen eten, en een redelijke leefruimte hebben zijn dat er minder
- Hulett (1970): niet meer dan 1 miljoen met de veronderstelling dat de niveaus van toe-eigening en consumptie in de VS optimaal waren voor de volledige wereld; inclusief noden aan voedsel, hernieuwbare (bv. hout) en niet-hernieuwbare bronnen (bv. staal en aluminium)
- Kates et al. (1988) maakten vergelijkbare veronderstellingen gebaseerd op globale eerder dan Amerikaanse gemiddelden
  - o → draagkracht van 5,9 miljoen mensen op grond van een basisdieet (voornamelijk vegetarisch)
  - o 3,9 miljoen mensen op basis van een "verbeterd" dieet (met 15% van de calorieën afkomstig van dierlijke producten)
  - o 2,9 miljoen mensen op basis van een dieet waarbij 25% van de calorieën afkomstig zijn van dierlijke producten
- Wackernagel et al. (2002) keken naar de hoeveelheid land nodig om mensen van voedsel te voorzien en hun afvalproducten op te slaan (zoals inbegrepen in het concept van de ecologische voetafdruk)
  - o 1961: 70% van de draagkracht bereikt
  - o 1999: 120% van de draagkracht gebruikt → de globale draagkracht was dus al ruim overschreden bij een bevolking van 6 miljoen mensen
- Figuur:
  - o Veel mensen zitten eronder
  - o Good life mensen overschrijden de ecologische limieten
  - o Rood omcirkelen = EU landen
- Cohen (2005) wees erop dat de meeste schattingen sterk uitgingen van één dimensie, bijvoorbeeld biologisch productief landoppervlakte, water, energie, voedsel, .... → in realiteit is de impact van de ene factor afhankelijk van de andere
  - o Bijv: als water schaars is, en er energie in overvloed is, kan zeewater ontzout worden (desalinisatie), en getransporteerd worden naar waar het nodig is; de oplossing is niet mogelijk als energie schaars is
- Er is dus een verschil tussen de draagkracht van de aarde, en de draagkracht bij een aanvaardbare levensstandaard
- De hogere schattingen komen in de buurt van de draagkracht zoals we die beschouwen voor dieren (waarbij rekening gehouden wordt met de beperkende bronnen in de omgeving)
- Er wordt ook vanuit gegaan dat menselijke populatie beperkt wordt van onderuit door zijn bronnen en grondstoffen dan van bovenaf door zijn vijanden
  - o Infectieziekten, niet lang geleden beschouwd als overwonnen, vormen opnieuw een bedreiging, waarbij de dichtheid van de populatie een belangrijk element vormt
    - Corona



## 3 ECOLOGIE EN MENSELIJKE GEZONDHEID

- Het verlies aan biodiversiteit en aan individuele soorten is op zichzelf een jammere zaak, en voor de indirecte effecten op ons welzijn en levenskwaliteit
- De menselijke gezondheid echter wordt meer direct beïnvloed door de ecologische veranderingen rondom ons

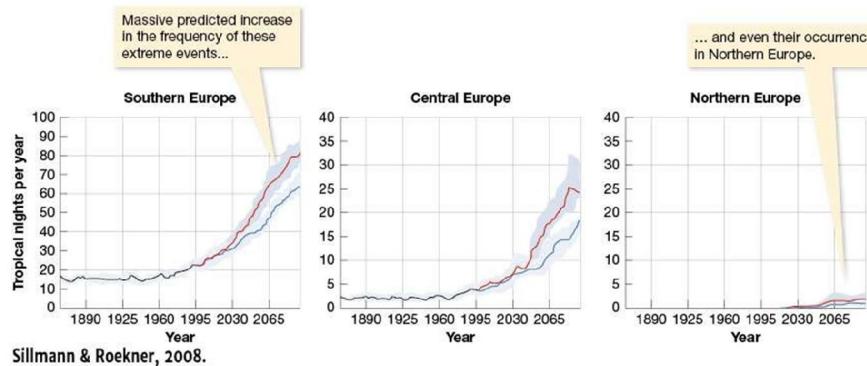
## HET VERLIES VAN DE STRATOSFERISCHE OZONLAAG

- Stratosferische ozon absorbeert UV-straling → minder UV-straling op aarde
- UV heeft belangrijke gevolgen voor het milieu en de menselijke gezondheid (DNA breken)
- De stratosferische ozonlaag begon af te nemen in de 1970s met een snelheid van 4% per decade

- Het meest dramatisch effect was het toenemende gat in de ozonlaag boven Antarctica, maar de niveaus namen globaal af
- Natuurlijk voorkomende chemicaliën, zoals NO, werken de afbraak in de hand (door vb met auto te rijden)
- Echte doorbraak toonde dat de opstapeling van chloorfluorkoolwaterstoffen (CFKs), gebruikt als koelvloeistof, een enorme katalysator vormt bij de afbraak van ozon
- Montreal Protocol van 1987 verbod het gebruik van CFKs wereldwijd → wat hielp in de afzwakking van de ozonafbraak
- Maar NO, die een gelijkaardige rol als de CFKs kan hebben, had een toenemend effect door een stijging van de concentratie → een gevolg van de menselijke versnelling van de stikstofcyclus door verbranden brandstoffen → ozonafbraak blijft een kritisch gegeven
- Hogere hoeveelheid UV-straling op aarde → aantal gevallen van **huidkanker ↗**

## EXTREME GEBEURTENISSEN

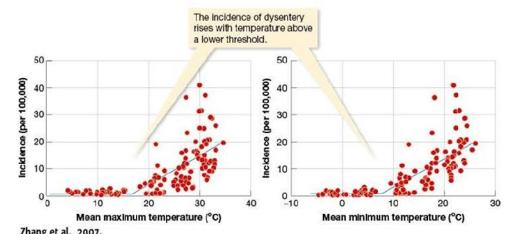
- Een variatie van atmosferische veranderingen heeft geleid tot een verandering in de globale klimaatpatronen
- Gemiddelde waarden stijgen, bijvoorbeeld de gemiddelde globale temperatuur
- Maar er zijn ook de meer frequente extreme klimaat gebeurtenissen:
  - o Hittegolven
  - o Overstromingen
  - o Droogte
  - o Hevige winden
- Verzwakking straalstroom waardoor amplitude toeneemt en wij er dus ook in zitten dat voor extreem weer zorgt
- Voorbeeld: het aantal "**tropische nachten**" in Europa (met een temperatuur boven 20°C)
  - o Zwart: model gevalideerd aan de hand van observaties
  - o Blauw: optimistisch model, uitgaande van een ↓ van de emissies van de broekasgassen (minder productie-intensieve economie, snelle overschakeling naar propere en efficiëntere technologieën) (model B1, IPCC)
  - o Rood: minder optimistisch (meer realistisch?) model, uitgaande van een status quo in de emissies (model A1B, IPCC)



- IPCC bekijkt dit zo: Intergovernmental Panel on Climate Change (Nobelprijs voor de vrede in 2007)

## VERANDERINGEN IN DE GLOBALE INFECTIEPATRONEN

- Infectieziektes worden eveneens beïnvloed door het veranderend klimaat, zowel lokaal als globaal, en in hun intensiteit en frequentie
- Zelfs in rijke landen met een goede gezondheidsinfrastructuur, zoals de VS, lopen de fatale ziektes veroorzaakt door voedsel jaarlijks in de duizenden, en 100.000den hospitalisaties
- Het voorkomen van zulke infecties neemt soms sterk toe met toenemende temperatuur, en zeker boven een bepaalde drempelwaarde (bacteriële ontwikkeling)
- Dergelijke infecties kunnen dus meer voorkomen bij een stijging van extreme klimaat gebeurtenissen
- figuur:
  - o Toenemen infectie bij stijgende T
- Het meeste kans om beïnvloed te worden zijn de vector- gedreven ziektes, zoals malaria
  - o Omdat de vectoren, voornamelijk insecten, afhankelijk zijn van de temperatuur (omdat ze ectotherm zijn)



- Ze zullen niet enkel beïnvloed worden door de gemiddelde temperatuur, maar ook door de meer onzekere dagelijkse en jaarlijkse patronen
- De klimaateffecten op vectoren is complex, en de kennis omtrent zelfs de belangrijkste vectoren is verre van compleet
- We moeten voorzichtig zijn met voorspellingen; vroegere voorspellingen over een massale expansie worden vervangen door meer gematigde
  - o Bijvoorbeeld voor malaria (zie volgende figuur)
- Duidelijke nood aan betere voorspellingen → nood aan een betere ecologische kennis

## OPKOMENDE INFECTIEZIEKTES

- Recent is er ook een toename in het aantal opkomende infectieziektes: ziektes die opduiken in de menselijke populatie voor de eerste keer, of snel uitbreiden in frequentie en geografisch bereik (veel sneller dan milieuveranderingen)
- Naast COVID-19 ook:
  - o HIV
  - o Ebola
  - o Severe acute respiratory syndrom (SARS)
  - o Ziekte van Lyme
- figuur: nieuwe overdraagbare virussen
  - o 60% van deze ziektes zijn zoonosen: elke ziekte of infectie die van nature overdraagbaar is van niet-humane gewervelde dieren op mensen.
  - o Hiervan 70% van wilde dieren
  - o In sommige gevallen ook overdraagbaar van mens op mens (bijvoorbeeld HIV, COVID-19)
- Wat leidt tot het plotse succes van biologische invasies?
  - o Toegenomen migratie?
  - o Een verhoogd overleven na migratie
  - o Een nieuwe evolutionaire stap?
- De nieuwe piek in infectieziektes in 1980s werd aangedreven door een verhoogde menselijke vatbaarheid voor infecties geassocieerd met de HIV/AIDS pandemie
- De opkomst van de ziekte van Lyme in 1960s in de VS werd veroorzaakt door een verhoogde migratie van de pathogeen *Borrelia burgdorferi*, gedreven door veranderingen in landgebruik waardoor de mensen meer met teken in contact kwamen, de natuurlijke gastheren
- Vele opkomende infectieziekten worden veroorzaakt door het gebruik van antimicrobiële agentia, gewoonlijk antibiotica → evolutie van weerstand bij de bacterie / virussen voor de antibiotica
  - o Vb. ziekenhuisbacterie is eer gevvaarlijk aangezien deze voor bijna alles immuun is

