

Speeding up the snail's pace: bird-mediated dispersal of aquatic organisms

Proefschrift Casper van Leeuwen – Radboud University Nijmegen/Netherlands Institute of Ecology

Samenvatting

Het vermogen van soorten om zich in het landschap te verplaatsen is voor hun voortbestaan op de lange termijn essentieel. Door de continue dynamiek die in de meeste habitats op aarde plaatsvindt, is het noodzakelijk dat een soort zich óf aanpast óf steeds opnieuw verplaatst binnen en naar geschikte gebieden. De meeste planten en dieren zijn hiertoe goed in staat. Veel soorten kunnen natuurlijke barrières overbruggen door middel van eigen voortbeweging. Indien een dergelijke adaptatie ontbreekt maken ze voor hun verplaatsing gebruik van vectoren als wind, water of dieren. Voor aquatische organismen, waarvan ook wel gesteld wordt dat ze op “eilanden in een zee van land” leven, is het land tussen watergebieden de belangrijkste barrière voor verdere verspreiding. Omdat veel aquatische soorten het vermogen missen om zichzelf efficiënt over land voort te bewegen, is onderzoek naar passieve verspreiding van deze soorten door vectoren tussen watergebieden interessant en belangrijk.

Het onderwerp van dit proefschrift is geïnspireerd door Darwin, die 150 jaar geleden als eerste suggereerde dat watervogels mogelijk belangrijke verspreidingsvectoren voor aquatische plantenzaden en kleine organismen zijn. Watervogels vliegen snel en in grote aantallen tussen vergelijkbare watergebieden, en zouden daarbij kleinere organismen kunnen meenemen. Verspreidbare, levensvatbare delen van planten of dieren, collectief *propagules* geheten, kunnen, na opname in het spijsverteringsstelsel van vogels worden meegenomen (intern transport of endozoöchorie), of gehecht aan hun snavels, poten of tussen hun veren (extern transport of ectozoöchorie). Dit proefschrift begint met een meta-analyse van intern transport, gevolgd door experimenten die intern en extern transport van met name zoetwaterslakken onder de loep nemen. Vervolgens worden genetische analyses gebruikt om de effecten van verspreiding door vogels op populatieniveau vast te stellen.

De meta-analyse, beschreven in **Hoofdstuk 2**, geeft een overzicht van alle publicaties in de literatuur over intern transport van macro-evertebraten en zaden van zoetwaterplanten door watervogels. Deze analyse laat zien dat ten minste 17 soorten Anatidae (eenden, ganzen en zwanen) en Rallidae (rallen, koeten en waterhoentjes) ten minste 39 soorten macro-evertebraten en 97 soorten plantenzaden via hun spijsverteringsstelsel verspreiden. Gemiddeld bevat eenderde van alle uitwerpselen van watervogels één, maar vaak ook meerdere, intacte propagules. Eenderde van deze propagules is daadwerkelijk levensvatbaar en kan zich dus na transport mogelijk in een nieuw gebied vestigen. Door de literatuurgegevens samen te voegen hebben we een model kunnen maken waarmee berekend kan worden hoeveel propagules door vogels tussen watergebieden worden verspreid. Dit model geeft aan dat een vogel gemiddeld wel vijf levensvatbare propagules verspreidt gedurende een vlucht van 100 kilometer, en nog één propagule gedurende de daaropvolgende 200 km. Dit kan tot grote verspreidingsafstanden leiden als vogels lange rechtlijnige vluchten maken, zoals tijdens de trek. We beschouwen dit hoge aantal propagules en het wijde taxonomische scala aan soorten die door intern transport verspreid kunnen worden als een gevolg van de verteringsinefficiëntie van vogels. Als vogels hun energieopname in de tijd maximaliseren in plaats van de verteringsefficiëntie zelf, dan kunnen ze door met een lagere efficiëntie verteren van meer voedsel toch een hogere energie opnamesnelheid behalen in dezelfde periode. Dit verklaart waarom de gemiddelde vogel een verteringsefficiëntie van ongeveer 70 in plaats van 100 procent heeft, en waarom het voor vele kleine organismen mogelijk is door vogels verspreid te worden in hun maag-darm kanaal.

Zelfs aquatische slakken (Gastropoda) kunnen a dit mechanisme een passage door het verteringsstelsel van vogels overleven. Eén van vier soorten slakken die we experimenteel aan Wilde eenden (*Anas platyrhynchos*), i.e. het Wadslakje *Hydrobia (Peringia) ulvae* (Hydrobiidae) hebben gevoerd, overleeft een verblijf in het maagdarmkanaal tot wel vijf uur (**Hoofdstuk 3**). Dit impliceert een mogelijke maximale verspreidingsafstand van meer dan 300 kilometer. Aquatische slakken zijn aan diverse omgevingsfactoren en extreme milieucondities aangepast, maar het is niet bekend of ze ook speciale adaptaties hebben voor transport door endozoöchorie. Dit geeft nogmaals aan dat transport door vogels een wijdverspreid fenomeen is en zelfs voorkomt in soorten zonder speciale adaptaties voor endozoöchorie. Endozoöchorie-experimenten waarbij men de potentiële verspreidingsafstand van propagules wil meten, worden in het algemeen met dieren in rust uitgevoerd. Onder natuurlijke condities zijn vectoren zoals vogels echter in beweging zodat ook daadwerkelijk de propagules verspreiden. Deze fysieke activiteit zou

de verteringssnelheid en efficiëntie kunnen beïnvloeden. In **Hoofdstuk 4** hebben we daarom het effect van activiteit van vectoren (Wilde eenden) op hun verteringsefficiëntie en de mogelijke verspreidingsafstand van propagules bestudeerd. We vergeleken zwemmende eenden met drijvende eenden (rustend in het water) en met eenden die op het droge rusten (vergelijkbaar met de meeste eerdere experimenten). De retentietijden van gevoerde plastic markers waren bij zwemmende eenden een uur korter dan bij op het droge rustende eenden, en bij de drijvende eenden een half uur korter dan bij op het droge rustende eenden. Dit betekent dat de afstanden waarover propagules worden verspreid, door dieren met een hoger metabolisme waarschijnlijk korter zullen zijn dan die in het algemeen met rustende dieren in kooien zijn bepaald. Dit principe geldt voor vogels maar waarschijnlijk ook voor zoogdieren, en kan gelden voor zowel aquatische als terrestrische dieren. Een kortere retentietijd bij actieve dieren impliceert niet alleen een kortere verspreidingsafstand, maar ook een hogere overleving van propagules in het spijsverteringsstelsel omdat een kortere retentietijd ook verminderde schade aan de propagules opleverd. Toen we plastic markers van verschillende grootte voerden, vonden we de kleinere sneller terug dan de grotere. Dit geeft aan dat kleinere zaden en diertjes een hogere overlevingskans hebben dan de grotere, maar ook over een kortere maximale verspreidingsafstand zullen worden vervoerd.

Vogels kunnen dus vele aquatische planten en dieren via hun maag-darmkanaal verspreiden, maar er zijn er ook veel aanwijzingen dat propagules aan de buitenkant van het lichaam van vogels meeliften. Een serie van elkaar aanvullende experimenten geeft aan dat aquatische slakken fysiologisch geschikter zijn voor ectozoöchorie dan voor endozoöchorie (**Hoofdstuk 5**). Slakken plakken makkelijk aan veren, poten en snavels van wilde eenden, en kunnen door middel van opdrogende modder tot wel 8 uur aan de snavels van eenden blijven zitten. Alle slakkensoorten die we hebben getest, overleefden gemakkelijk 48 uur zonder water, ruim voldoende voor het meeliften over langere afstanden. Tezamen geven deze experimenten aan dat niet alleen intern maar ook extern transport door vogels een verklaring kan zijn voor de vaak wereldwijde verspreiding van veel slakkensoorten. Experimenten met vliegende vogels waarbij onderzocht wordt of slakken en andere propagules ook daadwerkelijk aan vliegende vogels blijven vastzitten, zijn interessante vervolgstudies.

Hoewel experimenten belangrijke informatie leveren over de potentie van slakken en andere propagules om door vogels getransporteerd te worden, tonen deze niet direct aan dat dit in natuurlijke situaties ook daadwerkelijk gebeurt, of dat het een proces is dat op metapopulatie-niveau effect heeft. Daarom hebben we de verspreiding van aquatische slakken ook met genetische technieken onderzocht. We hebben ons daarbij geconcentreerd op twee soorten: de Puntige blaashoornslak (*Physa acuta*, Physidae) en de Leverbotslak (*Galba truncatula*, Lymnaeidae). Verspreiding op kleine schaal, d.w.z. van enkele tientallen kilometers, hebben we uitgezocht met de puntige blaashoornslak, een invasieve slak van Noord-Amerikaanse oorsprong. Deze soort komt voor in vele geïsoleerde, droogvallende poeltjes in Parque Nacional de Doñana, Zuid-Spanje. Microsatellietanalyses van slakken uit deze poeltjes en uit een nabijgelegen rijstveld geven aan dat slakken in dit systeem door meerdere vectoren verspreid worden (**Hoofdstuk 6**). De genetische analyses ondersteunen het idee dat slakken door zowel waterconnecties, vogels als grote grazende zoogdieren verspreid worden. Meerdere dispersievectoren zijn waarschijnlijk samen verantwoordelijk voor de wijde verspreiding van deze soort over de wereld, en voor zijn succes als invasieve soort.

De mogelijke verspreiding van slakken door vogels op de schaal van duizenden kilometers wordt behandeld via verspreidingsgegevens en de fylogenetische positie van de Leverbotslak (**Hoofdstuk 7**). De Leverbotslak is een belangrijke vector voor trematoden (parasieten die o.a. de leverbotziekte bij het vee veroorzaken) en leeft thans op zowel het Euraziatische, Afrikaanse als Noorden Zuid-Amerikaanse continent. De verspreidingsgegevens van deze soort geven aan dat hij op ten minste 14 eilanden en in 14 hooggebergtes is aangetroffen. Het vermogen van deze slak om zulke afgelegen gebieden te koloniseren, en overeenkomsten tussen haar wereldwijde verspreiding en de migratieroutes van watervogels, ondersteunen beide het idee dat vogels vectoren zijn voor deze slakken. Een fylogenetische analyse geeft aan dat de leverbotslakken in Europa een Amerikaanse oorsprong hebben, wat suggereert dat slakken zelfs na de scheiding van de Euraziatische en Amerikaanse continenten nog tussen deze continenten zijn uitgewisseld. Mogelijk hebben vogels hierbij een rol gespeeld en zowel de slakken als hun parasieten op continentale schaal verspreid.

Dit proefschrift ondersteunt het idee dat vele aquatische planten en evertibraten door watervogels

verspreid kunnen worden. Dit verspreidingsmechanisme heeft zowel op kleine schaal alsook grote schaal potentiële effecten. De door vogels veroorzaakte verspreiding van soorten draagt daarbij zowel bij aan de overleving van die soorten als aan de biodiversiteit in watergebieden en kan bovendien aquatische soorten helpen veranderende milieuomstandigheden zoals klimaatverandering te overleven. In het laatste hoofdstuk van dit proefschrift (**Hoofdstuk 8**) plaatsen we de verspreiding door vogels in een groter perspectief door deze te vergelijken met verspreiding door andere natuurlijke vectoren in aquatische systemen. Vogels verspreiden kwantitatief minder propagules dan wind en water, maar blijken als vector veel doelgerichter te zijn dan deze alternatieve mechanismen omdat de getransporteerde propagules een relatief grote kans hebben in geschikte watergebieden terecht te komen. Vogels vliegen snel en in grote aantallen over land, zeeën en oceanen, die anders daadwerkelijk onoverbrugbare barrières zouden vormen als de soorten alleen afhankelijk zouden zijn van andere vectoren en verbinden daarmee vergelijkbare gebieden waarin propagules een hoge kans hebben om zich te kunnen vestigen. Het feit dat vogels daarbij bijdragen aan de biodiversiteit in aquatische gebieden geeft nogmaals aan hoe belangrijk het is deze dieren te beschermen.