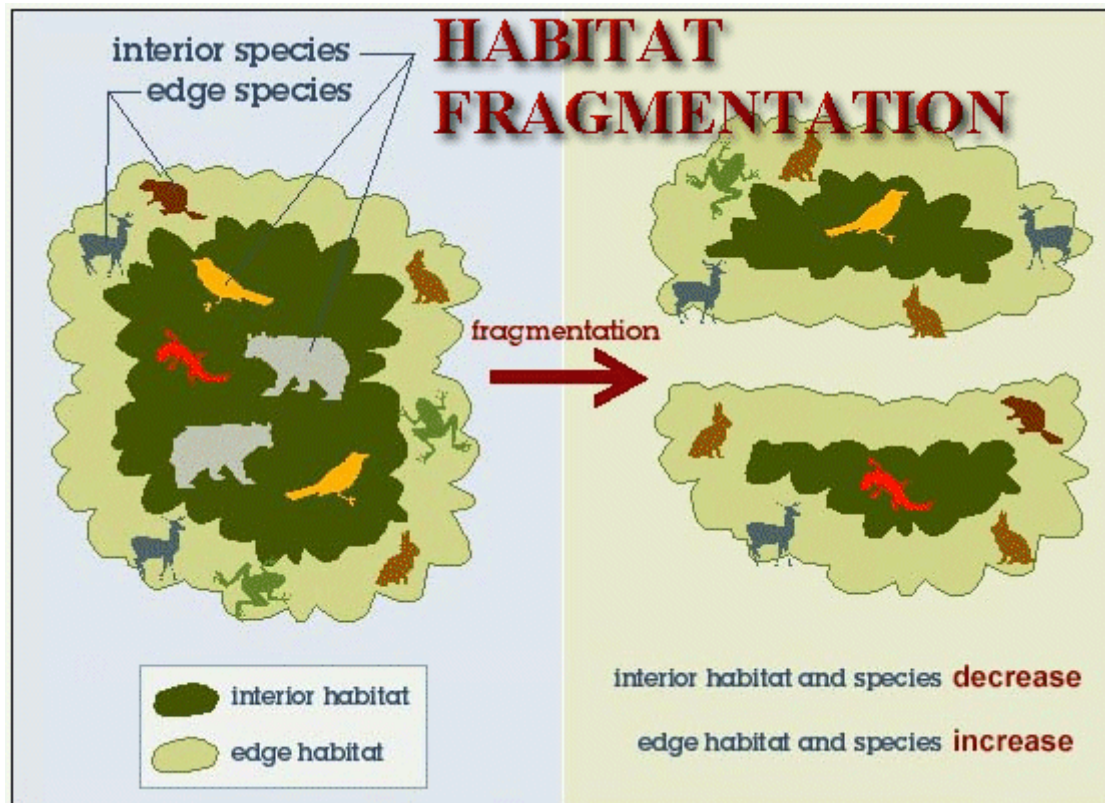


Bachelorscriptie:

Dierecologische effecten van habitatfragmentatie bij mezen



Een inschatting van effecten van de omzetting van natuurgrond naar landbouwgrond voor organismen aan de hand van onderzoek aan de koolmees en de pimpelmees.

Bachelorscriptie bij de Researchcursus Dierecologie
Door: Redmar Hein
Begeleider: prof. dr. J.M. Tinbergen
Universiteit Groningen (RuG)
april / mei 2015



rijksuniversiteit
groningen

Samenvatting

Door menselijk handelen raken bosgebieden meer gefragmenteerd en raakt de afstand tussen deze gebieden groter. Om dit tegen te gaan is men in Nederland bezig met het opzetten van de Ecologische Hoofdstructuur. Het is interessant om te onderzoeken wat de effecten van deze fragmentatie zijn voor de koolmees (*Parus major*) en de pimpelmees (*Parus cearuleus*), generalisten die in ruime mate aanwezig zijn en daardoor als voorbeeldsoort goed te onderzoeken zijn. Bij het merendeel van de onderzoeken had habitatfragmentatie negatieve effecten op het broedsucces. Over het algemeen begonnen de mezen met afnemende fragmentgrootte later met broeden, nam de legselgrootte af, daalde het gewicht van de kuikens en vlogen er minder jongen uit. Hierbij moet de aantekening worden gemaakt dat sommige effecten niet significant meer waren na correctie voor legdatum. Mezen met een hoger gewicht geboren in lage kwaliteit fragmenten keerden terug naar fragmenten met een hogere kwaliteit. In kleine fragmenten bleek de aan de jongen gevoerde prooigrootte lager. Concluderend, het broedsucces van mezen is slechter in kleinere fragmenten. Om te bepalen of de mees het slechter doet, is het van belang om nauwkeurig de overleving en dispersie in kaart te brengen. Desondanks betekent dat, bijvoorbeeld in Verenigd Koninkrijk, dat het niet per se slecht hoeft te gaan met de mezen, aangezien zij generalisten zijn en kunnen profiteren van het feit dat andere organismen negatievere consequenties ondervinden van habitatfragmentatie. Het is daarom van belang om breder te kijken dan naar alleen de mees.

Key-words: habitatfragmentatie, agrarisch gebied, broedsucces, mezen, dispersie, dierecologie

Inhoudsopgave

Samenvatting.....	2
Inhoudsopgave	3
Inleiding	4
Theorie habitatfragmentatie	4
Oorzaken van habitatfragmentatie	5
Gevolgen van habitatfragmentatie voor mezen	6
Verschillen in broedsucces tussen verschillende fragmenten in grootte	6
Geen verschil in broedsucces en voedselkwaliteit.....	10
Synthese	12
Dispersie en genetische effecten	13
Effecten van vegetatie en risico op predatie.....	14
Discussie	15
Vervolgexperimenten.....	15
Randeffecten	15
Kwaliteitsverschillen geassocieerd met fragmentgrootte	15
Dispersie	16
Dankwoord	16
Literatuurlijst	17

Afbeelding voorblad: <http://www.k12tlc.net/content/habfragm.htm> , geraadpleegd april 2015

Inleiding

Door menselijk handelen, zoals de omzetting van natuurgronden naar landbouwgronden, raken gebieden meer gefragmenteerd (habitatfragmentatie). Dit heeft naast populatiedynamische ook evolutionaire effecten op diverse soorten, waaronder vogels. Habitatfragmentatie is een factor die bijdraagt aan veranderingen in het ecosysteem (Scheffer *et al.*, 2001). Generalisten kunnen makkelijker overleven in kleine gebieden dan specialisten (Andren, 1994). Habitatfragmentatie kan negatieve effecten hebben op de diversiteit (Scheffer *et al.*, 2001), maar kan ook zorgen voor een verhoogde diversiteit doordat van een continu gebied een versnipperd gebied wordt gemaakt met meer verschillen (Andren, 1994). Om de mogelijke effecten van habitatfragmentatie te beperken is men in Nederland bezig met de Ecologische Hoofdstructuur (EHS)¹. Er wordt gesproken over verbinding van natuurgebieden in Nederland. Deze verbindingen moeten bijdragen aan de kwaliteit van de natuur door de biodiversiteit te stimuleren. Over deze plannen vindt uitvoerige discussie plaats tussen ecologen, natuurbeschermingsorganisaties, landbouworganisaties en in de politiek. De EHS zou oorspronkelijk 728.500 hectare bedragen.

Het is interessant om te bestuderen welke dierecologische effecten deze fragmentatie heeft op bijvoorbeeld de koolmees en de pimpelmees. Zijn er veranderingen te verwachten met betrekking tot het dieet, broedsucces, legselgrootte en wellicht eigrootte? Vanuit onderzoek bij de research Dierecologie is gebleken dat eigrootte een genetische basis heeft, maar milieueffecten (zoals klimaat) bleken voor zover bekeken niet significant aantoonbaar te zijn. Mogelijk heeft habitat wel een effect. In deze scriptie wil ik aan de hand van literatuur nagaan wat de effecten van de omzetting van natuurgronden naar landbouwgronden zijn voor de koolmees en de pimpelmees (habitatfragmentatie, verminderde diversiteit omgeving). Om deze vraag te beantwoorden zal ik eerst ingegaan op de veroorzaking van habitatfragmentatie, vervolgens kijk ik naar theoretische concepten en uiteindelijk beschrijf ik de effecten in de praktijk voor enkele voorbeeldsoorten, zoals de koolmees en de pimpelmees. Tot slot kijk ik naar eventuele mogelijkheden om deze effecten te beperken, en welke maatregelen daarvoor zouden kunnen worden genomen.

Theorie habitatfragmentatie

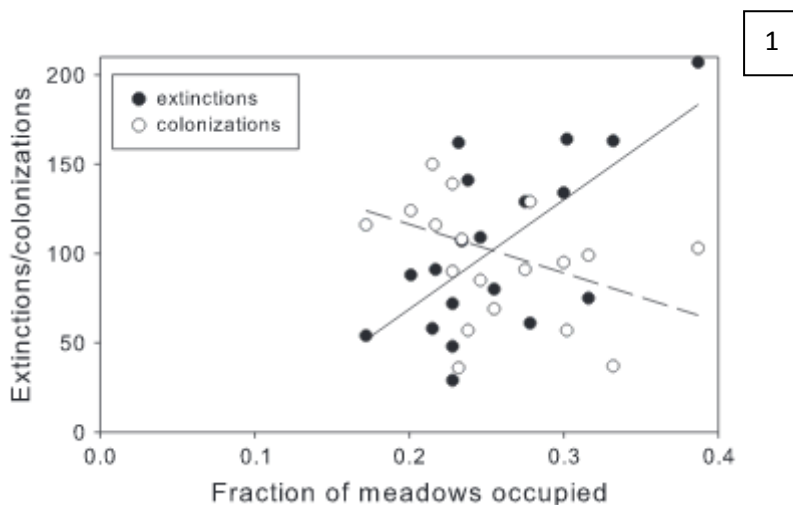
Het begrip habitatfragmentatie wordt op verschillende manieren geïnterpreteerd. Andren (1994) benoemt habitatfragmentatie het verlies van habitat, een afnemende fragmentgrootte en een vergrote afstand tussen verschillende fragmenten. Tegelijk creëert habitatfragmentatie ook een nieuw habitat. Franklink *et al.* (2002) onderscheidt bij habitatfragmentatie twee verschillende opties: 'the state' en 'the process'. *The process* wordt gekarakteriseerd door het mechanisme dat zorgt voor een status van discontinuïteit. *The state* is de discontinuïteit, veroorzaakt door een set mechanismen, in de ruimtelijke verdeling van grondstoffen en condities aanwezig in een gedefinieerde schaal die invloed heeft op bezetting, reproductie en overleving van bepaalde soorten. De mechanismen die bijdragen aan de ruimtelijke fragmentatie zullen hieronder worden besproken. Vanwege het feit dat een landschap een zekere heterogeniteit hebben, kan het betekenen dat een bepaald fragment dat geïsoleerd is geraakt van het grotere geheel, dus een andere samenstelling van grondstoffen kan hebben. Het lijkt waarschijnlijk dat dit dierecologische effecten zal hebben.

De eilandentheorie van MacArthur en Wilson (1967) beschrijft het ontstaan van habitatfragmentatie. De immigratie van een eiland neemt af naarmate deze verder weg ligt van een ander eiland. Tegelijkertijd is de extinctiesnelheid hoger op kleinere eilanden (Krebs, 2009). Het is mogelijk dat inteelt hierbij een rol speelt. Recessieve aandoeningen zullen eerder tot expressie komen. MacArthur en Wilson legden tegelijk ook een verband met het aantal soorten dat aanwezig is; als er minder soorten aanwezig zijn op een eiland, dan is het makkelijker voor een nieuwe soort om zich te vestigen. Daarnaast is de extinctiesnelheid hoger als er meer soorten op een eiland aanwezig zijn. Concurrentie

¹ <http://www.rijksoverheid.nl/onderwerpen/natuur-en-biodiversiteit/natuurnetwerk-nederland>, geraadpleegd op 1-5-2015

om voedselbronnen, ruimte en dergelijke zouden hiervoor een verklaring kunnen zijn. Ook is het oppervlakte van het eiland positief gecorreleerd met het aantal soorten. De eilandtheorie stelt verder dat er wel uitzonderingen op de regels mogelijk zijn, én dat er veel variatie is van jaar tot jaar (Krebs, 2009). Dat levert meteen ook een beperking op bij het toepassen van deze theorie: onderzoek naar de effecten van habitatfragmentatie lijkt daardoor een aanzienlijke tijdsspan nodig te hebben.

Onderzoek aan de Veldparelmoervlinder (*Melitaea cinxia* L.) levert een voorbeeld van de bevestiging van de theorie van MacArthur en Wilson. Ojanen *et al.* (2013) deden een studie naar deze vlinder. In Finland is van 1991 tot 2012 een gebied met daarin 4000 habitat fragmenten onderzocht. De grootte van de metapopulatie bleef gelijk. De larven van deze vlinder overleven in een winternest, hierdoor kunnen de onderzoekers tellen hoeveel nesten en hoeveel larven er aanwezig zijn. In figuur 1 is te zien dat als de fractie bezette fragmenten toeneemt, de extinctiesnelheid omhoog gaat, terwijl het aantal kolonisaties daalt.



Figuur 1: Het uitsterven en koloniseren van de Veldparelmoervlinder in Finland uitgezet tegen de fractie bezet weiland. Als de bezetting hoger is, dan is de uitsterfsnelheid hoger en de kolonisationsnelheid lager.

Bij de Veldparelmoervlinder bleek uit een ander onderzoek dat op een klein eiland in Finland, de genetische variatie van deze vlinder over de tijd enorm was afgenomen. Daar was er een verlaagde fitness en verkleinde spermatofoeren (Duplouy & Hanski, 2015). Dit kwam waarschijnlijk doordat het eiland geïsoleerd ligt, en doordat de populatie gedurende 100 generaties al onder deze omstandigheden leefde. Tijd, verbindingen en afstand tot andere gebieden spelen volgens Saunders *et al.* (1991) elk een rol bij habitatfragmentatie. Ze stellen bovendien dat er moet worden gekeken naar de randeffecten. Als een fragment kleiner is, dan spelen externe factoren een grotere rol dan interne factoren. Bij het natuurbeheer moet hier dus ook rekening mee worden gehouden. Het is interessant om te onderzoeken of het broedsucces lager ligt in gebieden die kleiner zijn, vanwege de zogeheten randeffecten. Te verwachten valt dat vanwege een lagere diversiteit in de rand, de kans kleiner is dat er voldoende voedsel aanwezig is, zodat legselgroottes et cetera kleiner moeten zijn.

MacArthur en Wilson hadden het hier vooral over de *community's*. Het is interessant om juist te kijken wat de dierecologische effecten, zoals broedsucces, dispersie en dergelijke, zijn, en om ook te kijken wat evolutionaire effecten zijn van eventueel veranderingen die nodig zijn voor het organisme om ook in een verkleind fragment te overleven. Hierdoor kijk je niet op het niveau van de community, maar ga je juist kijken wat voor effecten er voor het organisme zijn.

Oorzaken van habitatfragmentatie

Een afnemende fragmentgrootte kan op verschillende manieren worden veroorzaakt. Door de toenemende wereldwijde vraag naar voedsel zal de vraag naar landbouwgrond toenemen, hierdoor

zal er meer natuur moeten wijken, met als gevolg kleinere fragmenten natuurlijke vegetatie. Hierdoor zou er minder leefgebied zijn voor de organismen. Tegelijkertijd lijkt er een trend waarneembaar naar grotere agrarische bedrijven. Ook de aanleg van infrastructuur kan bijdragen aan habitatfragmentatie. Een weg kan een beperking vormen voor verspreiding van organismen. Verder kan er ook worden gedacht aan bebouwing langs bosgebieden. Als bijvoorbeeld een agrarisch bedrijf zich daar vestigt, dan kunnen ammoniak (NH₃), maar ook gewasbeschermingsmiddelen als neonicotinoïden een effect hebben op de organismen in de omgeving. Dit zou zich eventueel kunnen vertalen in een lager broedsucces.

Door habitatfragmentatie zullen er diverse veranderingen optreden die het habitat van organismen veranderen. Deze aanpassingen hebben consequenties voor de soorten die daarin leven. Dit leidt vanzelfsprekend tot dierecologische veranderingen die later aan bod zullen komen. Veranderingen in microklimaat zijn een oorzaak die voor deze veranderingen kunnen zorgen (Saunders *et al.*, 1991). De energiebalans in het desbetreffende gebied zal volgens deze auteurs veranderen, ten gevolge van een veranderde instraling van zonlicht. Door het verdwijnen van begroeiing kan de instraling van de zon toenemen. Daarnaast is er sprake van het albedo-effect (reflectievermogen aardoppervlak), wat wordt beïnvloed door de hoeveelheid vegetatie. Een bosgebied heeft een laag albedo. Ook zullen er gevolgen zijn voor de windrichting en windkracht. Tevens zal de wateraanvoer/afvoer veranderen volgens Saunders *et al.* (1991). Door de veranderingen zullen bepaalde soorten zich moeten aanpassen, of verdwijnen.

Gevolgen van habitatfragmentatie voor mezen

Om de effecten van habitatfragmentatie in kaart te brengen ga ik na wat er bekend is over de effecten van twee algemene generalistische soorten de koolmees (*Parus major*) en de pimpelmees (*Parus caeruleus*). Omdat dit veelvoorkomende soorten zijn is het mogelijk om betrouwbare gegevens te verzamelen over verschillende aspecten van hun levensgeschiedenis in relatie tot habitatfragmentatie. Er zijn diverse onderzoeken gedaan naar de gevolgen van habitatfragmentatie voor mezen waarvan ik de resultaten hieronder bespreek. Hierbij zal worden gekeken naar broedsucces (parameters als legselgrootte en overleving), dispersie en effecten van vegetatie.

Verschillen in broedsucces tussen verschillende fragmenten in grootte

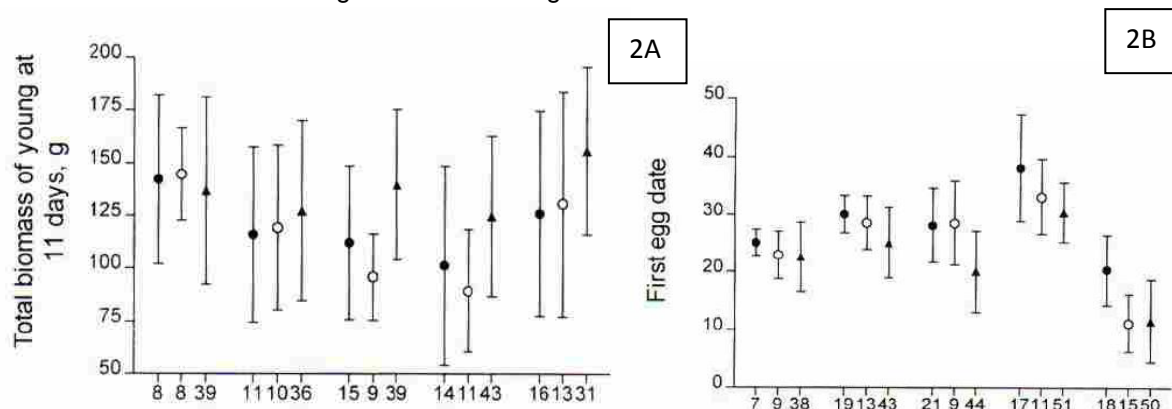
Hinsley *et al.* (1999) vond in Oost-Engeland dat het broedsucces, het aantal jongen op dag 11, het kuiken gewicht en het aantal uitgevlogen jongen voor zowel de koolmees als de pimpelmees negatief werden beïnvloed door habitatgrootte (fig. 2a).

Opvallend is dat de grootte van de habitat geen verandering leek te bewerkstelligen in de legselgrootte. Hinsley *et al.* (1999) suggereren dat dit komt doordat de voedselvoorraad niet beperkend was gedurende dit stadium van broeden. Een alternatieve verklaring zou kunnen zijn dat de mezen op het moment van eiformatie in een ander gebied zaten en daar hun voedsel vandaan haalden. In dat geval zou het toch kunnen dat het lokale broedhabitat wel beperkend is in de voedselvoorziening maar in de eilegfase door de mezen gemedend wordt. Om hier achter te komen zou moeten worden onderzocht op welk moment tijdens de broedcyclus precies de legselgrootte wordt bepaald en waar de mezen dan zijn.

Hinsley *et al.* (1999) onderzochten ook de legdatum van het eerste ei in relatie tot habitatfragmentatie. Zowel voor de koolmees ($p = 0.004$) als de pimpelmees ($p = 0.004$) bestond een duidelijk zichtbare relatie tussen fragmentgrootte en legdatum: hoe groter het fragment, hoe vroeger de vogels begonnen met leggen (fig. 2b). Gecorrigeerd voor legdatum bleken de effecten van fragmentgrootte tussen de koolmees en de pimpelmees te verschillen. Bij de koolmees bleken alleen het gemiddelde gewicht van de jongen en de totale biomassa van het broedsel, beide op dag 11, met fragmentgrootte samen te hangen. Bij de pimpelmees was geen enkele parameter na correctie voor legdatum, meer significant

door fragmentgrootte beïnvloed. Hieruit kan geconcludeerd worden dat het lagere broedsucces in een kleiner fragment voor koolmezen en pimpelmezen bij deze studie vooral komt, doordat ze later hun eieren leggen. Verhulst *et al.* (1995) constateerden al dat er een seizoenseffect in de legselgrootte zat: naarmate het seizoen vorderde, nam de legselgrootte af. Deze afname was te wijten aan een combinatie van tijds- en kwaliteitseffecten. Een deel van de variatie was al verklaard door het nestgewicht. Waar nog wel naar gekeken zou kunnen worden is of de mezen later hun eieren leggen doordat ze in een kleiner fragment zitten.

Een andere verklaring van de verschillen met fragmentgrootte zou kunnen zijn dat de mezen eerst competitie hebben om de grotere fragmenten, deze vervolgens niet kunnen veroveren en daardoor ook later arriveren in de kleinere fragmenten, en daarmee automatisch een latere dag waarop ze hun eerste ei leggen. De grote fragmenten kunnen beter zijn doordat de voedselvoorziening hoger is (meer diversiteit), en mogelijk dat factoren als predatie beperkter kunnen zijn door meer beschutting. Hinsley *et al.* (1999) denken zelf dat de vertraging van de legdatum in het kleine fragment komt door slechter weer of slechtere vegetatieontwikkeling.



Figuur 2:

A. De totale biomassa van de jongen uitgezet tegen de jaren 1993 t/m 1997

Naarmate het fragment groter is, neemt de biomassa van de jongen toe.

B. Legdatum eerste ei uitgezet tegen de jaren 1993 t/m 1997.

Er lijkt geen verschil in legdatum tussen de fragmenten.

Het dikgedrukte rondje staat voor een klein fragment, het open rondje voor een medium fragment en het driehoekje voor een groot fragment (Hinsley *et al.*, 1999).

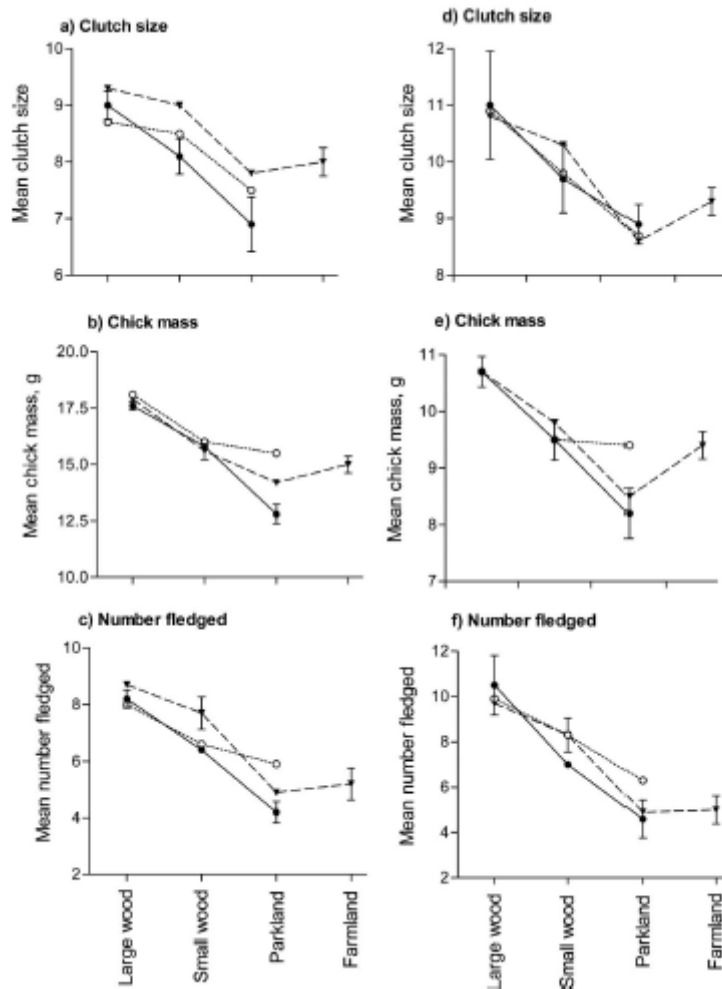
Ook uit het onderzoek van Riddington & Gosler (1995) blijkt dat er verschillen in reproductief succes en kwaliteit van de ouders zijn tussen verschillende grootte habitats in Engeland (Wytham Woods en 'marginal habitats'). De kwaliteit van de ouders berekende men door de conditie te meten, parameters zoals spierscore en gewicht werden gebruikt. Net als bij het onderzoek van Hinsley *et al.* (1999) is de legdatum bij de 'marginal' habitat bij koolmezen later. De broedselgrootte en het aantal jongen dat uitvliegt is hoger in Whytham Woods dan in de kleinere fragmenten. Ook na het corrigeren voor legdatum bleven de verschillen in broedsucces significant. Opmerkelijk was dat de legselgrootte, in tegenstelling tot het onderzoek van Hinsley *et al.* (1999), wel significant kleiner was in de kleinere fragmenten. Daarnaast was het opvallend dat de onderzoekers een hoger eigewicht vonden in het marginale habitat. De verklaring die de onderzoekers geven is dat latere legsel grotere eieren hebben, en dat de legselgrootte dan ook lager is.

Uit eigen onderzoek met Mirjam Borger, tijdens de researchcursus Dierecologie in het Lauwersmeergebied, vonden we ook dat naarmate het seizoen vorderde de lengte van de eieren toenam, terwijl we in de breedte geen significante verandering waarnamen. Het blijft wel verrassend bij het onderzoek van Hinsley *et al.* (1999) er geen verandering in legselgrootte was bij een kleinere habitat, terwijl de legdatum van het eerste ei wel later lag. Mogelijk werd dit veroorzaakt doordat de

effecten van habitatgrootte in hun onderzoek tussen de jaren varieerden. Mijn conclusie is dat het van belang is bij dergelijke onderzoeken om een vrij lange tijdspan te nemen, om goed te kunnen concluderen wat de effecten zijn tussen verschillende habitatgroottes.

Loman (2002) en Hinsley *et al.* (2009) toonden ook aan dat een kleinere habitat, bijvoorbeeld een modern agrarisch landschap, zorgt voor een verlaging van het broedsucces. Hinsley *et al.* (2009) beschrijft dat ook generalisten, zoals de koolmees, effecten ondervinden van een landschap dat een meer agrarisch karakter krijgt (fig. 3).

3



Figuur 3: Het reproductief succes van koolmezen en pimpelmezen uitgezet tegen verschillende habitats. Reproductief succes is het hoogst bij de 'large woods' en het laagst in 'parkland'. De verschillende lijnen geven verschillende jaren weer (Hinsley *et al.*, 2009).

Dit onderzoek (Hinsley *et al.*, 2009) laat ook zien dat naarmate er meer habitatfragmentatie optreedt, legselgrootte, gewicht van de kuikens en het aantal mezen dat per nest uitvliegt afneemt. In het parklandschap is de afname van bovenstaande parameters nog wat groter. Mogelijk treedt hier meer verstoring op.

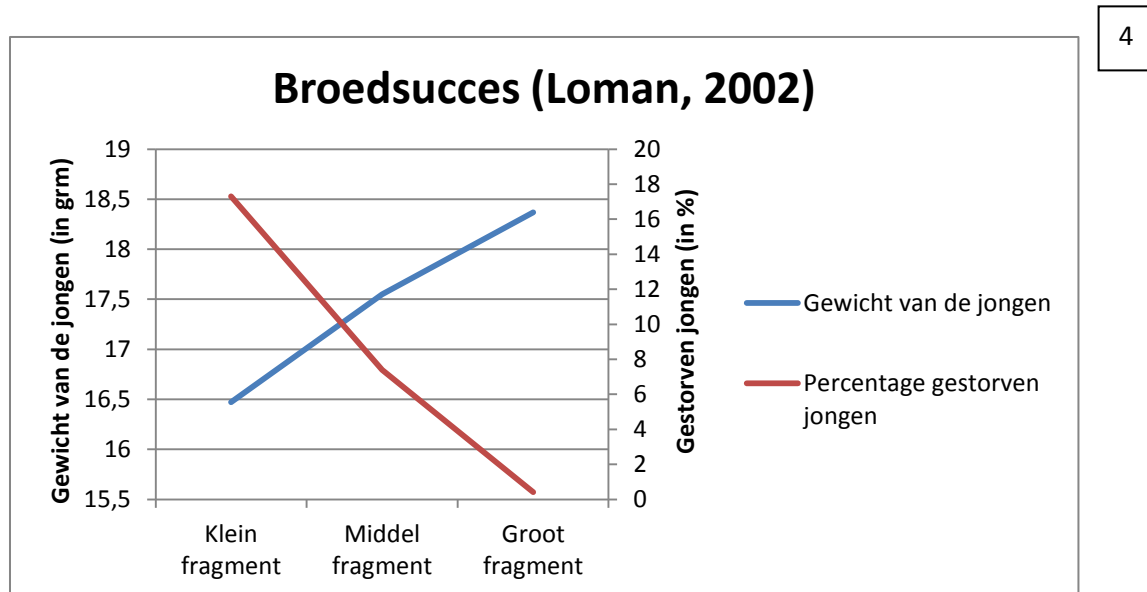
Hinsley *et al.* (2009) toonden ook aan dat het begintijdstip van broeden varieerde. De koolmezen startten het vroegst in het urbane parkgebied, later in grote en in kleine bosgebieden en als laatst in het agrarische landschap (in het jaar 2007). Voor het jaar 2006 waren geen data voor het agrarische gebied. In dat jaar werd het vroegst gestart in het urbane parkgebied, daarna het grote bosgebied en het kleine bosgebied. Hoewel de onderzoekers stelden dat het niet significant was, lijken de resultaten niet in lijn met het onderzoek van Riddington & Gosler (1995). Interessant genoeg was de trend voor

pimpelmezen niet hetzelfde als de trend bij koolmezen. Bij de pimpelmezen was er een trend van vroeg leggen in grote bosgebieden. Aangezien er veel minder pimpelmezen zaten in het grote bosgebied, verwacht ik dat dit de competitief sterkere beesten waren.

Bij het onderzoek van Loman (2002) is er ook een grote variatie in legdatum van het eerste ei: de legdatum was weer het vroegst in het grote fragment (tabel 1).

Tabel 1: Broedsucces van koolmezen uitgezet tegen habitatgrootte. Weergegeven zijn onder ander dag eerste ei, legselgrootte, en uitgekomen jongen (Loman, 2002).

	Small		Medium		Large		Three-way ANOVA			Five-way ANOVA		
	Mean	n	Mean	n	Mean	n	d.f.	F	P	d.f.	F	P
Day of 1st egg	15.56	18	21.67	15	10.86	35	2:50	4.30	0.019 ^a	2:32	3.47	0.043 ^b
Eggs	8.76	29	9.21	24	8.55	49	2:80	0.69	0.50	2:55	0.63	0.53
Added eggs	0.22	23	0.38	24	0.43	42	2:68	0.46	0.63	2:54	0.48	0.62
Hatched eggs	7.65	23	7.71	24	7.50	42	2:68	0.04	0.96	2:54	0.12	0.89
Starved young (%)	17.3	18	7.40	19	0.41	32	2:49	8.89	0.001 ^c	2:42	10.4	0.001 ^d
Fledged young	6.09	22	6.81	21	7.40	35	2:57	2.17	0.12	2:49	0.81	0.45
Weight of young (g)	16.47	20	17.55	18	18.37	34	2:52	5.59	0.006 ^e	2:45	4.45	0.017 ^f



Figuur 4: Het broedsucces van koolmezen uitgezet tegen fragmentgrootte. Weergegeven zijn het gewicht van de jongen en het percentage gestorven jongen. Het broedsucces neemt toe naarmate de fragmenten groter worden. Steekproefgrootte varieerde tussen de $n = 18$ en $n = 34$ (Loman, 2002).

Het gewicht van de jongen nam toe als het fragment groter werd, het percentage gestorven jongen nam daarnaast af (fig. 4). Deze verschillen bleven significant, zelfs als men had gecorrigeerd voor de grootte van de vrouwen en leeftijd van deze. De grootte van het habitat lijkt bij dit onderzoek dus echt diverse dierecologische effecten te veroorzaken. De auteur bediscussieert in het artikel op basis waarvan de mezen fragmentgrootte kiezen. Hij geeft daarvoor twee hypothesen. De eerste is dat de mezen geen voorkeur hebben en willekeurig terecht komen. Dat de mezen slechter presteerden kwam dan door een slechtere voedselkwaliteit, andere landschapsstructuur. De tweede hypothese luidt dat de mees het kleine fragment wel als slechter herkent maar dat het beest gedwongen wordt om daar te gaan broeden. In dat geval wordt het lagere broedsucces verklaard door een combinatie van een

slechter fragment en een slechter presterende mees. Loman concludeert dat voor de tweede hypothese niet heel veel ondersteuning te vinden is in zijn data, vanwege het feit dat legselgrootte niet samenhangt met fragmentgrootte. Loman denkt dat de leeftijdsverschillen en het gewicht van het vrouwtje een verklaring kunnen zijn voor zijn resultaten, maar geeft zelf aan dat dit niet significant is. Er is een trend dat er meer lichtere vrouwtjes in een kleine fragmenten zitten. Loman refereert echter naar een stuk waar lichtere vrouwtjes juist een voordeel hebben. In dat geval zou het betekenen dat ondanks dat ze zelfs een licht voordeel hebben, de effecten van habitatfragmentatie nog groter zijn.

Geen verschil in broedsucces en voedselkwaliteit

Hoewel het merendeel van de onderzoeken dierecologische effecten ziet van habitatfragmentatie, al dan niet veroorzaakt door een verschuiving van legdatum, concludeerden Nour *et al.* (1997) dat habitatfragmentatie geen invloed had op legselgrootte, broedselgrootte, uitvlieg gewicht en uitvliegsucces. De onderzoekers vonden wel jaarverschillen. Daarnaast was er bij de pimpelmezen een significant (negatief) verschil in uitvliegsucces in grote gebieden ten opzichte van kleinere gebieden. Verder was er een trend dat het broedselgrootte lager was in grote gebieden bij pimpelmezen, terwijl men dit niet bij de koolmees vond. Misschien is dat te verklaren door het feit dat de competitie met koolmezen daar heviger is en slechter uitpakt voor de pimpelmezen, waardoor ze een verlaagd succes hebben (soort – ruimte – interactie). Te concluderen valt dat de habitatfragmentatie bij deze studie geen effect had op het broedsucces. Als verklaring wordt gegeven dat dit mogelijk komt vanwege het feit dat de mezen generalisten zijn van een laag trofisch niveau. In het artikel van Nour *et al.* (1997) wordt niet bediscussieerd waarom deze resultaten afwijken van andere onderzoeken. Ondanks dat wordt gesteld dat de vegetatie in de gebieden 1, 3 en 4 (tabel 2) nauwelijks verschilden, kan het natuurlijk wel degelijk zijn dat de gebieden een andere structuur kennen, bijvoorbeeld meer/minder verstoring, predatie, andere diversiteit door toch een licht andere samenstelling.

Nour *et al.* (1997) vond dat de voerfrequenties voor de jongen lager waren in de grotere kernen, terwijl in de kleinere kernen de prooien ook nog kleiner waren (tabel 2). Daarbij komt dat ze vonden dat prooigrootte die men naar de jongen bracht negatief correleerde met de voerfrequenties. Er was alleen geen consistente trend zichtbaar als prooigrootte wordt afgezet tegen de grootte van het fragment; alleen in het kleine fragment was de prooigrootte lager. Omdat de kwaliteit van de prooien in het kleinere fragment lager ligt, zou je kunnen zeggen dat het noodzakelijk is om de voerfrequenties te verhogen om toch de voedselvoorziening voor de jongen te garanderen. Als wordt gekeken naar het gemiddelde prooivolume van de prooien, dan valt op dat de gebieden 2 en 4 een lager prooivolume hebben (tabel 3). Dat er geen consistente trend is, valt wellicht te verklaren uit het feit dat bij gebied 2 er een combinatie is van bos en parklandschap. In het onderzoek van Hinsley *et al.* (2009) was te zien dat het broedsucces in het parklandschap zelfs lager was dan in het agrarische gebied. Wellicht dat er toch meer verstoring in het parklandschap is, of dat de diversiteit daar lager ligt. De standaarddeviatie is bij gebied 2 ook vrij hoog. De verschillen zijn bij de koolmees groter dan bij de pimpelmees.

Tabel 2: Voerfrequenties voor de koolmees en de pimpelmees weergegeven tegen verschillende fragmenten. Gemiddeldes zijn weergegeven met de standaarddeviatie. Voerfrequenties zijn per uur weergegeven (Nour *et al.*, 1997)

Area classes	Total feeding rate		Frass fall	Percentage of caterpillars	
	Great tit	Blue tit		Great tit	Blue tit
1 (c. 200 ha)	27.1 ± 08.8	39.1 ± 09.7 ^a	37.7 ± 15.6 ^b	84	76 ^a
2 (17 ha)	31.8 ± 15.2	60.5 ± 15.7 ^b	13.0 ± 8.8 ^c	76	85 ^b
3 (10 ha)	34.8 ± 19.9	55.1 ± 13.0 ^b	52.1 ± 40.7 ^a	86	80 ^a
4 (≤3 ha)	41.7 ± 18.6	64.4 ± 24.0 ^c	31.1 ± 38.4 ^b	85	83 ^b

Tabel 3: Het gemiddelde prooivolume en het volume per kuiken, uitgezet tegen fragmentgrootte voor zowel de koolmees als de pimpelmees. Gemiddelden en standaarddeviatie zijn weergegeven. Prooivolume is weergegeven in mm^3 (Nour et al., 1997).

Area classes	Mean prey volume		Volume per chick	
	Great tit	Blue tit	Great tit	Blue tit
1 (c. 200 ha)	214 ± 62	130 ± 20 ^a	664 ± 243	536 ± 73
2 (17 ha)	163 ± 76	103 ± 16 ^b	606 ± 269	544 ± 218
3 (10 ha)	212 ± 71	125 ± 27 ^a	644 ± 218	507 ± 92
4 (≤3 ha)	163 ± 38	100 ± 24 ^b	727 ± 170	612 ± 220

Synthese

In tabel 4 zijn de verschillende beschreven onderzoeken samengevat. Er zijn flinke verschillen in parameters tussen de onderzoeken. Het merendeel van de onderzoeken laat over het algemeen zien dat het gemiddelde gewicht van de jongen lager ligt in het kleinere fragment. Er is ook een trend dat in kleinere fragmenten de mezen later leggen. Opvallend is dat legselgrootte verschillende resultaten oplevert bij de onderzoeken. Soms geen en soms een negatief effect van fragmentgrootte.

Tabel 4: Deze tabel geeft een overzicht van de verschillende onderzoeken die in deze scriptie worden besproken voor de koolmees. Voor elk onderzoek is gekeken wat voor effecten habitatfragmentatie heeft op verscheidene parameters. Een + of - geeft aan dat de desbetreffende parameter groter respectievelijk kleiner was in een klein fragmenten vergeleken met een groter fragment, een +/- geeft een gevarieerd beeld, een 0 geeft aan dat er geen verschillen waren. Als bij een parameter niks is ingevuld dan is deze niet opgenomen in het desbetreffende onderzoek.

	Hinsley <i>et al.</i> , 1999 (1)	Riddington & Gosler, 1995 (2)	Loman, 2003 (3)	Hinsley <i>et al.</i> , 2009 (4)	Nour <i>et al.</i> , 1997 (5)
Habitatfragmentatie effect op broedsucces	Ja	Ja	Ja	Ja	Nee***
Start broeden / eerste ei	+	+	+/-	+**	
Eigrootte		+*			
Legselgrootte	0	-*	0	-	0
Broedselgrootte / hatched eggs		-*	0		
Aantal jongen dag 11	-				
Gemiddelde gewicht jongen	-*	-*	-*	-	0
Totale biomassa	-*				
Aantal fledging / survival	-	-*	-	0	0
Overall success	-				

* Deze parameter was ook significant na het gebruiken van een covariaat, zoals legdatum eerste ei, jaar of vrouw.

** In het urban park werd wel eerder gestart met broeden of eerste ei.

*** Wel significante verschillen tussen gebieden, soorten en jaren aanwezig.

Legdatum eerste ei

Uit de verschillende publicaties blijkt dat de legdatum van het eerste ei later wordt naarmate er meer habitatfragmentatie optreedt (1, 2, 3, 4; in tabel 4). Deze parameter lijkt belangrijke effecten te hebben voor andere parameters.

Eigrootte

Alleen in het onderzoek van Riddington & Gosler (1995) is de eigrootte gemeten. Naarmate de fragmentgrootte kleiner is, neemt de eigrootte toe. Naarmate vogels later leggen, neemt de eigrootte toe.

Legselgrootte

De legselgrootte wordt negatief beïnvloed in 2 van de 5 onderzoeken. Bij de andere onderzoeken treedt hier geen verandering op. Naarmate vogels later leggen, neemt de legselgrootte af.

Overleving

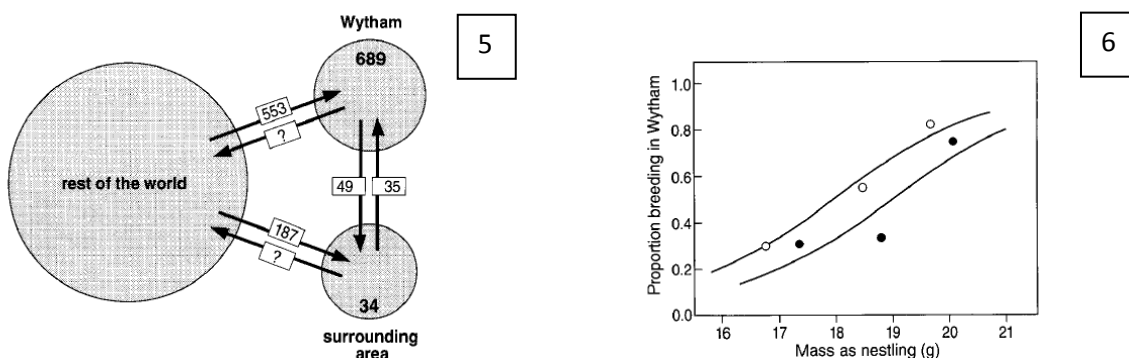
In 3 van de 5 onderzoeken is er een negatief effect op de overleving van mezen in het nest. Bij elk van de parameters moet rekening worden gehouden met het feit dat corrigeren voor legdatum kan betekenen dat de gevonden resultaten niet meer significant zijn.

Dispersie en genetische effecten

Dispersie is een belangrijk verschijnsel voor het onderzoek bij habitatfragmentatie, aangezien je op die manier kunt bepalen of de beesten die bijvoorbeeld geboren zijn in een kleinere fragment daar ook blijven, of dat ze vertrekken en dan gemiddeld in een hogere of een lagere kwaliteit fragment terecht komen. Het is van belang om dit goed te meten, omdat je op die manier pas echt kunt onderzoeken of er fitnessverschillen zijn tussen de beesten die broeden in een kleiner fragment of een groter fragment. Daarbij is het ook relevant om de genetische differentiatie te onderzoeken. Hieronder zal de koolmees worden gebruikt als model om de effecten van habitatfragmentatie op dispersie en genetische samentelling van de populatie te onderzoeken.

Verhulst *et al.* (1997) onderzochten de dispersie van de koolmees rond Wytham Wood, in de buurt van Oxford in het Verenigd Koninkrijk. Ze gebruikten de data van Wytham Wood en uit het omliggende gebied met een lagere habitat kwaliteit. Het merendeel van de populatie in Wytham Wood was afkomstig uit andere gebieden (46%), waarvan 6% punt uit het omliggende gebied rond Wytham Wood (fig. 5).

Het interessante van het onderzoek is dat er een positieve relatie bestond tussen broeden in Wytham (hoge kwaliteit) en het gewicht van het jong toen deze zich nog in het nest bevond (fig. 6). Volgens de onderzoekers is fenotypische kwaliteit geassocieerd met habitat kwaliteit. Ervan uitgaande dat een hoger gewicht indicatief is voor een betere kwaliteit jong, betekent dat dus dat de minder sterke beesten achterblijven in het zwakkere fragment (reproductief succes was daar lager). Dan zou je kunnen zeggen dat je misschien in een vicieuze cirkel terecht komt. De lage kwaliteit beesten zijn gedwongen om te blijven, terwijl de hoge kwaliteit beesten migreren naar een hoge kwaliteit habitat, met als gevolg dat de fitness van deze beesten lager ligt. Om dit preciezer vast te stellen zou het reproductief succes over de jaren moeten worden gemeten in beide gebieden.



Figuur 5: Dispersiepatronen: Wytham Woods, omliggende gebieden en de rest van de wereld vanaf 1989.

Getallen zonder pijlen geven de geboorte weer (Verhulst *et al.*, 1997).

Figuur 6: Proportie broeden in Wytham uitgezet tegen massa nestgewicht kuiken. Naarmate het kuikengewicht toeneemt, is de proportie broeden in Wytham Woods hoger. De mannetjes zijn weergegeven met de dikgedrukte rondjes, de vrouwtjes met de open rondjes (Verhulst *et al.*, 1997)

Ook in het onderzoek van Björklund *et al.* (2010) kijkt men naar de verspreidingspatronen tussen parkjes in Barcelona en het bos. Ook hier is er uitwisseling tussen het bos en de omliggende parken. De onderzoekers stelden diverse hypothesen op. De hypothese was dat de parkjes de sink-populaties waren, populaties waarbij de sterfte hoger ligt dan geboorte en die alleen kan blijven bij voldoende immigratie. De sink-populatiehypothese konden ze verwerpen, aangezien er meer gene flow was naar het bos, dan naar de parken. In Verhulst *et al.* (1997) is er ook gene flow, maar dan meer naar de omliggende omgeving. Verder bleken de parken ook geen echte metapopulatie, vanwege herkolonisatieprocessen. De genetische diversiteit bleek namelijk niet lager in de parken. Uiteindelijk constateerden Björklund *et al.* (2010) dat er geen source-sink patroon was tussen de parken en het bos, maar juist tussen de parken onderling. Sommige parken waren reproductiever (en dus vermoedelijk beter) dan andere parken. Op die manier is het bij onderzoek naar habitatfragmentatie

bepalend welke parken je meeneemt, aangezien daar verschillen aanwezig zijn.

Effecten van vegetatie en risico op predatie

Zoals hierboven werd geconcludeerd, zijn er soms grote verschillen in reproductief succes tussen verschillende habitats die dezelfde grootte hebben. Enkele oorzaken hiervan zou de aanwezigheid van vegetatie en het risico op predatie kunnen zijn. Het is van belang om rekening te houden met vegetatieverschillen tussen grote en kleine fragmenten. Koolmezen bouwen namelijk meer nesten in gebieden waar de diversiteit van bomen hoger is en er is een verband tussen plantendichtheden, aantal planten en de hoogte van bomen met broedsucces (Charter *et al.*, 2010). Des de bosrijker de omgeving, des te hoger het broedsucces is. In de rand van een fragment is de diversiteit over het algemeen lager. De mate van predatie zou daardoor ook verschillend kunnen zijn. Voor het bepalen van de effecten van habitatfragmentatie zou ook in kaart moeten worden gebracht in hoeverre predatie een rol speelt. Een afnemende diversiteit in een kleinere fragment kan van invloed zijn op het aantal predatoren, maar minder bebossing zou ook als bijeffect kunnen zorgen voor meer zichtbaarheid. Hierdoor heeft habitatfragmentatie consequenties voor het hele ecosysteem.

Discussie

De vraag die ik probeerde te beantwoorden in deze scriptie luidde wat de dierecologische effecten zullen zijn van de omzetting van natuurgronden naar landbouwgronden. Daarbij heb ik als modelsoort de koolmees en de pimpelmees gebruikt. De gevonden effecten van habitatfragmentatie geven een soms verdeeld beeld. In het onderzoek van Hinsley *et al.* (1999) zijn er negatieve effecten voor broedsucces, aantal jongen, biomassa en dergelijke, terwijl Nour *et al.* (1997) deze effecten niet zien. Het interessante is dat de beesten in kleinere fragmenten later starten met broeden (Hiddington & Gosler, 1995; Hinsley *et al.*, 1999; Hinsley *et al.*, 2009) en daarmee ook grotere eieren leggen (Hiddington & Gosler, 1995). Hinsley *et al.* (1999) bespreken dat in urbane regio's de legdatum juist eerder is, mogelijk door menselijk bijvoeren. Verder geven ze aan dat veel factoren invloed hebben op de legdatum, zoals temperatuur, voedselvoorraden en leeftijd van het vrouwtje. Zoals eerder besproken kunnen verschillen door het microklimaat in kleinere fragmenten sterk variëren: meer doordringende zonnestraling, verandering windsterkte en dergelijke. Mogelijk zou je juist twee typen beesten kunnen karakteriseren; de koolmezen die in urbane regio's blijven, en koolmezen die broeden in bosrijke gebieden. Misschien dat de koolmezen in de bosrijke gebieden eerst een territorium proberen te verkrijgen in een groter fragment (competitie) en daarna genoeg nemen met een kleiner fragment, en door de tijd later pas kunnen leggen. Voor de mezen in de urbane regio's is dat wellicht minder van belang.

Het verrassende is dat er dus zulke verschillen lijken te bestaan, maar dat lijkt voor een deel te komen doordat het moeilijk is om vergelijkingen te maken. Welke fragmenten vergelijk je met elkaar? Zoals bij een parklandschap duidelijk werd, was dat het broedsucces in bepaalde delen hoger lag. Voor je vergelijking maakt het dan erg uit welke je kiest. Hieronder staan enkele suggesties voor vervolgonderzoek, om hier juist meer duidelijkheid over te krijgen.

Vervolgexperimenten

Randeffecten

De effecten van habitatfragmentatie verschillen tussen onderzoeken. In sommige experimenten lijkt er geen effect te zijn op het broedsucces, terwijl op andere plaatsen dit wel aanwezig is. Dat kan komen doordat de structuur van de gebieden anders is, maar een alternatief kan zijn dat de plaatsing van de nestkasten ten opzichte van de rand van het fragment tussen studies verschilt. In het randgebied is er over het algemeen sprake van een andere vegetatiesamenstelling en meer verstoring. Het zou daarom interessant zijn om te onderzoeken of er een gradiënt van binnen naar buiten aanwezig is in het broedsucces. Ik zou verwachten dat het hoogste broedsucces in het midden van het fragment wordt behaald. Over het algemeen gebruiken de onderzoekers de gemiddelde resultaten per fragment, maar door te corrigeren voor de afstand tot de rand zou je kunnen aantonen of er hierdoor de verschillen tussen de onderzoeken zouden verdwijnen.

Kwaliteitsverschillen geassocieerd met fragmentgrootte

Om na te gaan of de kwaliteit van de mezen de verschillen tussen de fragmenten veroorzaakt zou je de mezen moeten verplaatsen van een hogere kwaliteit fragment naar een lagere kwaliteit fragment en andersom. Duidelijk moet dan worden in hoeverre deze vogels de mogelijke negatieve effecten van het lagere kwaliteit fragment ervaren.

Een ander experiment dat door onderzoekers zou kunnen worden uitgevoerd is een experiment op veel grotere schaal. Bij de meeste onderzoeken gebruikt men een hoge kwaliteit fragment en vergelijkt deze met enkele kleinere fragmenten, die volgens de onderzoekers ongeveer dezelfde vegetatie en dergelijke kennen. Het is natuurlijk wel zo dat door veranderde omstandigheden je nooit precies kunt bepalen in hoeverre er externe effecten zijn die invloed uitoefenen. Een optie zou kunnen zijn om vanaf het begin, vlak voordat de habitatfragmentatie begint, te kijken naar de effecten op broedsucces. Als bijvoorbeeld bekend wordt dat een bepaald gebied meer een agrarische structuur zou krijgen, dan zou aan een dergelijke experiment kunnen worden begonnen. Je zou dan vele jaren

met dit experiment bezig moeten zijn om een echt goed beeld te krijgen van de gevolgen voor het broedsucces. Het is natuurlijk moeilijk om een dergelijke opzet in de praktijk te realiseren, en om een geschikt gebied te vinden waar deze omzetting plaats vindt, aangezien het meestal natuurlijk jaren duurt. Op deze manier zou je wel echt het hele proces van habitatfragmentatie nauwkeurig over de tijd kunnen meten. Om echter de oorzakelijke verbanden te onderzoeken, zal men experimenten moeten gaan doen. Ecologisch onderzoek gecombineerd met genetisch onderzoek zou informatie verschaffen over broedsucces, dispersie en andere factoren.

Dispersie

Als laatste zou er meer naar de dispersie van de vogels kunnen worden gekeken. Uit onderzoeken die hierboven zijn uiteengezet bleek dat de koolmezen met een hoger gewicht in een kleiner fragment vaker terecht kwamen in een groter fragment. De bezettingsvolgorde en snelheid van een gebied zijn interessant. Berekend zou moeten worden over de jaren wat daadwerkelijk de fitness van beesten is die afkomstig zijn uit fragmenten van verschillende grootte. Is het echt negatief voor organismen om in een kleiner fragment aanwezig te zijn, of kunnen zij zich op lange termijn aan de nieuwe situatie aanpassen? Als de voedselinname in deze fragmenten lager zou zijn, dan zou dat wellicht voordelen kunnen hebben op de lange termijn. Een voorbeeld: als een organisme later in een voedselarme omgeving komt, dan is deze daar wellicht beter tegen bestand. Je zou het dus kunnen omschrijven als een kwestie van match of mis-match (adaptieve fenotypische plasticiteit) (Nederhof & Schmidt, 2011).

Al met al is het dus lastig vast te stellen wat precies de fitness effecten zijn van habitatfragmentatie voor mezen, vanwege de grote verscheidenheid aan gebieden en invloeden daarop. De dispersie en overleving van mezen moet beter in kaart worden gebracht om wat te kunnen zeggen over de echte prestaties. Het broedsucces wordt in elk geval negatief beïnvloed. Het later leggen van eieren speelt daar een belangrijke rol in. Hinsley *et al.* (2009) stellen dat, ondanks habitatfragmentatie en een verminderd broedsucces, de koolmezen en Pimpelmezen het toch heel goed doen in het Verenigd Koninkrijk. De fragmentatie door landbouw, bebouwing en dergelijke zorgt, naast zachtere winters, voor meer nestkasten en voedsel voor de beesten. Toch is er ook een keerzijde te vermelden, omdat de koolmezen en pimpelmezen (generalisten) de plekken lijken in te nemen van andere soorten, voornamelijk specialisten. Op die manier kan je dus concluderen dat habitatfragmentatie zowel gunstig als ongunstig kan zijn op populatieniveau, afhankelijk van het organisme. Om beter de effecten van habitatfragmentatie in kaart te brengen moet dus breder worden gekeken dan alleen naar de mees. Te concluderen valt dat door de omzetting naar landbouwgronden je wel degelijk veranderingen aanbrengt aan het ecosysteem. Met behulp van de Ecologische Hoofdstructuur (EHS) en Natura2000 probeert men verbindingzones te leggen tussen fragmenten om dispersie te bevorderen en soorten te behouden. Zo worden de effecten van habitatfragmentatie gereduceerd. Dierecologische kennis kan hierbij worden gebruikt. Bij de EHS en Natura2000 is het van belang om oplossingen te zoeken die draagvlak ondervinden bij zowel landbouwers als natuurbeschermers, en zo veel mogelijk gecombineerd om draagvlak te garanderen voor het beleid. Het is alleen lastig om precies te stellen wat de effecten van dergelijke maatregelen zullen zijn, zeker in combinatie met een kleiner leefgebied. Daarnaast kunnen lokale oplossingen, zoals voederkasten en dergelijke helpen. Het belangrijkste blijft toch om eerst te bepalen wat men belangrijk vindt als het gaat om soorten, en bij welke soorten oplossingen kunnen worden gevonden. De negatieve consequenties voor het broedsucces voor de mezen kan hierbij worden meegenomen.

Dankwoord

Ik zou Prof. Dr. J.M. Tinbergen van harte willen bedanken voor de enorm goede begeleiding en het uitgebreide commentaar tijdens het schrijven van de scriptie.

Daarnaast zou ik I.D. Bontekoe en T. Ausma willen bedanken voor het commentaar op de scriptie.

Literatuurlijst

- Andren, H. (1994). Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with different proportions of suitable Habitat – A Review. *Oikos* **71**: 355-366.
- Björklund, M., Ruiz, I. and Senar, J.C.(2010). Genetic differentiation in the urban habitat: the great tits (*Parus major*) of the parks of Barcelona city. *Biological Journal of the Linnean Society* **99**: 9-19.
- Charter, M., Leshem, Y., Halevi, S. and Izhaki, I. (2010). Nest Box Use by Great Tits in Semi-arid Rural Residential Gardens. *Bio One* **122(3)**: 604-608.
- Duploux, A. and Hanski, I. (2015). Small spermatophore size and reduced female fitness in an isolated butterfly population. *Ecological Entomology* **40**: 167-174.
- Franklin, A. B., Noon, B.R. and George, T.L. (2002). What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* 20-29.
- Hinsley, S.A., Hill, R.A., Bellamy, P., Broughton, R.K., Harrison, N.M., Mackenzie, J.A., Speakman, J.R. and Ferns, P.N. (2009). Do Highly Modified Landscapes Favour Generalists at the Expense of Specialists? An Example using Woodland Birds. *Landscape Research* **34**: 509-526.
- Hinsley, S. A., Rothery, P. and Bellamy, P. E. (1999). Influence of woodland area on breeding success in Great Tits *Parus major* and Blue Tits *Parus caeruleus*. *J. Avian Biol.* **30**: 271-281.
- Krebs, C.J. (2009). *Ecology*. San Francisco: Pearson
- Loman, J. (2003). Small habitat islands are inferior breeding habitats but are used by some great tits – competition or ignorance? *Biodiv. and Cons.* **12**: 1467-1479.
- Nederhof, E. and Schmidt, M. V. (2011). Mismatch or cumulative stress: Toward an integrated hypothesis of programming effects. *Physiology & Behavior* **106**: 691-700.
- Nour, N., Currie, D., Matthysen, E., van Damme, R. and Dhondt, A. (1998). Effects of habitat fragmentation on provisioning rates, diet and breeding success in two species of tit (great tit and blue tit). *Oecologia* **144**: 522-530.
- Ojanen, S. P., Nieminen, M., Meyke, E., Pöyry, J. and Hanski, I. (2003). Long-term metapopulation study of the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*): survey methods, data management, and long-term population trends. *Ecol. and Evol.* **3(11)**: 3713-3737.
- Riddington, R. and Gosler, A. G. (1995). Differences in reproductive success and parental qualities between habitats in the Great Tit *Parus major*. *IBIS* **137**: 371-378.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. and Margules, C.R. (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Society for Conservation Biology* **5**: 18-32.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. and Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* **413**: 591-596.
- Verhulst, S., Perrins, C.M. and Riddington, R. (1997). Natal dispersal of Great Tits in a patch environment. *Ecology* **78(3)**: 864-872.
- Verhulst, S., Vanbalen, J.H. and Tinbergen, J.M. (1995). Seasonal decline in reproductive success of the Great Tit – variation in time or quality. *Ecology* **76**: 2392-2403.