



Foto 1. Mannetje Huismus op het erf van een boerderij (foto: J. Mergeay).

Genetische verbondenheid en diversiteit bij Huismussen: van het platteland naar de stad

Carl Vangestel,
Joachim Mergeay
& Luc Lens

Huismussen nemen dramatisch af in West-Europa. Vooral stedelijke populaties raken meer en meer versnipperd en worden kleiner.

Zijn deze recente veranderingen reeds voelbaar in de genetische structuur en diversiteit van stedelijke populaties, en leidt dit tot een genetische verarming in stedelijke populaties ten opzichte van het platteland en groenere stadsranden?

Of vormen stadsmussen en boerenmussen één pot nat?

Oorzaken van achteruitgang

De Huismus (*Passer domesticus*, foto 1) was tot voor kort een zeer algemene broedvogel in West-Europa. De eerste afname van de soort werd duidelijk op het platteland gedurende de jaren 1960, waar deze gepaard ging met de intensivering van de landbouw. Efficiëntere oogstmethodes, een toename van monoculturen en verlies aan kleine landschapselementen waren hiervoor verantwoordelijk. Momenteel is de situatie gestabiliseerd op het platteland. Suburbane gebieden, groene stadsranden met tuinen en hagen, vertonen tot nu toe nauwelijks teke-

nen van afname (De Laet & Summers-Smith, 2007). In steden daarentegen wordt sinds 1980 een achteruitgang van meer dan 75%, lokaal zelfs tot 90%, waargenomen.

Omtrent de drijvende krachten achter deze stedelijke afname is zeer weinig geweten. Tal van hypothesen zijn naar voren geschoven, waaronder het verlies van 'source-sink-dynamiëken' (toevoer vanuit bronpopulaties naar ontvangende populaties maar niet omgekeerd), verhoogde predatiedruk, vervuiling en schadelijke effecten van elektromagnetische golven uitgezonden door zendmasten. Geen enkele van deze hypothesen is al duidelijk bewezen of weerlegd. Momenteel wordt het best wetenschappelijk gefundeerde argument voor de teloorgang van de Huismus geleverd door onderzoekers aan de Universiteit van Leicester. Zij kwamen tot de vaststelling dat het 2de en 3de broedsel van Huismussen in sterk verstedelijkte gebieden vaak mislukte, maar niet in meer landelijke gebieden. De verhoogde mortaliteit bij de stedelijke pulli was te wijten aan verhongering, veroorzaakt door een gebrek aan ongewervelden, cruciaal als voedsel tijdens de eerste levensdagen van een Huismus (Peach et al., 2008). Naar alle waarschijn-

lijkheid zal niet zozeer één factor bepalend zijn, maar zal veeleer een complexe combinatie van factoren verantwoordelijk zijn voor de achteruitgang van de Huismus in stedelijke gebieden (Wilson, 2004). Ondanks dat Huismussen net als andere zangvogels in staat zijn om relatief grote afstanden af te leggen, zijn ze extreem sedentair: uit vangst-hervangstsonderzoek met pootringen blijkt dat ze van jaar tot jaar een uitgesproken plaatstrouw vertonen aan de broedkolonie. In steeds kleinere en meer geïsoleerde stedelijke populaties heeft dit mogelijk een verlaging van de genetische uitwisseling tussen populaties tot gevolg, met een verhoogde inteelt in kleine kolonies, en daaraan gekoppelde gevolgen voor fitness, en een verder negatief effect (extinctiespiraal).

Stad en platteland: één pot nat of niet?

Het verschil in timing en progressie van de afname op het platteland tegenover steden, gecombineerd met het sterk sedentaire karakter van Huismussen, maakt dat vele onderzoekers veronderstellen dat landelijke huismussenpopulaties enerzijds en suburbane/urbane populaties anderzijds twee onafhankelijke vrijwel geïsoleerde 'entiteiten' vormen. Deze visie staat in

schril contrast met de resultaten van Heij (1985) die in zijn studie concludeerde dat het voortbestaan van zowel urbane als rurale populaties sterk afhankelijk was van de toevoer van migranten vanuit suburbane populaties. Bovendien werd in ander onderzoek weinig genetische differentiatie gevonden tussen huismussenpopulaties in afwezigheid van grote barrières, zoals bijv. meren (Fleischer et al., 1984; Kekkonen et al., 2010). Hier dient echter wel de beperkingen van dit type genetische studies in rekening gebracht worden (kader 1). Bovendien werden in al deze studies populatiedynamieken onderzocht die dateerden van vóór de achteruitgang van de Huismus, terwijl recente gegevens hieromtrent tot op heden volledig ontbreken.

Uitwisseling tussen populaties?

In het verleden vertoonden Huismussen een duidelijk continue distributie van populaties en werden migranten uitgewisseld via een 'stapsteen-mechanisme',

Kader 1. Genetische differentiatie en verband met migratie

In nagenoeg alle ecologisch onderzoek is men vroeg of laat geïnteresseerd in demografische gegevens: populatietoename, -afname, migratie e.d. In de praktijk is het vaak zeer moeilijk of arbeidsintensief om dit in natuurlijke populaties te onderzoeken. Deze processen laten echter wel hun sporen na in de genetische samenstelling van populaties en individuen. Een klassiek genetisch paradigma is dat populaties die veel genetische uitwisseling kennen genetisch gelijkaardig zullen zijn (Wright, 1951). Dit kan theoretisch gestaafd worden, maar hangt wel af van een evenwichtssituatie tussen input van allelen door migratie en verlies ervan door genetische drift (migratie-drift-evenwicht). Men kan dit principe zelfs gebruiken om het aantal migranten per generatie te bepalen aan de hand van de genetische differentiatie (F_{st}), tenminste onder de voorwaarde van migratie-drift-evenwicht, dat beide populaties even groot zijn, enz. (Whitlock & McCauley, 1999). De wiskundige afleiding is dat $F_{st} = 1/(4Nm+1)$ bij migratie-drift-evenwicht, met N de populatie-

grootte en m het relatieve aandeel migranten in de populatie. Nm is dan het aantal migranten per generatie. De één-migrant-per-generatiereguleer voor behoud van verbondenheid tussen populaties is hierop gebaseerd. Als er één migrant per generatie is, is de genetische differentiatie bij evenwicht 20%, wat als matige differentiatie wordt beschouwd. Een groot probleem rijst als genetische differentiatie wordt gebruikt als een maat voor gemiddelde genetische uitwisseling zonder rekening te houden met het migratie-drift-evenwicht. Bij een populatie die in tweeën splitst en geen uitwisseling meer kent, zullen de twee populaties als gevolg van genetische drift steeds meer verschillen, tot ze volkomen verschillend zijn bij migratie-drift-evenwicht (fig. A). De snelheid waarmee dit gebeurt hangt echter af van de grootte van beide populaties (fig. A), en van het aandeel migranten per generatie. Genetische differentiatie is immers niet enkel een functie van migratie (m), maar ook een functie van tijd (aantal generaties t), van populatiegrootte (N), en ook van

waarbij dispersie tussen kernpopulaties mogelijk was via kleine tussenliggende eenheden (stapstenen) (Kekkonen et al., 2010). Wanneer omstandigheden veranderen en minder gunstig worden, zijn het juist deze kleinere eenheden die het eerst verdwijnen en het voordien sterk verbonden landschap transformeren in een formatie van nog meer gescheiden, geïsoleerde 'eilanden', een patroon dat we tegenwoordig voornamelijk in het stedelijke milieu kunnen aanschouwen (Shaw et al., 2008). Hoewel het onderscheid in België tussen platteland en stad steeds diffuser is geworden als gevolg van een rommelige ruimtelijke ordening, zijn tussenliggende stapstenen voor huismussen, zoals houtkanten en hagenrijen op het platteland enerzijds, en stadstuinjes, groene stroken en lokale ruigtes in steden ander-

zijds, sterk in aantal afgenomen. We verwachten dat een lagere densiteit aan kolonies de uitwisseling van individuen beperkt, daar men verwacht dat voornamelijk minder mobiele soorten, zoals de Huismus, zeer gevoelig zijn voor dergelijke wijzigingen in 'landschapsconfiguraties' (Hole, 2001). Schattingen van genetische verbondenheid in een dynamisch landschap kunnen dan ook sterk variëren doorheen de tijd, en tot nog toe ontbreekt elke informatie over de huidige toestand (ná de achteruitgang) van deze soort langsheen een rurale-urbane gradiënt.

Doel van de studie

In deze studie focussen we op 1) de relatie tussen mate van verstedelijking en genetische diversiteit en 2) kleinschalige genetische populatiestructuur langsheen een ver-

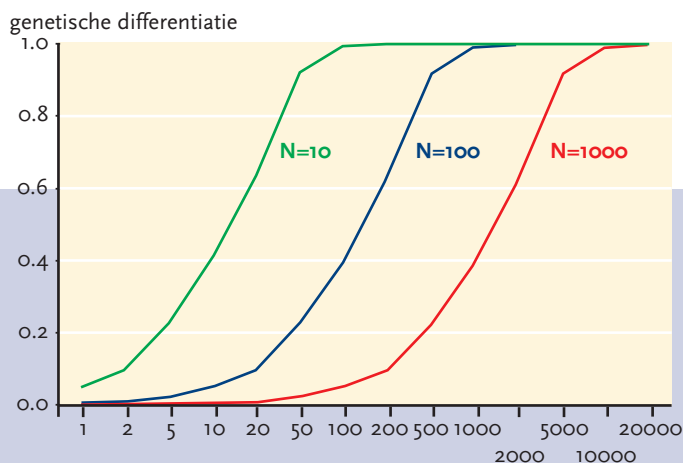
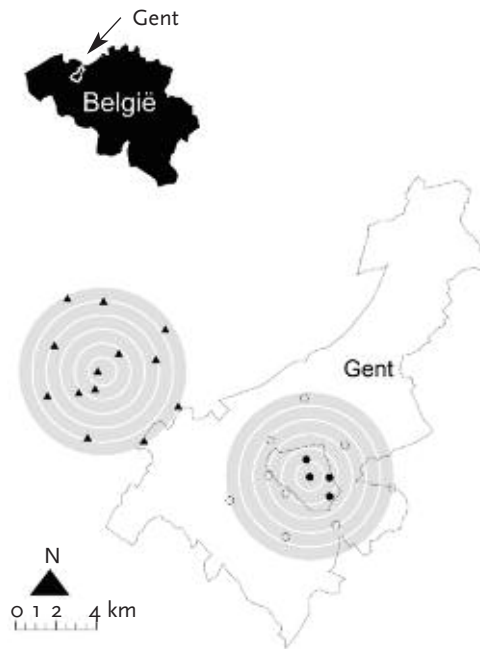


Fig. A. Genetische differentiatie in functie van de tijd na opdeling van één populatie in twee gescheiden populaties zonder migratie. Hoe groter populaties zijn, hoe langer het duurt eer differentiatie voltooid is en een evenwicht wordt bereikt. Bij een populatiegrootte van 10 wordt dit slechts na ca 100 generaties bereikt. Bij een grootte van 1000 is dit zelfs pas na ca 10000 generaties. Dit is omdat genetische drift trager verloopt in grotere populaties. In zeer grote populaties wordt het migratie-drift-evenwicht zelfs nooit in realiteit bereikt.

(gemeenschappelijke dan wel gescheiden) afkomst. Honderd generaties na opsplitsing van één populatie in tweeën zonder migratie, is de genetische differentiatie in populaties van 10, 100 en 1000 individuen respectievelijk 0,994, 0,394 en 0,048. Wie dan bovenstaande formule voor migratie zou gebruiken, zou verkeerd besluiten dat in het eerste geval er 0,0014 migranten per generatie zijn, in het tweede geval 0,38 en in het derde geval 4,9 migranten per generatie.

Genetische differentiatie op zich zegt niets over de processen die deze verschillen tot stand hebben gebracht, en dat is net wat men moet trachten te achterhalen. Zonder voorkennis van de geschiedenis van de beschouwde populaties zegt genetische differentiatie dus zeer weinig over de hoeveelheid migratie, tenzij je weet hoe ver ze zich van hun migratie-drift-evenwicht bevinden. Een kritische blik op genetische gegevens is dus nodig om misverstanden te voorkomen.

Fig. 1. Ligging van de bemonsterde populaties. Het paneel in de linker bovenhoek toont de ligging van het onderzoeksgebied binnen België. De centrale figuur illustreert de ligging van de urbane (gevulde cirkels), suburbane (open cirkels) en rurale (gevulde driehoeken) populaties waarvan DNA stalen bemonsterd werden (binnenste contour duidt de binnenring rond het stadscentrum van Gent aan – de buitenste contour begrenst de stad Gent en omliggende deelgemeentes).



stedelijingsgradiënt. Dit laat ons toe om na te gaan of stedelijke populaties al dan niet genetisch verarmd zijn ten opzichte van rurale en suburbane populaties, om na te gaan of urbane populaties genetisch verschillen van andere populaties, en of er steun is voor de hypothese dat urbane en rurale populaties afhangen van continue instroom van migranten uit suburbane populaties.

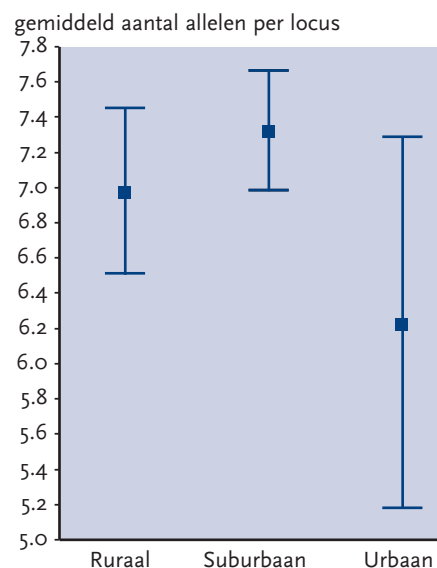
Methodologie

Huismussenpopulaties werden bestudeerd in en rond het centrum van Gent (België) en in een landelijke regio nabij Zomergem (12 km ten noordwesten van Gent). Met behulp van digitale software (Arcgis versie 9.2.) werd een raster (cellen van 300m x 300m) over deze zones geprojecteerd en kwantificeerden we de mate van verstedelijking binnen elke cel als de ratio tussen oppervlakte bebouwing en de oppervlakte van een cel (9 ha). Deze ratio's varieerden van 0 tot 0,10 (rurale locaties), 0,11 tot 0,30 (suburbaan) en meer dan 0,30 (urbaan). Binnen dit interval werden 26 willekeurige populaties geselecteerd (13 rurale, 9 suburbane en 4 urbane; fig. 1) waarvan met behulp van mistnetten 30 adulte Huismussen (15 vrouwtjes/15 mannetjes) werden gevangen. Lichaamsveren werden verzameld voor DNA-analyses en vervolgens werd de genetische samenstelling van elk individu bepaald met behulp van 16 microsatelliet-merkers.

Genetische diversiteit en differentiatie

Urbane populaties hadden een significant lagere genetische diversiteit (gemiddeld aantal allelen per locus) dan suburbane huismussenpopulaties (Mann-Whitney U test $p=0.034$; fig. 2). Het verschil in geneti-

sche diversiteit tussen rurale en suburbane populaties was kleiner en net niet significant ($p=0.072$; fig. 2). Dit patroon stemt overeen met de eerder vermelde maar intussen gestabiliseerde populatie-afname op het platteland, een sterke voortdurende afname in de stad en een stabiele eerder gunstige situatie in suburbane gebieden. Wanneer we populaties van dezelfde urbanisatiegraad als één geheel beschouwen, zien we dat er nagenoeg geen genetische differentiatie is tussen de groep van urbane, suburbane en rurale populaties: de genetische differentiatie D was minimaal 0,0055 (suburbaan-urbaan) en maximaal 0,0110 (ruraal-urbaan) op een schaal van nul tot één. D is een wiskundig verbeterde maat van F_{st} (kader 1), maar is vergelijkbaar te interpreteren (Jost, 2008). Wanneer we dit interpreteren in het licht van migratie zou men kunnen denken dat er veel genetische uitwisseling is tussen het urbane, rurale en suburbane gebied, omdat er nagenoeg geen genetische diffe-

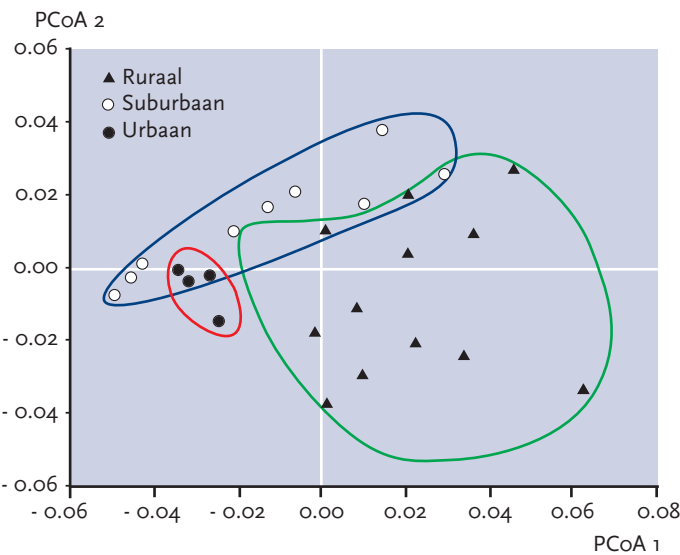


rentiatie is (kader 1). Als we echter naar genetische differentiatie tussen populaties kijken binnen één urbanisatiegraad, dan stellen we vast dat die ruim een grootte-orde hoger lag, en grootst was tussen de rurale populaties onderling ($D=0,14$), iets kleiner was tussen de urbane populaties onderling ($D=0,12$) en het kleinst was tussen de suburbane populaties onderling ($D=0,10$). Moest er effectief veel genetische uitwisseling zijn tussen deelpopulaties, dan zouden deze waarden van dezelfde grootte-orde moeten zijn als deze tussen de urbanisatiegraden. Dit contrast geeft dus aan dat genetische drift sneller diversiteit in de afzonderlijke populaties doet verliezen dan dat door genetische uitwisseling kan gecompenseerd worden. Dat de genetische differentiatie tussen de suburbane populaties het kleinst was, lag in de lijn van de verwachtingen: in grotere en stabielere populaties is genetische drift zwakker, waardoor genetische differentiatie trager verloopt (kader 1). Dat ze in het rurale gebied groter is dan in het urbane, ligt waarschijnlijk aan de grotere ruimtelijke spreiding van de rurale populaties (fig. 1): immers, hoe verder ze van elkaar liggen, hoe kleiner de kans op genetische uitwisseling, en hoe hoger de verwachte genetische differentiatie. De urbane populaties, daarentegen, lagen wel dicht bij elkaar, maar vertoonden een hogere genetische differentiatie onderling dan de verder uiteen gelegen suburbane populaties. Dit bevestigt dat hun effectieve populatiegroottes kleiner zijn, omdat genetische drift sterker is in kleine populaties, en dus sneller tot genetische differentiatie leidt (kader 1).

Fig. 2. Genetische diversiteit per urbanisatieklasse, weergegeven als het gemiddeld aantal allelen per locus, en de standaardafwijking hierop. Verschillen tussen urbane en suburbane populaties waren statistisch significant, en geven een verlies van genetische diversiteit in urbane populaties weer.



Fig. 3. Principale Coördinaten Analyse waarbij de twee weergegeven PCoA-assen 52% van de totale variatie in paarsgewijze populatie-differentiatie (D) verklaren. Gekleurde lijnen onderscheiden de grenzen tussen de drie groepen, en geven aan dat er weinig overlap is tussen rurale en (sub)-urbane populaties.



Een clustering-analyse van de genetische variatie tussen populaties met een Principaal Coördinaten Analyse (PCoA) toont dat urbane populaties dichterbij lagen dan rurale en suburbane populaties (fig. 3).

Deze figuur toont ook dat er een lichte scheiding waar te nemen is tussen de rurale populaties enerzijds, en de suburbane en urbane populaties anderzijds. Dit viel te verwachten uit de ruimtelijke ligging van de populaties en hun urbanisatiegraden (fig. 1), maar het geeft ook aan dat er meer uitwisseling is tussen rurale populaties onderling dan tussen rurale en de meer verstedelijkte populaties. Een significante correlatie van de genetische afstand (differentiatie) tussen populaties en hun ruimtelijke afstand ($r=0,19$, $p=0,001$) bevestigt dit verder. Op zich niet verbazingwekkend, maar het geeft weerom een indicatie dat er minder migratie is op deze kleine ruimtelijke schaal (enkele kilometers) dan men van een vogel verwacht.

Conclusies

Op basis van de huidige genetische diversiteit en structuur lijkt het dat de recente achteruitgang in de Gentse stadsregio reeds een merkbaar gevolg heeft gehad op de genetische diversiteit, hoewel het verschil nog niet zeer groot is. Desalniettemin kan men verwachten dat genetische differentiatie tussen populaties in de toekomst zal toenemen, met name in de urbane, als

gevolg van een gestage hoge genetische drift en een gebrek aan voldoende genetische uitwisseling.

Uitgaande van het sterke verschil in achteruitgang op het platteland, stadsrand en stadskern werd de hypothese geformuleerd dat Huismussen in deze drie groepen aparte evolutionaire eenheden vormen. Deze stelling kunnen we met deze gegevens niet ondersteunen. De aanwezige genetische structuur, binnen en tussen populaties, verwerpt bovendien de hypothese dat de Huismussen van Gent en omgeving een panmictische populatie vormen. Huismussen zijn echter wel gestructureerd in afzonderlijke kleine populaties met slechts een beperkte mate van genetische uitwisseling tussen de populaties.

Literatuur

- Fleischer, R.C., P.E. Lowther & R.F. Johnston, 1984.** Natal dispersal in House sparrows - possible causes and consequences. *Journal of Field Ornithology* 55: 444-456.
- Heij, C.J., 1985.** Comparative ecology of the House sparrow *Passer domesticus* in rural, suburban and urban situations. Proefschrift, Vrije Universiteit Amsterdam, Alblasterdam, Kanters.
- Hole, D., 2001.** The population ecology and ecological genetics of the House sparrow *Passer domesticus* on farmland in Oxfordshire. Doctoral Thesis, Edward Grey Institute of Field Ornithology, Department of Zoology, Oxford University, Oxford.
- Jost, L., 2008.** G(ST) and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology* 17: 4015-4026.
- Kekkonen, J., P. Seppa, I. Hanski, H. Jensen, R.A. Vaisanen & J.E. Brommer, 2010.** Low genetic differentiation in a sedentary bird: house sparrow population genetics in a contiguous landscape. *Heredity*: 1-8.
- Laet, J. De & J.D. Summers-Smith, 2007.** The status of the urban House Sparrow *Passer domesticus* in North-Western Europe: a review.

- Journal of Ornithology* 148: S275-S278.
- Peach, W.J., K.E. Vincent, J.A. Fowler & P.V. Grice, 2008.** Reproductive success of house sparrows along an urban gradient. *Animal Conservation* 11: 493-503.
- Shaw, L.M., D. Chamberlain & M. Evans, 2008.** The House Sparrow *Passer domesticus* in urban areas: reviewing a possible link between post-decline distribution and human socio-economic status. *Journal of Ornithology* 149: 293-299.
- Whitlock, M.C. & D.E. McCauley, 1999.** Indirect measures of gene flow and migration: $F_{ST} \neq 1/(4Nm + 1)$. *Heredity* 82: 117-125.
- Wilson, A., 2004.** The decline of the House sparrow. *British Birds* 97: 417-419.
- Wright, S., 1951.** The genetical structure of populations. *Annals of Human Genetics* 15: 323-354.

Summary

Genetic diversity and connectivity in House sparrows across an urbanization gradient

During the last decades House sparrows have shown steep population declines for reasons that are not yet fully understood. The difference in timing, magnitude and progress of decline and the highly sedentary nature of House sparrows have led to the general belief that urban and rural populations comprise two distinct and independent units and hence call for separate conservation strategies. Here we analyze 26 House sparrow populations with respect to neutral genetic diversity along an urban-rural gradient. Analyses revealed lower levels of genetic diversity in urban populations compared to the surrounding suburban populations. Genetic differentiation among populations was larger than among urbanization classes. This indicates that genetic drift in populations is the main source of genetic differentiation, and that migration rates are lower than expected from a bird, even at a scale of a few kilometers. There was no support for an urban-rural dependency or other source-sink dynamics.

C. Vangestel, Prof.dr. L. Lens
Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie
Departement Biologie
Universiteit Gent
K.L. Ledeganckstraat 35
9000 Gent
België

Dr. J. Mergeay
Onderzoeksgroep Genetische Diversiteit
Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek
Gaverstraat 4
9500 Geraardsbergen
België



(foto: C. Vangestel)