

L. De Meester, S. Rousseaux,
W. Van Doorslaer, C. Duviol,
M. Jansen, J. Vanoverbeke,
E. Decaestecker, J. Mergeay,
R. Stoks en S. Declerck

Leven in een geografische mozaïek van selectiefactoren: een pleidooi voor een evolutionaire benadering van (meta)gemeenschappen bij natuurbehoud

Katholieke Universiteit Leuven,
Laboratorium voor Aquatische
Ecologie en Evolutiebiologie

Genetische diversiteit vormt de basis-bouwsteen van biodiversiteit. Genetische variatie is een voorwaarde voor evolutionaire veranderingen die populaties toelaten zich genetisch aan te passen aan zich wijzigende condities, en die onder specifieke voorwaarden ook kunnen leiden tot soortvorming. Toch wordt de studie van genetische diversiteit in veel onderzoek dat gericht is op natuurbehoud, behoud van diversiteit en duurzaamheid vaak onbelangrijk geacht, omdat er impliciet wordt aangenomen dat genetische variatie eerder "details" betreft, die de grote patronen en bedreigingen van biodiversiteit niet al te zeer beïnvloeden. Recente studies duiden er echter op dat snelle evolutionaire veranderingen in populaties geen zeldzaamheid zijn, en dat er een potentieel zeer sterke wederzijdse beïnvloeding is van evolutionaire en ecologische dynamieken. Op die manier kan genetische adaptatie van natuurlijke populaties aan zich wijzigende omstandigheden een structurerende invloed hebben op de populatiedynamiek van natuurlijke populaties en de soortensamenstelling van gemeenschappen. In een wereld die aan snelle wijzigingen onderhevig is omwille van menselijk handelen zijn de selectiedrukken sterk, en kan een belangrijke sturende invloed van evolutionaire responsen worden verwacht. In een natuurlijk landschap met semi-geïsoleerde gunstige habitatpatches is het bovendien belangrijk rekening te houden met patronen van dispersie en gemigratie. In deze bijdrage situeren we enkele concepten aan de hand van Vlaams onderzoek bij aquatische modelssystemen, en houden we een pleidooi voor een metagemeenschapsbenadering waarin ook rekening wordt gehouden met evolutionaire dynamieken. We geven aan dat aquatische systemen goed geplaatst zijn voor onderzoek naar evolutie in een landschapcontext.

In veel studies, analyses en overzichten van de bedreigingen van biodiversiteit wordt weinig of soms geen aandacht geschonken aan de patronen van genetische variatie binnen soorten. Dit heeft verschillende redenen. Een eerste belangrijke reden is dat genetische variatie moeilijker te kwantificeren is dan variatie in soortensamenstelling - je kan genetische variatie immers niet (altijd) "zien". Een zonder twijfel belangrijke reden is echter de impliciete aanname van veel onderzoekers en beheerders dat genetische variatie in wezen over kleine verschillen gaat, die in essentie weinig belangrijk zijn ten opzichte van de grote variatie in kenmerken die we waarnemen als we over de grenzen van soorten heen kijken. Er zijn overigens verschillende vaststellingen die aangeven dat deze redenering een grond van waarheid heeft: de variatie in kenmerkwwaarden in een gemeenschap van verschillende soorten is inderdaad meestal veel ruimer dan de uiterste waarden die een bepaalde soort kan aannemen, en we kunnen inderdaad soms mooie relaties leggen tussen het voorkomen van soorten en omgevingsfactoren, ook als we geen informatie hebben over de genetische variatie binnen elk van deze soorten. Een derde reden waarom relatief weinig aandacht aan genetische variatie wordt gegeven betreft de overtuiging dat evolutionaire processen zich eerder op lange termijn (honderden tot duizenden generaties) afspelen, terwijl veel ecologische processen die

belangrijk zijn voor beheer zich afspelen op veel kortere tijdsschaal. Er is een gespecialiseerde literatuur over conservatiegenetica, met handboeken (Frankham et al., 2002) en toegewijde tijdschriften (bv. *Conservation Genetics*), maar de beheerder in het veld en een groot deel van de biologen die zich richten op natuurbehoud en het duurzaam beheer van onze natuurlijke hulpbronnen hebben weinig oog voor de erin gerapporteerde resultaten. Hebben ze ongelijk? Er zijn twee redenen waarom voldoende aandacht voor genetische aspecten een belangrijke troef kan zijn voor het duurzaam beheer van natuurlijke populaties. De eerste reden houdt verband met verwantschap en de nadelen van inteelt en genetische toevalsprocessen in kleine populaties, en is reeds intensief bestudeerd en zowel theoretisch als experimenteel goed onderbouwd. De tweede reden betreft de meer recente vaststelling dat evolutionaire veranderingen in een korte tijdsschaal kunnen optreden, en dat er daarom een sterke wederzijdse interactie mogelijk is tussen ecologische en evolutionaire processen. Dit betekent dat evolutie een centrale sturende kracht kan zijn voor ecologische dynamiek, en dat de ecologie en eventueel het voortbestaan van populaties derhalve kritisch kan afhangen van evolutionaire responsen. We behandelen beide redenen verder in meer detail en gaan tenslotte dieper in op de evolutie van metagemeenschappen.

Kleine populaties en de negatieve gevolgen van inteelt en genetische drift

Kleine populaties ervaren niet enkel een direct verhoogd risico op uitsterven omwille van demografische factoren (cfr. minder gebufferd bij intrinsieke fluctuaties in populatiedensiteiten), maar zijn ook onderhevig aan ongunstige genetische dynamieken (Hendriks et al., 1998; Frankham et al., 2002; Willi et al., 2006). Vooreerst gaat door genetische drift genetische variatie verloren. Genetische drift is een toevalsfenomeen waarbij door toeval bepaalde genetische varianten niet in de nakomelingengeneratie aanwezig zijn; het is een bemonsteringsprobleem dat groter wordt naarmate het aantal dieren per generatie kleiner is. Genetische drift kent geen richting, maar heeft altijd als effect dat genetische variatie verloren gaat (Ridley, 2004). Daarnaast is er in kleine populaties ook een verhoogd risico op inteelt (i.e. paring met verwante individuen). Het is aangetoond dat inteelt in de meeste soorten een belangrijk fitnessverlies met zich meebrengt (Soulé, 1980; Saccheri et al., 1998), en dat deze fitnesskost wordt versterkt onder stresscondities (Bijlsma & Loeschcke 2005). Deze genetische effecten kunnen bijdragen tot lokaal uitsterven, omdat ze kleine populaties, die reeds een groter risico op uitsterven kennen, verder verzwakken door een algemeen verlaagde fitness (na inteelt) en een verlies aan evolutionair potentieel (Hendriks et al., 1998; Willi et al., 2006). Het is hierbij belangrijk op te merken dat een populatie-flessenhals (een tijdelijke sterke inkrimping van de populatie-omvang) een langdurig effect op genetische diversiteit kan hebben, die na honderden generaties nog steeds meetbaar is. De klassieke voorbeelden zijn de jachtluipaard en de Californische zee-olifant, die een zeer lage genetische diversiteit vertonen omwille van een historische populatie-flessenhals (Frankham et al., 2002). Deze studies tonen overigens ook aan dat soorten met een geringe genetische diversiteit niet meteen tot uitsterven zijn gedoemd, want beide soorten hebben zich na de populatie-flessenhals demografisch toch enigszins hersteld. Toch dient opgemerkt dat de kans zeer reëel is dat deze soorten erg gevoelig zouden kunnen zijn voor blootstelling aan nieuwe selectiefactoren zoals b.v. pathogenen.

Naast inteelt kan ook uitkruising van genetisch te sterk verschillende populaties aanleiding geven tot een fitness-nadeel ("outbreeding depression"; Frankham et al., 2002). Meer algemeen kunnen we stellen dat voor een goed beheer en het afbakenen van "eenheden van beheer" informatie over verwantschappen en historiek van de populaties zeer nuttig en vaak noodzakelijk is. Deze informatie kan men bekomen via studies aan de hand van moleculaire technieken (allozyme-electroforese en PCR-gebaseerde technieken met DNA merkers zoals microsatelliet-loci; Frankham et al., 2002). Gespreid over verschillende onderzoeksgroepen wordt de populatiegenetica bestudeerd van een breed gamma van onze Vlaamse zoetwaterorganismen: vissen (Knape et al., 2003; Knaepkens

et al., 2004; Van Houdt et al., 2005; Maes et al., 2006; Raeymaekers et al., 2007), amfibieën (Holsbeek et al., niet gepubl.), aquatische insecten (Geenen et al. 2000; De Block et al., 2005), zoöplankton (Michels et al., 2001; De Gelas & De Meester, 2005; De Meester et al., 2006), ééncellige algen (Vanormelingen P., niet gepubl.) en macrofyten (De Greef & Triest, 1999; Triest & Mannaert, 2006).

De interactie tussen ecologie en evolutie

Lange tijd zijn ecologie en evolutie ontwikkeld als twee afzonderlijke disciplines, met weinig interactie met elkaar, ondanks de duidelijke parallelen in een aantal ecologische en evolutionaire processen (zie bvb. Agrawal, 2003; Vellend & Geber, 2005). Uiteraard erkennen ecologen wel dat evolutie bepalend is voor soortkenmerken, en evolutionaire biologen erkennen dat ecologische interacties de drijvende kracht zijn van evolutie door natuurlijke selectie. Maar er is relatief weinig aandacht voor integratie van de twee disciplines via het in rekening brengen van directe terugkoppelingsmechanismen. De belangrijkste reden is opnieuw de perceptie dat evolutie een fenomeen is dat zich afspeelt op een veel grotere tijdschaal dan de meeste ecologische processen. In de loop van de voorbije twee decennia zijn er echter een aantal studies gepubliceerd waaruit duidelijk wordt dat snelle evolutionaire responsen mogelijk zijn (overzichten in Hendry & Kinnison, 1999; Hairston et al., 2005). Soorten kunnen adaptieve genetische verschuivingen vertonen gerelateerd aan de jaar-tot-jaar variatie in omgevingscondities.

Een voorbeeld uit onze regio is de waarneming, via een reconstructie van evolutie door ontluiken van ruststadia uit verschillende tijdszones in het meersediment, dat de zoöplanktonpopulatie (van met name de grote watervlo *Daphnia magna*) in een viskweekvijver in Oud Heverlee zich in de loop van de voorbije 30 jaar genetisch heeft aangepast aan de wisselende predatiedruk opgelegd door visbepotingen (Cousyn et al., 2001). Op een tijdsspanne van minder dan tien jaar blijkt de lokale watervlo-populatie de veranderingen in vispredatiedruk te volgen via veranderingen in migratie-gedrag, een belangrijk antipredatiegedrag. Het is zeer aannemelijk dat zonder die genetische aanpassingen deze populatie niet zou kunnen hebben overleefd bij de veranderende condities, omdat vissen visuele predatoren zijn, en *D. magna* door zijn grootte zeer gevoelig is voor vispredatie. Dergelijke snelle genetische veranderingen die gecorreleerd zijn met omgevingsveranderingen worden niet enkel waargenomen bij invertebraten met een korte generatietijd, maar ook bij vertebraten. Voorbeelden zijn de studies naar de evolutie van snavelkenmerken bij de Galapagosvinken (Grant & Grant, 2002) en van antipredatiekenmerken bij guppies in Trinidad (Reznick et al., 1990; zie ook Hendry & Kinnison, 1999). Zelfs bij soorten die een generatietijd hebben van enkele maanden tot verschillende jaren blijkt

men dus jaar-tot-jaar genetische verschuivingen waar te nemen.

Aangezien dergelijke genetische adaptatie een invloed kan hebben op de competitieve sterkte van soorten, verwachten we een impact van de evolutionaire respons op de ecologische interacties tussen de verschillende soorten. Tot dusver werd dit onvoldoende experimenteel gekwantificeerd, maar de weinige studies die deze vraagstelling hebben onderzocht suggereren inderdaad een mogelijk belangrijke invloed van genetische variatie binnen populaties op predator-prooi interacties (Yoshida et al., 2003; Hairston et al., 2005) en op het vestigingssucces van invaderende soorten (De Meester et al., 2007). Yoshida et al. (2003) toonden aan dat genetische variatie in een algenpopulatie die werd blootgesteld aan predatoren (raderdierdier) de populatieschommelingen van zowel predator als prooi sterk kan dempen. Dit is belangrijk, omdat de schommelingen in populatiedensiteiten van prooi en predatoren vaak leiden tot het uitsterven van lokale populaties, en factoren die deze dynamiek temperen dus voor een grotere stabiliteit in de soortensamenstelling kunnen zorgen.

De Meester et al. (2007) entten 200 liter tonnen met watervlooien (*Daphnia magna*) die afkomstig waren van twee verschillende vijvers, die geografisch zeer dicht bij elkaar liggen (< 500 m afstand; Oud-Heverlee) maar ecologisch sterk verschillend zijn (voornamelijk met betrekking tot de aanwezigheid van vis en ondergedoken waterplanten). De watervlooien van de twee populaties bleken beide in staat dense populaties te vormen in de openlucht tonnen, maar bleken zeer sterk te verschillen in de mate waarin ze toelieten dat ook andere soorten zich vestigen in de tonnen. Wanneer na een week een mengstaal met een groot aantal zoöplanktonsoorten uit de regio op alle tonnen werd geënt, werd vastgesteld dat het vestigingssucces van deze nieuwe soorten tot twee keer hoger was in de tonnen met de watervlooien uit de ene vijver dan in de tonnen met watervlooien uit de andere vijver. Ondanks het feit dat alle tonnen initieel geënt werden met dezelfde soort en in dezelfde densiteiten, bleken de genetische verschillen tussen de populaties een heel sterke invloed te hebben op de soortensamenstelling van de uiteindelijke gemeenschap. Genetische verschillen in één soort vertalen zich hier dus in een verschillende gemeenschapsecologie.

Snelle evolutionaire veranderingen zullen vooral voorkomen wanneer er sterke selectiedrukken optreden, aangezien de snelheid van evolutionaire verandering evenredig is met zowel de overerfbaarheid van het kenmerk onder selectie als de selectiedruk. Het is daarbij belangrijk op te merken dat sterke selectiedrukken niet zeldzaam zijn in de natuur: factoren zoals de aanwezigheid van predatoren en parasieten kunnen sterke selectiedrukken uitoefenen op natuurlijke populaties. Bovendien vertegenwoordigen ook heel wat door de mens opgelegde veranderingen in habitatkenmerken sterke selectiedrukken: eutrofiëring,

pollutie en invasieve soorten bijvoorbeeld vormen elk op zich uitgesproken selectiedrukken die kunnen leiden tot snelle evolutionaire veranderingen in lokale populaties. Het is dan ook ons pleidooi dat vooral in een landschap dat aan sterke veranderingen onderhevig is door menselijk toedoen er een belangrijke impact kan verwacht worden van evolutionaire dynamieken op de verandering in soortensamenstelling. Meer bepaald zouden evolutionaire veranderingen een belangrijke buffer kunnen vormen tegen soortverschuivingen.

Onder meer in het kader van de problematiek van de exoten zijn er meer en meer studies die aandacht vragen voor de impact van evolutie (zie bvb. Schlaepfer et al., 2002). Eén van de factoren die het succes van invasieve soorten kan verklaren is de afwezigheid van specifieke vijanden. Ze kunnen daarop een evolutionaire verandering vertonen naar een verminderde energie-investering in verdedigingsmechanismen, waardoor ze competitief sterker worden. Ook met betrekking tot het voorspellen van de respons van soorten en gemeenschappen op de globale opwarming van het klimaat is het waarschijnlijk belangrijk om de interactie tussen ecologie en evolutie in rekening te brengen. Er is immers een groeiend aantal studies die genetische variatie en micro-evolutie hebben aangetoond voor temperatuur-gerelateerde kenmerken (Thomas et al. 2001), ook in aquatische organismen (Van Doorslaer et al., 2007). In een experiment met opgewarmde openlucht 3000 L mesocosmen geënt met de "watervlo" *Simocephalus vetulus* bleek er bij deze soort een snelle evolutie op te treden in het vermogen te overleven bij hogere temperaturen. Zonder deze genetische aanpassingen zou deze soort waarschijnlijk uitgestorven zijn in de experimentele populaties.

Evolutie in metageenschappen

De interactie tussen ecologische en evolutionaire processen kan maar in zijn volle diepgang geapprecieerd worden wanneer ze wordt ingebed in een landschapscontext. Beschouw een aantal habitatten in een landschapsmatrix (Figuur 1). Aquatische systemen zijn hier een goed model, omdat vijvers en meren mooi afgelijnde habitatten vormen (De Meester et al., 2005), maar andere habitattypes (bvb. bos- en heidefragmenten) kunnen op analoge manier benaderd worden. Elk habitat is gekenmerkt door specifieke abiotische en biotische condities, en het is aannemelijk dat habitatten vaak verschillen in specifieke factoren die sterke selectiedrukken kunnen genereren. In Figuur 1 hebben we voor zoöplanktonpopulaties de realistische situatie weergegeven waarbij vijvers verschillen in de aanwezigheid van predatoren (vis), parasitaire druk, en landgebruik (risico op pollutie, eutrofiëring). Van elk van deze factoren is gekend dat ze een sterke selectiedruk uitoefenen op zoöplanktongemeenschappen en populaties (Cousyn et al., 2001; Decaestecker et al., 2005; Declerck et al., 2006 & niet gepubl.). Omdat deze factoren deels onafhankelijk van elkaar

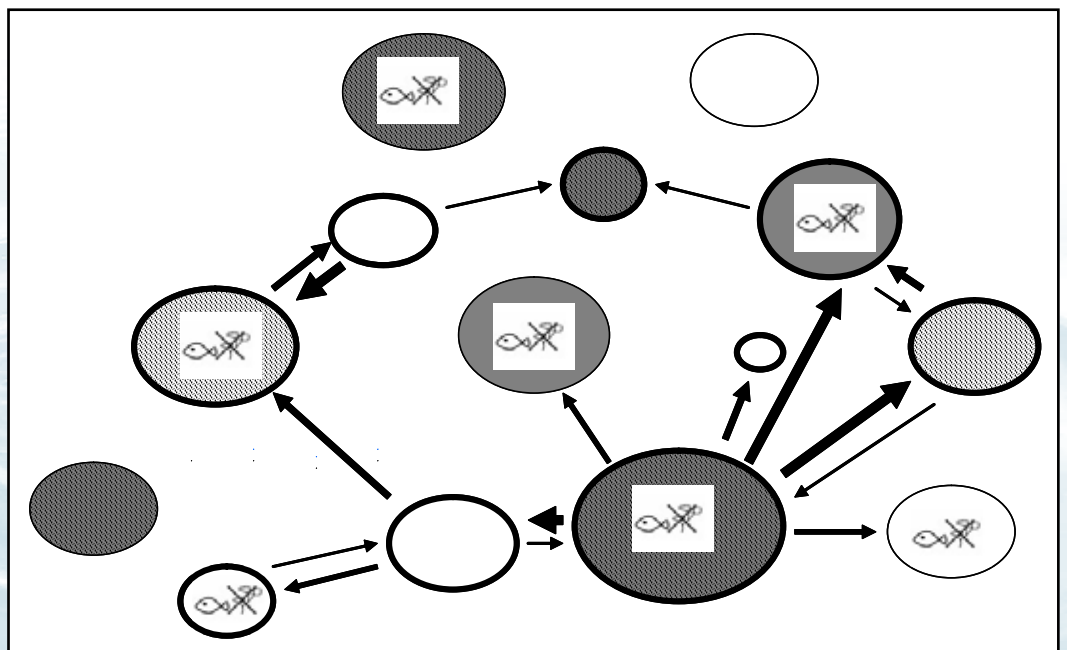
kunnen variëren, is het resultaat een geografische mozaïek van selectiefactoren (geïnspireerd op Thompson, 2005). Zoals aangegeven in Figuur 1 zijn deze populaties en gemeenschappen niet volledig onafhankelijk van elkaar, maar is er een zekere mate van verbondenheid via dispersie van individuen tussen de habitatten. We spreken van metapopulaties (Hanski & Gilpin, 1997; Hanski, 1998) respectievelijk metageenschappen (Leibold et al., 2004; Holyoak et al., 2005). De metageenschapsecologie is een eerder recent concept, waarbij de soortensamenstelling in lokale gemeenschappen wordt geëvalueerd in relatie tot lokale ecologische factoren en regionale ruimtelijke factoren (dispersie; zie Cottenie et al., 2003; Michels et al., 2005; Van de Meutter et al., 2007 voor voorbeelden in Vlaamse context).

Eén van de interessante inzichten van de metageenschapsecologie is dat de mate waarin gemeenschappen zich via soortverschuivingen ("species sorting") kunnen aanpassen aan de ecologische condities van lokale habitatten het sterkst is bij intermediaire dispersiesnelheden. Bij zeer lage landschapsconnectiviteit raken de juiste soorten immers niet op de juiste plaats (vermoedelijk een groot probleem in de Vlaamse natuurrreservaten), terwijl bij massale dispersie er veel populaties voorkomen in habitatten die suboptimaal zijn, omdat de populaties steeds worden aangevuld met immigranten. De parallellen met inzichten uit de populatiegenetica en evolutionaire biologie zijn frappant, omdat ook voor lokale genetische adaptatie via natuurlijke selectie geldt dat ze optimaal is bij intermediaire niveaus van genmigratie. Bij te lage genmigratie raakt de lokale genetische variatie uitgeput, hetgeen evolutie vertraagt. Bij hoge genmigratie

treedt genetische homogenisatie op, en is er geen mogelijkheid tot lokale genetische differentiatie. Dit creëert een heel boeiend spanningsveld, omdat bij een gegeven landschapsconnectiviteit adaptatie van de gemeenschap aan lokale condities via twee mechanismen kan optreden, namelijk via soortverschuivingen en via genetische adaptatie van de residente soorten. Bovendien worden beide beïnvloed door interacties met de andere lokale populaties en gemeenschappen in de metageenschap.

Inzicht krijgen in deze dynamiek is naar onze mening van cruciaal belang om de respons van gemeenschappen op veranderingen in omgevingscondities te voorspellen. Deze zal afhangen van zowel lokale als regionale processen, en dit in een interactie tussen ecologische en evolutionaire dynamieken. Dit is bijvoorbeeld zeer belangrijk in het kader van globale klimaatsverandering: een lokale gemeenschap kan zich aanpassen via lokale genetische adaptatie van de residente soorten en via soortverschuivingen binnen de residente gemeenschap. Het relatieve belang van beide zal afhangen van de snelheid van genetische adaptatie van de verschillende soorten, zelf afhankelijk van de mate van genetische variatie voor sleutelkenmerken in deze soorten. In de mate dat soorten zich genetisch kunnen aanpassen zal dit resulteren in minder sterke verschuivingen in soortensamenstelling. Maar er is meer, want de lokale dynamieken worden ook beïnvloed door immigratie van soorten en genotypes uit meer zuidelijke locaties. De mate dat immigratie een rol zal spelen zal dan weer kritisch afhangen van de snelheid van lokale adaptatie van de residente gemeenschap via evolutie of soortverschuivingen enerzijds en van de landschapsconnectiviteit

Figuur 1. Schematische voorstelling van een metageenschap met vijvers en meren in een terrestrisch landschap. De verschillende habitatten zijn gekenmerkt door sterke ecologische verschillen, die bepaald worden door deels onafhankelijke variatie in (1) aan- of afwezigheid van vis (aangegeven door symbool dat de aanwezigheid van vis en de vaak ermee geassocieerde afwezigheid van ondergedoken waterplanten voorstelt), (2) hoge of lage intensiteit aan parasieten (stippels) en (3) weinig of intens landgebruik (grijze achtergrond). De pijlen stellen de uitwisselingen van individuen voor tussen de verschillende poelen, en geven derhalve de metageenschapstructuur aan. De figuur is opgesteld voor zoöplankton (cfr. vis als belangrijke predator), maar is mits wijzigingen uiteraard toepasbaar voor diverse groepen organismen.



en dus aanvoer van immigrante genotypes en soorten anderzijds. Dit is een bijzonder boeiende dynamiek, die echter tot dusver voor geen enkel modelsysteem in al zijn aspecten is bestudeerd. Er zijn verschillende overzichtartikels die wijzen op het belang van een dergelijke aanpak (bvb. Urban & Skelley, 2006), en er zijn veel deelstudies die verschillende aspecten van dit scenario hebben aangetoond (vermeld in de tekst). Om echter tot een meer omvattend inzicht in het relatieve belang van ecologische en evolutionaire processen bij de bepaling van soortverschuivingen in natuurlijke metagemeenschappen te komen, is er nood aan bijkomend onderzoek. Dit onderzoek omvat zowel experimentele studies die de precieze inbreng van evolutie op ecologie kwantificeren, als veldstudies die tegelijkertijd de ecologische variatie, soortensamenstelling en genetische variatie in zowel neutrale merkers als ecologisch relevante kenmerken kwantificeren over relevante omgevingsgradiënten. Omwille van de sterke fragmentatie van de natuur in Vlaanderen is een metapopulatie- en metagemeenschapsbenadering ons inziens essentieel om via vernieuwde inzichten beter in te spelen op de toenemende bedreigingen voor biodiversiteit. We hopen met de in bovenstaande tekst aangegeven voorbeelden in relatie tot invasieve soorten en klimaatsverandering de lezer te hebben overtuigd dat het in beschouwing nemen van evolutionaire dynamiek een belangrijke bijdrage kan leveren tot het begrijpen van de ecologische respons op deze grootschalige veranderingen, en dus tot het beheer met het oog op het behoud van biodiversiteit.

Literatuur

- Agrawal A. (2003). Community genetics: new insights into community ecology by integrating population genetics. *Ecology*, 84 : 543-544.
- Bijlsma, R. & Loeschcke V. (2005). Environmental stress, adaptation and evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 18 : 744-749.
- Cottenie K., Michels E., Nuytten N. & De Meester L. (2003). Zooplankton metacommunity structure: regional versus local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, 84 : 991-1000.
- Cousyn C., De Meester L., Colbourne J.K., Brendonck L., Verschuren D. & Volckaert F. (2001). Rapid, local adaptation of zooplankton behavior to changes in predation pressure in the absence of neutral genetic changes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98 : 6256-6260.
- De Block M., Geenen S., Jordaens K., Backeljau T. & Stoks R. (2005). Spatiotemporal allozyme variation in the damselfly, *Lestes viridis* (Odonata: Zygoptera): gene flow among permanent and temporary ponds. *Genetica*, 124 : 137-144.
- Decaestecker E., Declerck S., De Meester L. & Ebert D. (2005). Ecological implications of parasites in natural *Daphnia magna* populations. *Oecologia*, 144 : 382-390.
- Declerck S., De Bie T., Ercken D., Hampel H., Schrijvers S., Van Wichelen J., Gillard V., Mandiki R., Losson B., Bauwens D., Keijers S., Vyverman W., Goddeeris B., De Meester L., Brendonck L. & Martens K. (2006). Ecological characteristics of small farmland ponds: associations with land use practices at multiple spatial scales. *Biological Conservation*, 131 : 523-532.
- De Gelas K. & De Meester L. (2005). Phylogeography of *Daphnia magna* in Europe. *Molecular Ecology*, 14 : 753-764.
- De Greef B. & Triest L. (1999). The use of random amplified polymorphic DNA (RAPD) for hybrid detection in *Scirpus* from the river Schelde (Belgium). *Molecular Ecology*, 8 : 379-386.
- De Meester L., Declerck S., Stoks R., Louette G., Van de Meutter F., De Bie T., Michels E. & Brendonck L. (2005). Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation*, 15: 715-725.
- De Meester L., Louette G., Duvivier C., Van Damme C. & Michels E. (2007). Genetic composition of resident populations influences establishment success of immigrant species. *Oecologia*, in druk.
- De Meester L., Vanoverbeke J., De Gelas K., Ortells R. & Spaak P. (2006). Genetic structure of cyclic parthenogenetic zooplankton populations – a conceptual framework. *Archiv für Hydrobiologie*, 167 : 217-244.
- Frankham R., Balou D. & Briscoe D.A. (2002). Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Geenen S., Jordaens K., De Block M., Stoks R. & De Bruyn L. (2000). Genetic differentiation and dispersal among populations of the damselfly *Lestes viridis* (Odonata). *Journal of the North American Benthological Society*, 19 : 321-328.
- Grant P.R. & Grant B.R. (2002). Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science*, 296 : 707-711.
- Hairton N.G.Jr., Ellner S.P., Geber M.A., Yoshida T. & Fox J.A. (2005). Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecology Letters*, 8 : 1114-1127.
- Hanski I.A. & Gilpin M.E. (Eds.) (1997). *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, 512 pp.
- Hanski I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396 : 42-49.
- Hendriks, R.J.J., Ouburg N.J. & van Groenendaal J.M. (1998). Is natuurbeheer ook beheer van genen? Het thema genetische erosie in onderzoek, beleid en beheer. Katholieke Universiteit Nijmegen.

- Hendry A.P. & Kinnison M.T. (1999). The pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution*, 53 : 1637-1653.
- Holyoak M., Leibold M.A. & Holt R.D. (Eds.) (2005). *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, 520 pp.
- Knaepkens G., Bervoets L., Verheyen E. & Eens M. (2004). Relationship between population size and genetic diversity in endangered populations of the European bullhead (*Cottus gobio*): implications for conservation. *Biological Conservation*, 115 : 403-410.
- Knapen D., Knaepkens G., Bervoets L., Taylor M.I., Eens M. & Verheyen E. (2003). Conservation units based on mitochondrial and nuclear DNA variation among European bullhead populations (*Cottus gobio* L., 1758) from Flanders, Belgium. *Conservation Genetics*, 4 : 129-140.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7 : 601-613.
- Maes G., Pujolar M., Hellemans B. & Volckaert F. (2006). Evidence for isolation by time in the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Molecular Ecology*, 15 : 2095-2107.
- Michels E., Cottenie K., Neys L., De Gelas K., Coppin P. & De Meester L. (2001). Modelling the effective geographic distance between zooplankton populations in a set of interconnected ponds : a validation with genetic data. *Molecular Ecology*, 10 : 1929-1938.
- Michels E., Cottenie K., Van de Meutter F., Declerck S. & De Meester L. (2005). Ecologische gevolgen van verbindingen tussen leefgebieden: de vijvers van het natuurreservaat De Maten (Genk). *Natuurfocus*, 4 : 16-22.
- Raeymaekers J., Van Houdt J., Larmuseau M., Geldof S. & Volckaert F. (2007). Divergent selection as revealed by P_{ST} and QTL-based F_{ST} in three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) populations along a coastal-inland gradient. *Molecular Ecology*, 16 : 891-905.
- Reznick D.A., Bryga H. & Endler J.A. (1990). Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, 346 : 357-359.
- Ridley, M. (2004). *Evolution*. Third Edition. Blackwell Publishing, Oxford.
- Saccheri I., Kuusaari M., Kankare M., Vikman P., Fortelius W. & Hanski I. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, 392 : 491-494.
- Schlaepfer M.A., Runge M.C. & Sherman P.W. (2002). Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution*, 17 : 474-480.
- Soulé, M.E. (1980). Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (eds.), *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*, Sinauer, Sunderland (MA): 151-169.
- Thomas C.D., Bodsworth E.J., Wilson R.J., Simons A.D., Davies Z.G., Mussche M. & Conradt L. (2001). Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, 411 : 577-581.
- Thompson J.N. (Ed.) (2005) – *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, 443 pp.
- Triest L. & Mannaert A. (2006). The relationship between *Callitriche* L. clones and environmental variables using genotyping. *Hydrobiologia*, 570: 70-77.
- Urban M.C. & Skelly D.K. (2006) – Evolving metacommunities: toward an evolutionary perspective on metacommunities. *Ecology*, 87 : 1616-1626.
- Van de Meutter F., De Meester L. & Stoks R. (2007). Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. *Ecology*, in druk.
- Van Doorslaer W., Stoks R., Jeppesen E. & De Meester L. (2007). Adaptive micro-evolutionary responses to global warming in *Simocephalus vetulus*: a mesocosm study. *Global Change Biology*, 13 : 878-886.
- Van Houdt J., De Cleyn L., Perretti A. & Volckaert F. (2005). A mitogenic view on the evolutionary history of the Holarctic freshwater gadoid, burbot (*Lota lota*) *Molecular Ecology*, 14 : 2445-2457.
- Vellend M. & Geber M.A. (2005) – Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters*, 8 : 767-781.
- Yoshida T., Jones L.E., Ellner S., Fussmann G.F. & Hairston N.G. (2003). Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature*, 424 : 303-306.
- Willi Y., Van Buskirk J. & Hoffmann A.A. (2006). Limits to the adaptive potential of small populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 37 : 433-458.

Situering van enkele termen:

Dispersie: een ongerichte uitzwerping of verspreiding van organismen.

Genmigratie: beweging van genen tussen populaties te wijten aan een combinatie van dispersie gevolgd door succesvolle vestiging.

Kenmerkwaarde: fenotypische waarde voor een bepaald kenmerk (bv. lichaamslengte).

Neutrale markers: kenmerken die niet gerelateerd zijn aan fitness, en die dus voornamelijk inzicht geven in de historische elementen die een populatie hebben beïnvloed.

Fitness van een genotype: de relatieve bijdrage van dit genotype tot de volgende generatie (relatief ten opzichte van de bijdrage van andere genotypes).

Ecologisch relevante kenmerken: kenmerken die gerelateerd zijn aan de fitness van een organisme (i.e. zijn/haar bijdrage tot de volgende generatie); bv. ontwikkelingssnelheid, lichaamsgrootte, aantal nakomelingen, antipredatiegedrag, ...

Selectiedruk: een omgevingsfactor (bv. predatie, pollutie, parasitisme) die fitnessverschillen teweeg brengt tussen individuen met andere kenmerkwaarden (bv. antipredatiegedrag). Dit kan leiden tot verschuivingen in genetische samenstelling (op populatieniveau) en/of tot soortverschuivingen (op gemeenschapsniveau).

Metagemeenschap: set van lokale gemeenschappen waartussen er uitwisseling is van individuen door dispersie van de verschillende soorten

*L. De Meester,
S. Rousseaux,
W. Van Doorslaer,
C. Duvivier,
M. Jansen,
J. Vanoverbeke,
E. Decaestecker,
J. Mergeay,
R. Stoks,
S. Declerck*

*Laboratorium voor Aquatische Ecologie en
Evolutiebiologie, K.U.Leuven
Ch. Deberiotstraat 32, B-3000 Leuven
Tel. 016/32 37 08; Fax 016/32 45 75*

*Luc.DeMeester@bio.kuleuven.be
Sarah.Rousseaux@bio.kuleuven.be
Wendy.VanDoorslaer@bio.kuleuven.be
Cathy.Duvivier@bio.kuleuven.be
Mieke.Jansen@bio.kuleuven.be
Joost.Vanoverbeke@bio.kuleuven.be
Ellen.Decaestecker@bio.kuleuven.be
Joachim.Mergeay@bio.kuleuven.be
Robby.Stoks@bio.kuleuven.be
Steven.Declerck@bio.kuleuven.be*