

Ecoducten: tussen noodzaak en nonsens

Habitatfragmentatie en -verlies is de belangrijkste oorzaak van biodiversiteitsverlies in Europa. Ecoducten worden ingezet om fragmentatie door wegen te mitigeren en gescheiden populaties weer genetisch te verbinden. Is dat wel efficiënt? In exploratieve simulaties blijken effecten van ecoducten beperkt tot de lokale omgeving. Het succes van een ecoduct staat of valt dus met een zeer doelgerichte inzet en een soortgerichte aanpak. In vele gevallen lijken ecoducten echter niet het meest efficiënte middel voor duurzaam behoud van populaties.

Begin 2014 telde Vlaanderen 16.318 hectare aan erkende natuurreservaten, tegenover meer dan 20.000 ha aan wegbermen. Nergens in Europa is de fragmentatie van natuur sterker (Jaeger et al., 2011).

Door fragmentatie worden populaties geïsoleerd. Vaak zijn ze onvoldoende groot om op zichzelf duurzaam te blijven bestaan. Herstel kan grosso modo op twee manieren gebeuren: via vergroten en verbinden. Bij vergroten maakt men de populatie zelf minder onderhevig aan toevalseffecten, via een kwalitatieve verbetering van het leefgebied (draagkracht verhogen) of via een vergroting van het leefgebied. Bij verbinden probeert men de verschillende populaties zodanig functioneel met elkaar te verbinden dat ze zich als een metapopulatie kunnen gedragen. De verbinding mitigeert dan de toevalseffecten op elke deelpopulatie. Dit laatste is de onderliggende redenering van de Europese politiek inzake groene infrastructuur (European Environmental Agency, 2014).

Ecoducten kunnen in principe helpen om versnipperde populaties weer te verbinden. Het staat intussen buiten kijf dat er dieren gebruik maken van ecoducten, maar de hamvraag is of deze ecoducten werkelijk in staat zijn om de verbondenheid te herstellen voor de soorten en populaties waarvoor ze bedoeld zijn en bijdragen aan hun duurzame behoud.

Binnen de toolbox van natuurbehoud zijn ecoducten een zeer specifiek middel voor een zeer specifieke problematiek, namelijk versnippering die veroorzaakt wordt door wegeninfrastructuur, en gericht op mobiele dieren.

Ecoducten vormen een polariserend onderwerp, niet in het minst omdat ze relatief duur zijn, en omdat het wetenschappelijk vaststellen van de impact fundamenteel verschilt van de meest gebruikte monitoring, zijnde turven van waargenomen soorten op een ecoduct. Het ontbreekt momenteel aan een duidelijk bewijs dat ecoducten efficiënt of zelfs noodzakelijk zijn (Corlatti et al., 2009; Lesbarrères & Fahrig 2012).

Hier probeer ik een objectieve kijk te geven op zin en onzin van ecoducten, specifiek gericht op herstel van genetische connectiviteit van populaties van doelsoorten.

We verbinden populaties, geen gebieden

De visie dat een brug, omdat ze groen is en tussen twee natuurgebieden ligt, zorgt voor een ecologische verbinding tussen de twee gebieden, is gekleurd door onze eigen, antropocentrische ervaring: wij kunnen erover wandelen, dus zal het ook wel oké zijn voor diertjes en plantjes. Maar dat is een denkfout. Immers, elke soort ervaart zijn omgeving op een andere manier. Een autostrade is voor sommige soorten wel en voor andere helemaal geen barrière. En niet voor alle soorten die deze autostrade als een barrière ondervinden is een ecoduct een verbinding. Om te weten of ecoducten voor een specifieke soort of groep soorten een oplossing kunnen vormen is het zaak om te achterhalen voor welke soorten ecoducten kunnen werken en voor welke niet, en onder welke ruimtelijke en landschappelijke condities ze functioneel zijn.

JOACHIM MERGEAY

Dr. J. Mergeay
Instituut voor Natuur- en
Bosonderzoek,
Gaverstraat 4, 9500
Geraardsbergen (België)
joachim.mergeay@inbo.be

Foto **Barend Hazeleger**
bvbeeld.nl. Ecoduct
Wolfhezerheide verbindt
de Wolhezer- met de
Doorwerthse heide met name
voor de bijzondere populatie
reptielen en amfibieën.

Een andere misser is dat dieren een ecoduct als een brug zouden zien om een barrière te overbruggen. Dieren zoeken niet noodzakelijkerwijs op een actieve manier een oversteekplaats. Een gladde slang die wegtrekt uit haar leefgebied en stuit op een autoweg gaat niet actief de autoweg langs op zoek naar een ecoduct om aan de overkant te geraken. In vele gevallen is het oversteken van een ecoduct een toevalstreffer, omdat het organisme toevallig in de goede richting migreert of zijn territorium daar ligt.

Foto **Marije Louwsma**.
Ecoduct Wolfhezerheide
zuidwestzijde.



De paradox van kleine populaties

Om toevalseffecten op genetische diversiteit te compenseren wordt algemeen aanvaard dat (onder ideale condities) deelpopulaties van een metapopulatie minstens één effectieve migrant per generatie moeten uitwisselen met een willekeurige andere deelpopulatie (Mills & Allendorf 1996). Onder die voorwaarde heeft elke deelpopulatie gemiddeld 80% van de genetische diversiteit van de totale populatie, worden de nadelige effecten van inteelt voorkomen, kunnen genetische varianten zich verspreiden doorheen populaties en is de genetische uitwisseling voldoende groot om het lokale verlies van genetische diversiteit te compenseren. Stel je hebt vijf deelpopulaties van 100 individuen elk. Per generatie hoeven dan slechts 5 individuen (1% van de totale populatie) te migreren naar een andere deelpopulatie, om aan bovenstaande voorwaarden te voldoen. Door versnippering van het leefgebied zou de totale metapopulatie uiteen kunnen vallen in 25 deelpopulaties van 20 individuen elk. Elke deelpopulatie moet nog steeds netto één migrant ontvangen om voldoende verbonden te zijn, waardoor er nu 25 migranten nodig zijn op 500 individuen (5%). Om zich nog steeds genetisch als een functioneel verbonden metapopulatie te gedragen, moet er dus vijfmaal meer migratie zijn tussen de deelpopulaties. Migratie is bovendien risicovol: een dier vertrekt uit zijn leefgebied en weet niet of het elders iets geschikts, laat staan iets beters, zal tegenkomen. Dispersiegedrag wordt dan ook bij veel soorten in gang gezet door overpopulatie die typisch pas optreedt wanneer de toestand (lokaal) zeer gunstig is (Sutherland *et al.*, 2002). Dispersiegedrag kan voorgesteld worden door een emmer die overloopt. De emmer loopt alleen over als hij vol is. En dat is nu juist niet het geval bij versnipperde kleine populaties. De dichtheden zijn er laag en er is dus weinig aansporing om te vertrekken, terwijl kleine po-

pulaties meer migratie nodig hebben dan grote populaties. Dat is de paradox van kleine populaties en maakt dat het veel moeilijker is om kleine populaties effectief met elkaar te verbinden, dan grote.

Effectmeting ecoduct

De manier waarop meestal wordt nagegaan of een ecoduct effect heeft, is het turven van soorten die het ecoduct gebruiken. Dat is eenvoudig, goedkoop, en na een paar maanden weet je het wel. Leren we hieruit dat ecoducten iets bijdragen aan herstel van populaties en gemeenschappen? We vergelijken niets (voor of na, hier of daar), dus kunnen we geen onderbouwde uitspraak doen. Even belangrijk als soorten die er wel worden waargenomen, zijn relevante soorten die geen gebruik maken van het ecoduct. En wordt de barrière dankzij het ecoduct beduidend meer overgestoken dan daarvoor? Was een ecoduct überhaupt de beste oplossing voor een bepaald versnipperingsprobleem? Er zijn studies die positieve effecten tonen (onder meer Sawaya *et al.*, 2014), maar door gebrek aan degelijke wetenschappelijke monitoring kunnen we niet in algemene termen bepalen of en wanneer ecoducten noodzakelijk dan wel onzinnig zijn (Corlatti *et al.*, 2009).

Lesbarrères & Fahrig (2012) als ook Van der Grift *et al.* (2013) geven een uitgebreid overzicht van de knelpunten in ecoductonderzoek. Om te weten of ecoducten een positief effect op biodiversiteit hebben (inclusief genetische diversiteit) is een wetenschappelijk uitgekende opzet nodig die onderscheidt maakt tussen toevallige en causale patronen. Een goed voorbeeld is het gerepliceerde BACI-design: *before*, *after*, *control*, *impact*, waarbij eerst de doelen worden vastgesteld. Het ecoduct moet leiden tot een vooraf bepaald herstel van de connectiviteit voor je doelsoorten. Voor deze soorten wordt nagegaan of de situatie na de aanleg van de weg (*after*) signi-

ficant verschilt van die voor de aanleg (*before*) en of er na de bouw een herstel is van de populatie in de omgeving van het ecoduct (*impact*) vergeleken met een populatie op een gelijkwaardige locatie zonder ecoduct (*control*). Door dit te herhalen over meerdere ecoducten en te volgen in de tijd kunnen systematische effecten van toevallige onderscheiden worden (replicatie). Via een power-analyse wordt van tevoren nagegaan op welke ruimtelijke schaal je moet monitoren, en hoe lang die monitoring moet worden volhouden (Lesbarrères & Fahrig 2012).

Ruimtelijke en temporele impact

Een essentiële vraag die tot nog toe grotendeels onbeantwoord is gebleven, is op welke ruimtelijke en temporele schaal we een positief effect van ecoducten mogen verwachten. Voorstanders verwachten dat ecoducten het verlies aan biodiversiteit ten gevolge van de versnippering herstellen. Maar hoe ver reikt dat effect? En hoe lang duurt het eer een effect merkbaar is? Langdurig empirisch onderzoek hieromtrent is weliswaar mogelijk, maar het beleid kan zich niet permitteren om te wachten op resultaten die zich misschien pas na 10,20 of zelfs 50 jaar van monitoring manifesteren. Tot dusver lijkt er geen algemeen positief effect waarneembaar te zijn (Corlatti *et al.*, 2009), behalve in situaties met extreme dichtheden van ecoducten (Sawaya *et al.*, 2014). Aan de hand van simulaties is het mogelijk om een beeld te krijgen van de theoretische impact van ecologische verbanden als ecoducten, zowel in de ruimte (hoe ver reikt het effect) als in de tijd (hoe lang duurt het eer een effect waarneembaar is).

Resultaten van simulaties

Zo'n beeld wordt verkregen door simulaties uit te voeren van de genetische structuur van verbonden populaties gekoppeld aan een bepaalde landschapsconfigura-



Foto **Barend Hazeleger** bvbeeld.nl. Omdat reptielen en amfibieën zich niet zo snel laten verstoren, mogen ook wandelaars via ecoduct Wolfhezerheide de A50 oversteken.

tie: een continu landschap zonder barrières (CONT), een landschap met in het midden een ondoordringbare lijn-vormige barrière (BARR), en een landschap met barrière die centraal opgeheven wordt door een ecoduct (PASS), zie Mergeay (2013) en kader voor details.

Uit deze simulaties blijkt dat enkel de populaties die direct grenzen aan het ecoduct een positief effect onder-vinden (figuur 2). Zij verschillen genetisch minder van elkaar (PASS) dan wanneer er geen ecoduct is (BARR), maar verschillen nog steeds meer dan de overeenkomstige populaties in het continue landschap (CONT). Er is dus een gedeeltelijke mitigatie van de barrière door het ecoduct. Dit verschil manifesteert zich al een beetje na twintig generaties, maar is overduidelijk na honderd generaties. Figuur 2 geeft het uiteindelijke resultaat weer na duizend generaties.

Simulaties

De simulaties in Mergeay (2013) veronderstellen heel wat vereenvoudigingen. Desondanks leiden ze tot een genetische populatiestructuur die overeenkomt met wat we waarnemen in empirisch onderzoek. De totale gesimuleerde populatie bestaat uit een dambord van 100 deel-populaties, centraal al of niet doorsneden door één auto-weg met of zonder ecoduct (figuur 1). Elke deelpopulatie is even groot ($N=10$ individuen) en wisselt gemiddeld 1,6 individuen uit met de vier aangrenzende populaties. De populaties beginnen met een willekeurige genetische samenstelling (geen genetische structuur) en gedurende 1.000 generaties wordt de verandering van de genetische samenstelling van de populaties gesimuleerd (genetische verarming in elke deelpopulatie, gecompenseerd door genetische aanrijking via de migratie vanuit naburige populaties en een beetje door mutaties). Doordat nabije populaties meer genen uitwisselen dan ver verwijderde populaties, ontstaat een genetische structuur van isolatie-door-afstand (Slatkin, 1993).

Na 20, 100 en 1.000 generaties berekenen we de genetische structuur, om na te gaan hoe groot het effect is van het ecoduct vergeleken met de twee controlescenario's. We herhalen dit 10 keer, en gaan na of we de effecten van de drie landschappen (BARR, PASS, CONT) van elkaar kunnen onderscheiden aan de hand van de genetische structuur. We vergelijken paren van populaties op verschillende afstanden van het ecoduct, de globale structuur binnen elke groep ten opzichte van de barrière, en de globale structuur tussen deze groepen.

Voor simulaties is 10 herhalingen niet veel, maar het geeft een beeld van wat je zou kunnen verwachten indien we via een BACI-design voor 10 verschillende ecoducten de genetische structuur van één soort in de tijd en in de ruimte zouden opvolgen.

De hoeveelheid migratie is zo gekozen dat in het conti-

nue landschap bij equilibrium elke populatie gemiddeld genomen 75% van de genetische diversiteit van de totale metapopulatie heeft ($F_{st} \approx 0.25$), en dat naburige populaties genetisch slechts matig verschillen van elkaar ($0.05 < F_{st} < 0.10$). Dit weerspiegelt de genetische structuur die voorkomt in genetische studies bij zoogdieren, amfibieën en reptielen, de meest typische doelgroepen voor ecoducten in de lage landen (onder meer Linnell *et al.*, 1998; Stevens *et al.*, 2006; Ursenbacher *et al.*, 2009; Dellicour *et al.*, 2011; Schön *et al.*, 2011).

Indien dit type simulaties wordt vertaald naar echte populaties, staat een vakje in het dambord gelijk aan de oppervlakte leefgebied waarbij gemiddeld 16% van de individuen gedurende zijn leven buiten het vakje migreert. Afhankelijk van de soort zal het gehele dambord van 10x10 vakjes een gebied voorstellen kleiner dan 10x10 kilometer voor de meeste reptielen en amfibieën, of 60x60 kilometer voor soorten als ree of marterachtigen.

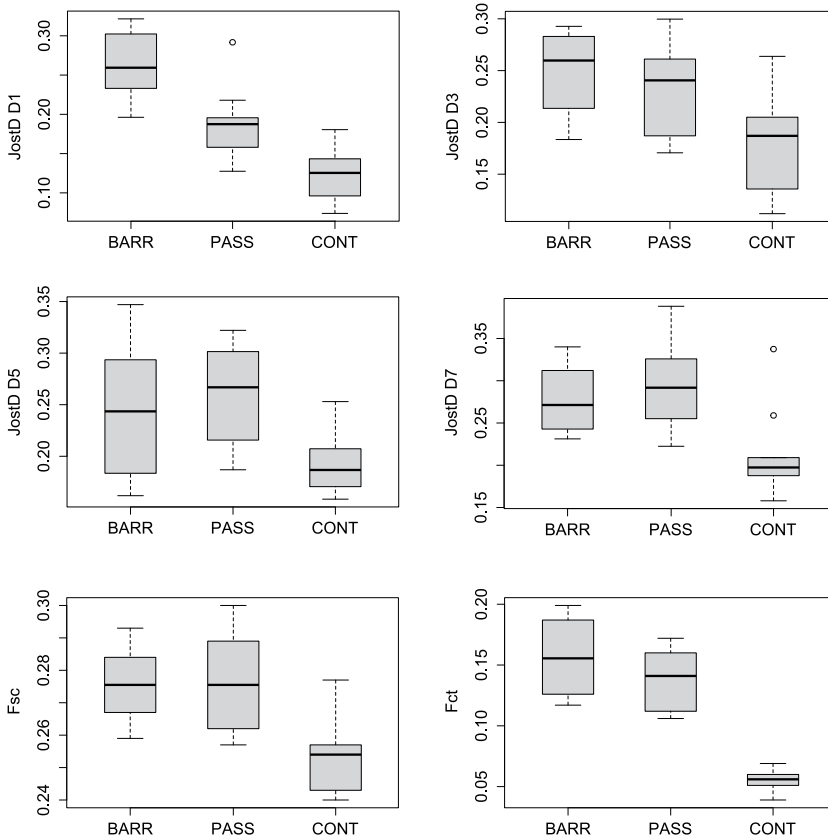
Bij de analyse van de simulaties houden we zowel rekening met de effecten in de tijd en in de ruimte. We gaan na hoe lang het duurt eer er een waarneembaar effect is op de twee groepen van deelpopulaties gescheiden door de barrière, en we meten ook op welke afstand van het ecoduct er een significant verschil is met de overige landschappen. De looptijd van de simulaties (1.000 generaties) is zo extreem lang om bij de PASS-situatie een evenwicht wat betreft migratiedrift te kunnen bereiken. Bij dit equilibrium is de genetische structuur gestabiliseerd en is het maximale potentiële effect van het ecoduct bereikt. In de BARR-situatie is de verwachte tijd tot het evenwicht bijna 5.000 generaties (zie Crow & Aoki 1984).

Noordzijde

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
101	102	103	104	105	106	107	108	109	110

Zuidzijde

Figuur 1 grafische voorstelling van de simulatie-opzet van Mergeay (2013), met aanduiding van de bemonsterde cellen in kleur. De middelste rij (cellen 51-60) is ononderbroken in het scenario CONT (geen barrière), en leeg bij scenario BARR (geen verbinding). In scenario PASS (ecoduct) is de metapopulatie Noord enkel via cel 56 verbonden met metapopulatie Zuid. Vier effectafstanden van het ecoduct worden in rekening gebracht, namelijk 1 cel verwijderd van het ecoduct (geel), 3 cellen (oranje), 5 cellen (rood) en 7 cellen (paars). Tussen cellen met dezelfde kleur wordt telkens een paarsgewijze vergelijking gemaakt van de genetische differentiatie zonder barrière, met barrière en met ecoduct. Voorts wordt getest of de genetische differentiatie tussen en binnen metapopulaties Noord en Zuid significant verschilt van elkaar naargelang het scenario.



Figuur 2 resultaten van 10 simulaties waarbij genetische structuur in drie landschappen (BARR, PASS, CONT) wordt vergeleken. Boxplots van paarsgewijze genetische differentiatie (JostD's) na 1.000 generaties op effectafstanden 1, 3, 5 en 7 (zie bijschrift figuur 1) van de ecologische verbinding tussen gebieden Noord en Zuid van de barrière (PASS), op de respectievelijke afstanden van dezelfde cel in de simulaties zonder verbinding (BARR) en zonder enige barrière (CONT), of van de genetische differentiatie binnen deelgebieden Noord en Zuid (F_{sc}) en tussen deelgebieden Noord en Zuid (F_{ct}). Boxplots geven (van onder naar boven) het minimum, het eerste kwartiel (onderrand box), de mediaan (zwarte lijn), het derde kwartiel (bovenrand box) en het maximum weer. Witte cirkeltjes geven uitschieters weer die buiten 1.5 maal de interkwartielafstand vallen.

Voor populaties die verder verwijderd zijn van het ecoduct lijkt het ecoduct echter een druppel op een hete plaat: zelfs na duizend generaties is er geen duidelijk verschil met BARR. Ook wanneer men de twee groepen van populaties vergelijkt als geheel (de populaties aan de ene zijde tegenover die aan de andere zijde van de weg, weergegeven door F_{ct}) heeft het ecoduct geen positief effect: de genetische structuur mét een ecoduct (PASS) verschilt niet merkbaar van die van een metapopulatie zonder ecoduct (BARR) maar wel van die van een continue populatie. Ook bij berekening van de genetische structuur binnen elke groep (F_{sc}) is er enkel een verschil met de continue, barrièreloze metapopulatie. Op de totale metapopulatie heeft een ecoduct slechts een zeer klein effect, zelfs na duizend generaties. Met andere woorden simulaties suggereren dat van ecoducten geen mirakels mogen worden verwacht en dat hun mitigerende effect slechts op lokale schaal optreedt.

Geheel onverwacht is deze conclusie niet. Maak even de denkoefening mee. Stel dat er bij een autoweg om de 50 kilometer één ecoduct zou komen van 50 meter breed (standaardbreedte), dan wordt versnippering nog altijd maar op 0.1% van de lengte gecompenseerd. Anders gesteld: gedurende negen uren per jaar wordt de autoweg virtueel opgeheven, gedurende welk tijdsvak organismen even vrij kunnen bewegen. Zou u dan een sterk positief effect verwachten? Positieve effecten krijg je wel wanneer een zeer hoge dichtheid aan ecoducten wordt aangelegd. De Trans-Canada Highway die het Banff National Park doorsnijdt is voorzien van 25 wildpassages over een afstand van 45 kilometer en voorziet inderdaad in een hoge mate van genetische connectiviteit voor zowel zwarte als bruine beer (Sawaya *et al.*, 2014).

Conclusie

Ecoducten zijn één van vele middelen voor doelgericht natuurbehoud. Simulaties geven aan dat ecoducten geen wondermiddel zijn voor ontsnippering, en dat het verwachte effect van een ecoduct in de ruimte waarschijnlijk beperkt is. Wanneer een ecoduct niet aansluit op de actie-radius van een bestaande populatie, is de kans groot dat de effectieve genmigratie veel lager ligt dan wat nodig is voor functionele connectiviteit. De exacte locatie lijkt dus zeer belangrijk. De ruimtelijke vrijheidsgraden om hun plaatsing succesvol te maken zijn beperkt, en moeten zeer goed afgestemd worden op de concrete doelen. Deze doelen moeten niet alleen a priori kwantitatief vastgelegd worden, maar er is ook degelijke studie nodig om na te gaan of die doelen effectief behaald worden. Het gebrek aan degelijk wetenschappelijk onderbouwde studies die causaliteit van anekdotiek kunnen onderscheiden en een kwantitatief oordeel kunnen bieden van de efficiëntie van ecoducten, blijft schrijnend.

Literatuur

- Corlatti, L., K. Hacklaender & F. Frey-Roos, 2009.** Ability of wildlife overpasses to provide connectivity and prevent genetic isolation. *Conservation Biology* 23: 548-556.
- Crow, J. F. & K. Aoki, 1984.** Group selection for a polygenic behavioral trait: estimating the degree of population subdivision. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81: 6073-6077.
- Dellicour, S., A. Frantz, M. Colyn, S. Bertouille, F. Chaumont & M.C. Flamand, 2011.** Population structure and genetic diversity of red deer (*Cervus elaphus*) in forest fragments in north-western France. *Conservation Genetics* 12: 1287-1297.
- European Environment Agency, 2014.** Spatial analysis of green infrastructure in Europe. EEA Technical Report N° 2/2014. Luxembourg, Publications Office of the European Union.
- Grift, E.A. van der, R. van der Ree, L. Fahrig, S. Findlay, J. Houlahan, J.A.G. Jaeger, N. Klar, L.F. Madrinan & L. Olson, 2013.** Evaluating the effectiveness of road mitigation measures. *Biodiversity and Conservation* 22: 425-448.
- Jaeger, J.A.G., T. Soukup, L.F. Madriñán, C. Schwick & F. Kienast, 2011.** Landscape fragmentation in Europe. Copenhagen, Denmark. Joint EEA-FOEN report.
- Lesbarrères, D. & L. Fahrig, 2012.** Measures to reduce population fragmentation by roads: what has worked and how do we know? *Trends in Ecology & Evolution* 27: 374-380.
- Linnell, J.D.C., K. Wahlström & J.M. Gaillard, 1998.** From birth to independence: birth, growth, neonatal mortality, hiding behaviour and dispersal. In: R. Andersen, P. Duncan and J.D.C. Linnell (eds.). *The European Roe Deer: The Biology of Success*. Oslo. Scandinavian University Press: 257-283.
- Mergeay, J., 2013.** Voorstel tot genetische monitoring van de effectiviteit van het ecoduct Kempengrens. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2013 (INBO.R.2013.9). Brussel. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. <http://www.inbo.be/files/bibliotheek/39/244339.pdf>
- Mills, L.S. & F.W. Allendorf, 1996.** The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology* 10: 1509-1518.
- Sawaya, M.A., S.T. Kalinowski & A.P. Clevenger, 2014.** Genetic connectivity for two bear species at wildlife crossing structures in Banff National Park. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20131705.
- Schön, I., A. Raepsaet, B. Goddeeris, D. Bauwens, J. Mergeay, J. Vanoverbeke & K. Martens, 2011.** High genetic diversity but limited gene flow in Flemish populations of the crested newt, *Triturus cristatus*. *Belgian Journal of Zoology* 141: 3-13.
- Slatkin, M., 1993.** Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47:264-279.
- Stevens, V.M., C. Verkenne, S. Vandewoestijne, R.A. Wesselingh & M. Baguette, 2006.** Gene flow and functional connectivity in the natterjack toad. *Molecular Ecology* 15: 2333-2344.
- Sutherland, W.J., J.A. Gill & K. Norris, 2002.** Density-dependent dispersal in animals: concepts, evidence, mechanisms and consequences. In J.M. Bullock, R.E. Kenward & R.S. Hails, (eds.). *Dispersal Ecology: 42nd Symposium of the British Ecological Society*. Oxford, UK. Blackwell Science: 134-151.
- Ursenbacher, S., J.C. Monney & L. Fumagalli, 2009.** Limited genetic diversity and high differentiation among the remnant adder (*Vipera berus*) populations in the Swiss and French Jura Mountains. *Conservation Genetics* 10: 303-315.