



Spinnen in een ruimtelijke en evolutionaire context van natuurbeheer

In de lage landen komen ca. 700 soorten spinnen voor. Omwille van deze hoge soortenrijkdom en hun voorkomen in bijna alle terrestrische habitats is hun waarde als bio-indicator voor zowel habitatkwaliteit als menselijke verstoring wetenschappelijk sterk onderbouwd en daardoor voor natuurbeheer zeer waardevol (Maelfait et al., 2004). Iedere soort beschikt over specifieke habitatvereisten, zowel in relatie tot vochtigheid, beschaduwing, strooisel- en vegetatiestructuur, waardoor iedere verandering hierin zal leiden tot een verandering in het soortenspectrum.

Aangezien natuurbeheer direct inspeelt op deze parameters zal iedere vorm van natuurbeheer leiden tot een sterke differentiatie in de spinnensoortensamenstelling; als voorbeeld enkele case-studies in de Belgische kustduinen en langs de Grensmaas.

Algemeen kan gesteld worden dat het behoud van microvariatie in vegetatiestructuur en reliëf essentieel zijn voor de maximalisatie van de spinnensoortendiversiteit (Bink, 2010). Omdat de geografische verspreiding en zeldzaamheid van spinnen goed gedocumenteerd is, kunnen gepaste beheermaatregelen opgesteld worden ten behoeve van het behoud van zeldzame soorten door het creëren of optimaliseren van milieukwaliteit. Het hoeft echter geen betoog dat natuurbeheer steeds een kwestie is van keuzes maken volgens bepaalde vooraf gestipuleerde doelstellingen, en dat een gunstig beheer ten voordele van alle zeldzame soorten of verschillende taxonomische groepen zo goed als uitgesloten is. Soorten en soortengroepen reageren immers verschillend op specifieke ingrepen, waardoor een multi-

Dries Bonte, Kevin Lambrechts & Martijn Vandegehuchte

soortenaanpak en prioritering van acties zich opdringt (Root et al., 2003).

Sommige onderzoekers promoten het gebruik van bepaalde zeldzaamheidsindexen die zowel de mate van geografische verspreiding, habitatgebondenheid en soortenrijkdom combineren voor de priorisering van beschermingsacties (Leroy et al., 2012). Alhoewel deze aanpak een wetenschappelijke, objectieve onderbouwing suggereert, steunt ze nog steeds op een waarde-oordeel waarbij diversiteit versus specifieke aanwezigheid van soorten afgewogen wordt volgens toch wel subjectieve criteria.

In plaats van in te gaan op een beschrijving van de meest specifieke en bedreigde habitats voor spinnen en de manier waarop specifieke beheermaatregelen in bepaalde gebieden een effect hebben op soortendiversiteit, zullen we in deze bijdrage dieper ingaan op de ruimtelijke en evolutionaire context waarin het behoud van spinnen – maar bij uitbreiding ook andere soortengroepen – dient gekaderd te worden. We bespreken hier aan de hand van enkele case-studies uitgevoerd in de Belgische kustduinen en langs de Grensmaas op welke manier inzichten in levenswijzes en variatie in dispersievermogen van spinnen het natuurbeheer op zowel lokale als landschapsschaal kunnen sturen.

Veranderingen in milieukwaliteit filteren de spinnenfauna

Zoals eerder aangegeven zal iedere verandering in milieukwaliteit leiden tot een verandering in de aanwezige niches voor spinnen en dus de lokale diversiteit. Het monitoren van deze veranderingen is essentieel om de effectiviteit van natuurbeheer voor zogenaamde doelsoorten te kunnen volgen. We zouden echter willen beargumenteren dat het

Foto's 2A-B. Grindbanken langs de Grensmaas vormen een heel dynamisch habitat voor spinnen; zichten op typische oevers

belangrijker is te begrijpen waarom bepaalde soorten toenemen of verdwijnen, door de koppeling te maken met gemeenschapsbrede wijzigingen in levensgeschiedeniskenmerken (Lambrechts et al., 2008, 2009). Iedere soort wordt immers gekarakteriseerd door een set van kenmerken die gerelateerd is aan overleving, reproductie en verbreiding. Hierdoor zal iedere verandering in de milieukwaliteit steeds soorten met een bepaalde set van kenmerken bevoordelen ten opzichte van andere. Omdat deze kenmerken ook nog eens sterk met elkaar gekoppeld zijn via genetische correlaties zal natuurbeheer leiden tot een zogenaamde filtering van soorten op basis van hun kenmerken. Het begrijpen van deze veranderingen genereert belangrijke inzichten in de mechanismen waarop natuurbeheer soortendiversiteit beïnvloedt, en meer in het bijzonder tot het beter begrijpen welke maatregelen essentieel zijn om kansen voor soorten met een meer kwetsbare levensstrategie te maximaliseren. Via deze koppeling verkregen we inzichten in de manier waarop het verlies van zanddynamiek in de duinen (Bonte et al., 2006a) en overstromingsdynamiek langs de Grensmaas (Lambrechts et al., 2008) de spinnenfauna beïnvloedt. Zowel in de Nederlandse en Belgische kustduinen leidt een verlies van zanddynamiek tot een hogere soortenrijkdom van spinnensoorten in schrale graslanden. Zeldzame soorten zoals Grote panterspin (*Alopecosa fabrilis*), de Zandkrabspin (*Xysticus sabulosus*) of Duinwolfspin (*Pardosa monticola*) (foto's 1A-C) zijn zowel in dynamische als gestabiliseerde graslanden te vinden en typische kustsoorten zijn talrijker dicht bij zee (Bonte et al., 2004). Wanneer we echter de filtering van de soorten in functie van hun levensgeschiedenis onder de loep nemen, dan merken we duidelijk dat soorten van meer stuivende duingraslanden groter zijn, een langere ontwikkelingstijd en verlaagde dispersiecapaciteit kennen (fig. 1). Er komen tevens meer habitatspecialisten en gravende soorten voor. Graslanden gekenmerkt door een verhoogde zanddynamiek



Foto 1. Enkele soorten spinnen van schrale duingraslanden. A: Grote panterspin (*Alopecosa fabrilis*). B: Zandkrabspin (*Xysticus sabulosus*). C: Duinwolfspin (*Pardosa monticola*).

herbergen dus minder soorten spinnen, maar de aanwezige soorten hebben een tragere ontwikkeling, zijn minder mobiel en meer aangepast aan de lokale omgevingsomstandigheden. Deze kenmerken leiden tot een hogere mate van kwetsbaarheid waardoor een prioritering van het behoud van zanddynamiek essentieel is (Bonte et al., 2006a). Een gelijkwaardige kenmerkaanpak van spinnen op grindbanken langs de Grensmaas duidt tevens op de grote impact van de overstromingsfrequentie op deze kenmerken met in dit systeem grote, minder mobiele en meer kwetsbare wolfspinoorten geassocieerd met laagdynamische grindbanken (foto's 2A-D). Langs grindoevers zijn de meest kwetsbare soorten dus eerder geassocieerd met hoger gelegen banken, waardoor de bescherming hiervan als prioritair bestempeld moet worden (Lambeets et al., 2008).

Een gedetailleerde kennis van de levenswijze van de voorkomende soorten laat dus toe om prioritaire habitats- en soorten aan te

wijzen voor natuurbeheer, onafhankelijk van meer klassieke criteria zoals algemene soortenrijkdom.

Dispersievermogen en natuurbeheer

Uit voorgaande analyses blijkt duidelijk dat veranderingen in milieukwaliteit zullen leiden tot een sortering van soorten in functie van deze gradiënt en dat de verbreiding van soorten sterk beïnvloed wordt door deze veranderingen. In ruimtelijk gestructureerde populaties is verbreiding essentieel voor het behoud van de totale populatie, omdat op deze manier vacante habitatvlakken gekoloniseerd kunnen worden en lokaal uitsterven vermeden kan worden. Dit concept van metapopulaties is zonder twijfel één van de meest belangrijke voor het behoud van soorten in gefragmenteerde landschappen (Moilanen et al., 2009).

Omdat spinnen zich gemakkelijk kunnen verspreiden aan spindraden (zogenaamde ballooning) kan verwacht worden dat dispersielimitatie weinig relevant zal zijn. Echter, niet alle soorten spinnen beschikken over een even goed ontwikkeld dispersievermogen. Daarenboven treedt ballooning enkel op bij geschikte weersomstandigheden (warme, zonnige dagen in de lente en herfst) en omwille van gewichtsbepalingen enkel door de kleinere individuen. Deze vorm van verbreiding wordt voorafgegaan door het typische tiptoegegedrag waarbij spinnen zich naar boven in de vegetatie begeven (op weipalen of plantenstengels bijvoorbeeld), de poten strekken, achterlijf omhoog brengen en een spindraad produceren (foto's 3A-B). Bij ideale windomstandigheden laat de spin zich vervolgens meedrijven met de wind naar onbekende plaatsen. Het betreft dus een vorm van semi-passieve verbreiding, waarbij de spin geen controle heeft op het

traject en de landingsplaats. Dit breedingsgedrag kan onder laboratoriumomstandigheden bestudeerd worden.

Uit dergelijk onderzoek bleek dat de eerder genoemde gespecialiseerde graslandspinnen uit de duinen met een beperkte mate van habitatgebruik gekenmerkt worden door een laag dispersievermogen (Bonte et al., 2003a). Dit heeft als gevolg dat gespecialiseerde soorten minder gemakkelijk vacante habitatplekken zullen koloniseren en meer zullen ontbreken in geschikte habitatplekken. Variatie in langeafstandsdispersie via ballooning zal dus variatie in de lokale soortensamenstelling bepalen en vooral de aanwezigheid van al zeldzame soorten nog meer beperken. De variatie in ballooning tussen de verschillende soorten wordt toegewezen aan evolutionaire veranderingen, waarbij soorten die voorkomen in schaarse habitattypes tijdens hun evolutie grote kosten van dispersie ondervonden, omdat ze moeilijk geschikt habitat kunnen bereiken. Deze evolutionaire processen spelen zich echter ook af op het niveau van de soort, dus tussen populaties. Zo konden we opnieuw voor de Duinwolf-

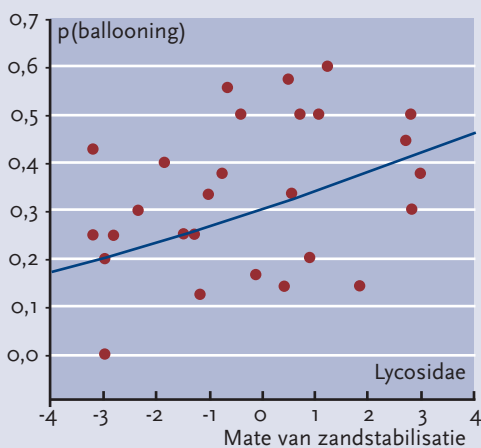


Fig. 1. Met toename van zandstabilisatie stijgt het gemiddelde dispersievermogen van de aanwezige soorten wolfspinnen (Lycosidae).

Foto's 2C-D. Grindbanken langs de Grensmaas vormen een heel dynamisch habitat voor spinnen. C: Grindwolfspin (*Arctosa cinerea*), D: Ruigewolfspin (*Pardosa agricola*) (foto's: R. Verlinde).



spin (Bonte et al., 2006b), maar ook de Schorrenwolfspin (*Pardosa purbeckensis*), vaststellen (Bonte et al., 2007) dat populaties die voorkomen op zeer geïsoleerde locaties een verlies in het dispersievermogen kenden. Dit betekent dat de evolutionaire geschiedenis van iedere populatie de mogelijkheden van het succes van herstelmogelijkheden zal bepalen. Het herstel van connectiviteit kan dus verwacht worden succesvoller te zijn bij populaties die recent geïsoleerd raakten van andere populaties dan bij deze die al langer geïsoleerd zijn.

Om na te gaan of de landschapsconfiguratie op zich ook de populatiestructuur van spinnen beïnvloedt werd de metapopulatiedynamica van de Duinwolfspin in kaart gebracht. Dit is een typische soort van open duingraslanden, waarvan restanten zich bevinden in een matrix van duinstruweel langs de Belgische westkust. Tijdens twee jaren werd het voorkomen in duingraslanden onderzocht en gerelateerd aan lokale habitatkwaliteit zoals bepaald door vegetatiehoogte, oppervlakte van de duingraslandfragmenten en de connectiviteit in functie van zowel ballooning als terrestrische (lopende) verbreiding (Bonte et al., 2003b). Het onderzoek toonde aan dat het voorkomen van de soort toeneemt bij een betere habitatkwaliteit en groter oppervlakte en connectiviteit via ballooning. Kolonisatiepatronen op korte termijn verliepen vooral via lopende verbreiding. Het succes van herstelmaatregelen op korte termijn zal dus vooral afhangen van connectiviteitsingrepen die plaatsvinden op kleine ruimtelijke schaal, terwijl vooral het herstel van habitatkwaliteit grootschaligere verspreidingspatronen zal beïnvloeden.

Ook voor de grindbankbewonende zuster-soort Ruigtewolfspin (*Pardosa agricola*) is het herstel van connectiviteit essentieel om het behoud te verzekeren. Deze soort is echter een slechte 'ballooner' en kan zich enkel lopend verplaatsen op en langs grindbanken. Uit onderzoek naar het voorkomen van deze soort langs de Grensmaas bleek, dat stroomopwaarts gelegen populaties recent waren uitgestorven en dus recent niet geher-

koloniseerd raakten (Lambeets et al., 2010). Genetische analyses van de verschillende bestaande populaties duiden echter niet op stroomafwaartse drift, maar op een duidelijke barièrefunctie van de rivier zelf waarbij de uitwisseling tussen populaties die steeds gescheiden waren door het rivierkanaal gelimiteerd was. We wijzen deze patronen toe aan het verlies van natuurlijke overstromingsdynamiek, waardoor grindbanken niet meer bereikt kunnen worden via lopende dispersie langs de bedding tijdens normale zomerdroogtes.

Door kennis over habitatkwaliteit en dispersievermogen van spinnen te analyseren kunnen knelpunten van biotopen op landschapsschaal duidelijk worden.

Impact genetische achtergrond van planten op spinnen als toppredatoren

Omwille van de trofische positie van spinnen, namelijk die van predator, kan verwacht worden dat wijzigingen in het prooiaanbod een belangrijke impact kunnen hebben op de soortendiversiteit van spinnen. Spinnen voeden zich vooral met herbivore insecten zoals sprinkhanen, bladluizen en cicaden en detritivoren zoals springstaarten. Ook de abundanties en soortenrijkdom van deze trofische groepen worden sterk beïnvloed door natuurbeheer, onder andere door veranderingen in strooiselaccumulatie, plantdiversiteit en vegetatiestructuur. Herbivoren kunnen echter ook beïnvloed worden door de introductie van genetisch vreemd plantenmateriaal waaraan ze niet aangepast zijn. Deze effecten kunnen zich dan verder manifesteren op hogere trofische niveaus, spinnen dus. In de duinen wordt omwille van natuurbeheer, maar vooral ten behoeve van de kustverdediging Helm (*Ammophila arenaria*) aangeplant voor stabilisatie van stuifzanden (foto 4). Wij toetsten in welke mate de genetische achtergrond van het plantmateriaal een impact heeft op het plantgeassocieerde voedselweb door grassen van verschillende oorsprong (en op gelijkaardige manier opgekweekt uit zaad) uit te planten in een duingebied aan de Belgische westkust (Westhoekreservaat WH) en op te volgen naar geassocieerde fauna (Vandegheuchte et al., 2012). Deze fauna bestaat voornamelijk uit geleedpotigen die zich in de pollen bevinden. Zoals blijkt uit figuur 2 is het gemiddeld aantal soorten spinnen sterk afhankelijk van de genetische oorsprong van de planten. Het aantal soorten daalt tevens met een toenemende genetische en geografische differentiatie van de populaties. Dit patroon volgt sterk het patroon van de herbivoren, waardoor zogenaamde bottom-up-controle aan-

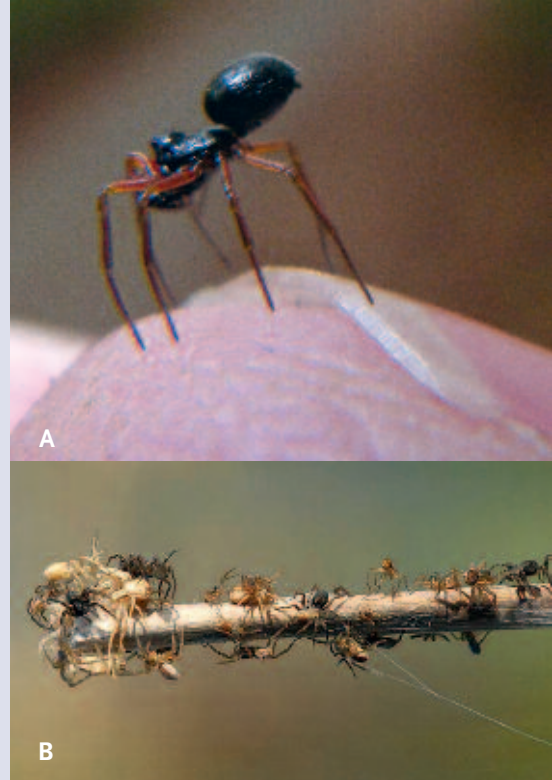


Foto 3. A. Een hangmatspin (*Erigone*) die zich voorbereidt op ballooning (tiptoege drag). B. Massale aggregatie van spinnen als voorbereiding voor dispersie bij overstromingen (foto's: Arabel databank).

nemelijk is. Introducties van plantgoed dienen dus bij voorkeur te gebeuren met streek-eigen materiaal, omdat effecten op geassocieerde fauna zich kunnen manifesteren tot op de hoogste trofische niveaus. Spinnen zijn als predatoren dus gevoelig voor subtiele veranderingen in het voedselweb.

Conclusie

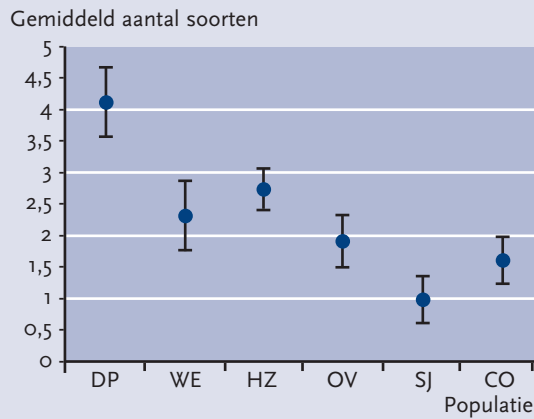
Op basis van voorgaande is het duidelijk dat de functionele diversiteit van spinnen sterk zal afhangen van wijzigingen in de milieuomstandigheden en de ruimtelijke context. Bestudering van spinnen geeft duidelijke aandachtspunten voor natuurbescherming. Door kennis van eigenschappen van deze soortenrijke groep met een hoge mate van soortgebonden specialisaties kunnen bijzondere biotopen geïdentificeerd worden en geprioriteerd worden bij bescherming of beheer. Door de mate van habitatbinding en verspreidingsvermogen te analyseren kunnen landschappelijke knelpunten herkend en aangepakt worden. Bovendien bleek dat spinnen door de hoge trofische positie uitstekende indicators zijn voor de (factoren die bepalend zijn voor de) stand van andere ongewervelden in een gebied.

Literatuur

- Bink, F., 2010. Ruimte voor Insecten: een nieuwe visie op insectenbescherming. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Bonte, D., N. Vandenbroecke, L. Lens & J.P. Maelfait, 2003a. Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented



Fig. 2. Het gemiddeld aantal soorten spinnen per genotype van Helmgraspollen. DP: lokale genotype; andere genotypes staan gerangschikt van meest (WE) tot minst (CO) verwant.



landscapes. *Proceedings of the Royal Society London, Series B.* 270: 1601-1607.

Bonte, D., L. Lens, J.P. Maelfait, M. Hoffmann & E. Kuijken, 2003b. Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolfspider. *Oecologia* 135: 227-233.

Bonte, D., P. Criel, L. Vanhoutte, I. Van Thourhout & J.P. Maelfait, 2004. The importance of habitat productivity, stability and heterogeneity for spider species richness in coastal grey dunes along the North Sea and its implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 13: 2119-2134.

Bonte, D., J.P. Maelfait & L. Lens, 2006a. Sand dynamics in coastal dune landscapes constrain diversity and life-history characteristics of spiders. *Journal of Applied Ecology* 43: 735-747.

Bonte, D., J. Vanden Borre, L. Lens & J.P. Maelfait, 2006b. Geographic variation in wolfspider dispersal behaviour is related to landscape structure. *Animal Behaviour* 72: 655-662.

Bonte, D., B. Bossuyt & L. Lens, 2007. Aerial dispersal plasticity under different wind velocities in a salt marsh wolf spider. *Behavioral Ecology* 18: 438-443.

Lambeets, K., M.L. Vandegehuchte, J.P. Maelfait & D. Bonte, 2008. Understanding shifts in assemblage structure of predatory arthropods on flooded river banks: a functional trait approach. *Journal of Animal Ecology* 77: 1162-1174.

Lambeets, K., J.P. Maelfait & D. Bonte, 2009.

Integrating environmental conditions and functional life-history traits for riparian arthropod conservation planning. *Biological Conservation* 3: 635-647.

Lambeets, K., P. Breyne & D. Bonte, 2010.

Spatial genetic variation of a riparian wolf spider *Pardosa agricola* (Thorell, 1856) on lowland river banks: the importance of functional connectivity in linear spatial systems. *Biological Conservation* 143: 660-668.

Leroy, B., J. Pétilion, R. Gallon, A. Canard & F.

Ysnel, 2012. Improving occurrence-based rarity metrics in conservation studies by including multiple rarity cut-offs. *Insect Conservation and Diversity* 5: 159-168.

Maelfait, J.P., L. Baert, D. Bonte, D. De Bakker, S. Gurdebeke & F. Hendrickx, 2004. The use of spiders as indicators of habitat quality and anthropogenic disturbance in Flanders, Belgium. In: F. Samu & D. Szinetar (eds): *European Arachnology 2002*: 129-141.

Moilanen, A., K.A. Wilson & H.P. Possingham (eds.), 2009. *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods & Computational Tools.* Oxford University Press, Oxford.

Root, K.V., H.R. Akçakaya & L.R. Ginzburg, 2003. A multi-species approach to ecological valuation and conservation. *Conservation Biology* 17: 196-206.

Vandegehuchte, M., E. de la Peña, P. Breyne & D. Bonte, 2012. Non-local genotypes of a resident grass species reduce invertebrate species richness. *Insect Conservation and Diversity* 5: 453-460.

Summary

Spiders in a spatial and evolutionary context of nature management

Spiders are well recognized bio-indicators for the evaluation of environmental change and nature management strategies. Because of their tight link with local biotic and abiotic factors, every change in environmental conditions will lead to shifts in species composition and diversity. Only by applying trait based approaches, a thorough understanding of the ongoing processes and vulnerability can be achieved. We demonstrate this concept for spider communities in dynamic coastal and riverine habitats with species inhabiting stressed habitats being large sized, slow developing, low mobile and specialist species. Increasing environmental heterogeneity will maximize species diversity, but the presence of species additionally depends on the landscape composition and evolutionary responses in dispersal ability. While species distribution patterns depend on the species long distance dispersal ability by ballooning, local population dynamics are more affected by short distance movements. Dispersal abilities are additionally constrained in already longtime isolation populations. Finally, spiders are as top predators sensitive to changes in prey composition and may serve as indicators for food web perturbations. We demonstrate that because of bottom-up effects, changes in plant genotypic composition can cascade up to the highest trophic levels and affect the abundance and species composition of spiders.

Foto. 4. Helmpollen van verschillende genetische oorsprong werden experimenteel aangeplant, waarna het geassocieerde voedselweb nauwkeurig werd opgevolgd (foto: Martijn Vandegehuchte).



Prof. dr. D. Bonte
Universiteit Gent
Vakgroep Biologie
K.L. Ledeganckstraat 35
B-9000 Gent, België
dries.bonte@ugent.be

Dr. K. Lambeets
Natuurpunt
Coxiestraat 11
B-2800 Mechelen, België
kevin.lambeets@natuurpunt.be

Dr. M. Vandegehuchte
Swiss Federal Institute for Forest
Snow and Landscape Research WSL
Zürcherstrasse 111
8903 Birmensdorf, Switzerland
martijnvandegehuchte@gmail.com