

Samenvatting

Het doel van deze studie is inzicht te verkrijgen in de effecten van menselijk landgebruik op de soortensamenstelling en patronen van diversiteit en endemisme van plantengemeenschappen in Centraal Afrikaanse regenbossen. Menselijk landgebruik leidt in deze regio tot grootschalige habitatdegradatie. De meest wijdverspreide vormen van landgebruik zijn selectieve houtkap en zwerfandbouw. Inzicht in de lange termijn effecten van deze landgebruiken op plantengemeenschappen zal bijdragen aan de vaststelling van effectieve beschermingsmaatregelen en duurzame vormen van landgebruik.

Verstoringsen zijn doorgaans relatief kortstondige gebeurtenissen die een hoge afname van biomassa tot gevolg hebben en veranderingen veroorzaken in de samenstelling van populaties, gemeenschappen en ecosystemen. Individuele planten en soorten verschillen in hun capaciteit om vrijgekomen ruimte en hulpbronnen te benutten. Dientengevolge kunnen verstoringen leiden tot al dan niet tijdelijke veranderingen in soortensamenstelling en diversiteit. Het meest voorkomende verstoringsregime in grote delen van het Afrikaanse regenbos is kleinschalige opening van het kronendak door vallende takken en bomen (*gap-phase dynamics*). Grootschalige verstoringen zoals landverschuivingen, vulkanische activiteit en veranderingen in de loop van rivieren zijn zeer zeldzaam geweest gedurende de laatste paar duizend jaar. Daarom zijn de nu aanwezige soorten waarschijnlijk in hoge mate aangepast aan een verstoringsklimaat dat gekenmerkt wordt door frequente kleinschalige verstoringen. Analoog aan de natuurlijke dynamiek van bossen kunnen menselijke ingrepen gezien worden als verstoringen. Door mensen in gang gezette verstoringen zijn echter in het algemeen grootschaliger, frequenter en intensiever dan natuurlijke verstoringen. Daardoor kan menselijk landgebruik leiden tot langdurige veranderingen in soortensamenstelling en diversiteit van plantengemeenschappen.

Het veldwerk voor de studies beschreven in dit proefschrift is uitgevoerd in het onderzoeksgebied van het Tropenbos-Cameroon Programma (TCP), een laagland regenbosgebied van 2000 km² in het zuiden van Kameroen (3°N, 10°E). Voor dit onderzoek is vegetatie geïnventariseerd in proefvlakken van 625 m² (25 x 25 m). Deze proefvlakken bevonden zich in ongestoord bos, onder openingen in het kronendak (*gaps*) veroorzaakt door selectieve houtkap van respectievelijk 5, 14 and 27 jaar geleden, en in verlaten akkers van 10-20, 30-40 and 50-60 jaar oud. In de proefvlakken zijn alle groeivormen van terrestrische vaatplanten geïnventariseerd. Het totale geïnventariseerde oppervlak was 10.1 ha. Aan de identificatie van planten is hoge prioriteit gegeven en in totaal zijn bijna

11 000 planten verzameld en ter identificatie voorgelegd aan specialisten. Het verzamelde plant materiaal is opgeslagen in de herbaria van Wageningen (onderdeel van Nationaal Herbarium Nederland) en Kribi (IRAD/Tropenbos). Ongeveer 75% van de planten zijn tot soortsniveau gedetermineerd terwijl daarnaast ongeveer 20% systematisch is gecategoriseerd als morpho species. In totaal zijn nu 1264 (botanische) soorten bekend van het gebied, waaronder 261 soorten met een verspreiding beperkt tot het laagland regenbos van Lower Guinea (Nigeria - Gabon), waarvan 51 soorten alleen voorkomen in het regenbos van Kameroen.

Tropische regenbossen worden vaak beschouwd als onaangetast door mensen. In *hoofdstuk 2* wordt de verstoringsgeschiedenis geanalyseerd van 16 ha structureel complex, soortenrijk en ogenschijnlijk ongestoord bos (data afkomstig van TCP bosbouw project). De voorkeur van soorten voor specifieke milieus voor verjonging langs een verstoringsgradiënt (van grootschalige verstoring in verlaten akkers, naar gaps en in gesloten bos), is vergeleken met de huidige soortensamenstelling van het bos (bomen met diameter op borsthoogte ≥ 10 cm). In negen van de 16 hectare percelen hadden oudere (grotere) bomen een voorkeur voor verjonging in verlaten akkers, terwijl de jongere bomen een preferentie hadden voor verjonging onder een volledig gesloten kronendak of onder bescheiden gaten in het kronendak. Deze resultaten geven aan dat deze negen proefvlakken eens zijn blootgesteld aan grootschalige verstoringen. Geschat is dat de verstoring 300-400 jaar geleden heeft plaatsgevonden. Het patroon van gestoorde en ongestoorde gebieden, de hoge frequentie van houtskool in de bosbodem en anthropologische data suggereren dat mensen verantwoordelijk zijn geweest voor deze verstoringen. Gebieden met een signatuur van grootschalige verstoring in het verleden waren op grotere schaal soortenarmer dan historisch ongestoorde gebieden. De resultaten geven aan dat de huidige bossamenstelling en diversiteit nog steeds historisch landgebruik weerspiegelt.

Buiten beschermde gebieden worden de bossen in Centraal Afrika in steeds grotere mate blootgesteld aan houtexploitatie en conversie naar landbouwgronden. Als gevolg van deze activiteiten worden secundaire bossen steeds belangrijkere elementen in het Centraal Afrikaanse landschap. In *hoofdstuk 3* wordt verslag gedaan van de mate van bosherstel na deze vormen van landgebruik, speciaal met betrekking tot het herstel van de natuurwaarden van plantengemeenschappen. De resultaten geven aan dat bosherstel in exploitatie gaps en verlaten akkers redelijk snel is en in veel opzichten ook verbazend compleet. Een opvallende uitzondering was echter het herstel van soorten met een beperkte geografische verspreiding in oude akkers. We vonden dat zelfs na zestig

jaar de proportie Lower Guinea endemen (verspreiding beperkt tot laagland regenbos van Nigeria - Gabon) in oude akkers nog steeds lager was dan in ongestoorde bossen. Gezien het snelle herstel van alle andere vegetatiekenmerken (onder andere soortenrijkdom en floristische compositie), concluderen we dat desondanks secundaire bossen kunnen bijdragen aan het behoud van biodiversiteit bijvoorbeeld als bufferzones rond beschermde bosgebieden.

In *hoofdstuk 4* wordt het onderzoek naar het relatieve belang van lokale en regionale processen voor soortensamenstelling tijdens successie nader beschreven. Lokale processen hebben betrekking op het vermogen van soorten om succesvol te concurreren met andere soorten, en om predatie en ziekte te voorkomen. Regionale processen hebben betrekking op dispersie en kolonisatie. Processen uit beide categorieën worden aangedragen als verklaringen voor de typisch hoge soortenrijkdom in tropische regenbossen. Om inzicht te krijgen in het relatieve belang van lokale en regionale processen zijn de vegetaties met een vergelijkbare verstoringsgeschiedenis maar in verschillende landschapsmozaïeken met elkaar vergeleken. Het ene landschapsmozaïek bestond voornamelijk uit bos (ten dele verstoord door selectieve houtkap), terwijl het andere werd gedomineerd door secundaire vegetatie als gevolg van intensief gebruik voor landbouw. De resultaten geven aan dat lokale processen vooral belangrijk zijn in de jonge stadia van successie, terwijl regionale processen met name belangrijk worden in de latere successie stadia. Er zijn echter grote verschillen tussen verschillende groeivormen. Regionale processen bepalen in hoge mate de bossamenstelling voor wat betreft de grote boomsoorten (maximale hoogte ≥ 15 m). Een vergelijkbaar maar kleiner regionaal effect werd waargenomen bij kleine boomsoorten (maximale hoogte 3-15 m) en struiksoorten. Lokale processen waren daarentegen verantwoordelijk voor de samenstelling van terrestrische kruiden. Lianen en niet-houtige klimmende soorten waren in het algemeen wijdverspreide generalisten en een klein aantal soorten werd aangetroffen in alle landschappen en in alle successiestadia. Door de verschillen tussen de groepen soorten is het voor het vaststellen van effectieve beschermingsmaatregelen nodig om inzicht te hebben in de processen die bepalend zijn voor de verjonging van soorten met een hoge natuurwaarde (e.g. endemische soorten). Met een eenvormige gebiedsgerichte aanpak zal hoogstwaarschijnlijk onvoldoende rekening kunnen worden gehouden met de specifieke kwetsbaarheid van deze soorten voor de gevolgen van habitatdegradatie en habitatfragmentatie.

Het algemene gebrek aan gedetailleerde informatie over patronen van biodiversiteit in tropische regenbossen bemoeilijkt een strategische planning van natuurbescherming in ernstige mate. De voortgaande degradatie van bossen in tropische gebieden maakt dat beschermingsprioriteiten snel vastgesteld moeten worden en dat daarom optimaal gebruik moet worden gemaakt van alle bronnen van informatie. De directe vergelijking van gegevens met betrekking tot biodiversiteit is echter problematisch als gebieden op verschillende manieren zijn geïnventariseerd. In *hoofdstuk 5* wordt een aanzet gegeven om methodologisch verschillende biodiversiteit assessments met elkaar in overeenstemming te brengen. De meest belangrijke factoren die de vorm en positie van de soort - oppervlak curve bepalen bij inventarisaties gebaseerd op steekproeven zijn: (1) grootte van het totale gebied waarin de observaties zijn gemaakt, (2) de ruimtelijke spreiding van de observaties, (3) de proportie van het totale gebied dat daadwerkelijk is geïnventariseerd, e.g. door middel van proefvlakken, (4) de proportie van het totale aantal individuen in het geïnventariseerde gebied waaraan observaties zijn gedaan, en (5) de proportie van de bemonsterde individuen dat succesvol op naam kon worden gebracht. Door middel van computersimulaties hebben we een inschatting kunnen maken over de gevolgen van de inventarisatie 'incompleteheid' op het aantal waargenomen soorten en het aantal endemische soorten. Daarvan afgeleid zijn gebiedsspecifieke reductiefactoren bepaald welke tot doel hebben de soort - oppervlak relatie te reconstrueren uit incomplete datasets. Om deze methode te testen zijn de datasets van vier inventarisaties van hetzelfde laagland regenbosgebied met elkaar vergeleken. De gebruikte inventarisaties waren (1) een vegetatiekartering op schaal 1:100 000, (2) een gedetailleerde botanische assessment (alle individuen), (3) een incomplete botanische assessment (10% individuen), en (4) herbarium collecties. Door te corrigeren voor de beperking(en) van de verschillende inventarisaties voor de vijf boven genoemde methodische aspecten werden de uitkomsten van de vier methoden zeer vergelijkbaar. De eerste resultaten suggereren dat het mogelijk is om soort - oppervlak relaties te reconstrueren uit incomplete datasets als de belangrijkste factoren van de methoden statistisch beschreven kunnen worden. Deze studie geeft een opzet hoe het gebruik van verschillende bronnen van informatie geoptimaliseerd kan worden voor het vaststellen van natuurbeschermingsprioriteiten in tropische regenwoudgebieden.

In *hoofdstuk 6* wordt een overzicht gegeven van de belangrijkste gevolgen van menselijk landgebruik op plantendiversiteit in Centraal Afrikaanse regenbossen. Regenbossen zijn zeer dynamisch op alle schalen van ruimte en tijd. De huidige soortensamenstelling en diversiteit is een afspiegeling van de cumulatieve biogeografische geschiedenis. Om

inzicht te krijgen in de huidige patronen van diversiteit en om voorspellingen te doen over de gevolgen van menselijk ingrijpen moeten de karakteristieken van zowel de huidige als de historische verstoringen worden beschouwd. De biotische en abiotische processen die de diversiteit bepalen variëren met de schaal van organisatie van biologische en ecologische systemen (d.w.z. gemeenschap, ecosysteem, landschap, regio). Menselijk handelen heeft invloed op al deze niveaus van organisatie. Als gevolg van grootschalige bosdegradatie, bosfragmentatie en de voorspelde klimaatsveranderingen zal de soortensamenstelling van Centraal Afrikaanse regenbossen in de nabije toekomst zeer waarschijnlijk veranderingen ondergaan. Natuurbescherming moet zich met name inzetten om de overlevingskansen van endemische soorten en soorten met beperkte verspreiding te vergroten. In het licht van de huidige ecologische inzichten en de onzekerheid betreffende de te verwachten klimaatsveranderingen lijken investeringen in grote netwerken van beschermde gebieden op hun plaats. Bovenal is het onwaarschijnlijk dat beheer gericht op de duurzame productie van hout ook voldoende zal zijn voor de instandhouding van de karakteristieke plantendiversiteit, tenzij verstoringen tot een absoluut minimum kunnen worden beperkt. De verwachte vergroting van seizoensverschillen in combinatie met bosfragmentatie en minder dichte kronendaken door bosbouwkundige ingrepen zal waarschijnlijk leiden tot een sterke toename van pioniersoorten, terwijl soorten met hoge natuurwaarde waarschijnlijk zullen afnemen. Om de effectiviteit van beschermingsmaatregelen te vergroten is inzicht nodig in de mechanismen die soorten en bos-systemen kwetsbaar maken voor menselijke verstoringen, inclusief klimaatsveranderingen.