



## Doctoral Thesis

# Patterns of movement and genetic variation in fragmented populations of a flightless bush cricket, *Pholidoptera griseoptera*

**Author(s):**

Diekötter, Tim

**Publication Date:**

2004

**Permanent Link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-005011743> →

**Rights / License:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

DISS. ETH NO. 15770

**PATTERNS OF MOVEMENT AND GENETIC VARIATION  
IN FRAGMENTED POPULATIONS OF A FLIGHTLESS  
BUSH CRICKET, *PHOLIDOPTERA GRISEOPTERA***

A dissertation submitted to the  
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY ZURICH  
for the degree of  
Doctor of Natural Sciences

presented by

**TIM DIEKÖTTER**  
Dipl. Biol. Philipps Universität Marburg  
born 22 July 1973  
Germany

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. P. J. Edwards, examiner  
Prof. Dr. P. F. M. Opdam, co-examiner  
Dr. R. Billeter, co-examiner  
2004

## Summary

Since the 1950's the hitherto positive correlation between agricultural activity and species diversity has become negative as a result of increasing intensification of agricultural production. Declines in number of species in agricultural landscapes have been shown for plants and numerous animal groups. One of the driving forces for this decline is the ongoing fragmentation of semi-natural habitats.

Whereas fragmentation effects may be less pronounced when species are highly mobile, ground-dwelling species with low dispersal abilities might be severely affected by patch isolation and the structure of the surrounding matrix. However, the ability of a species to successfully move between spatially separated landscape elements is crucial in allowing it to use more than one habitat type, to react to environmental changes, and to colonise empty habitat patches. Therefore, in fragmented landscapes, dispersal is one of the key factors influencing population dynamics and the persistence of species.

The present study investigated the effects of landscape structure on patterns of movement and genetic variation in the dark bush cricket *Pholidoptera griseoptera* (De Geer 1773). This species was thought to be vulnerable to fragmentation because it occurs mainly in hedgerows and woodland fringes that often show a scattered distribution. Moreover the species is unable to fly, and dispersal was thought to occur mainly during juvenile stages. I studied *Pholidoptera griseoptera* in agricultural landscapes differing in the amount and spatial configuration of semi-natural landscape elements and in the intensity of land-use. Capture-mark-resight (CMR) experiments were performed in Switzerland, Belgium, and France to investigate dispersal abilities of juveniles and imagos as well as males and females and the effects of landscape structure on movement and dispersal. To complement these short-term studies, a genetic survey of spatially structured populations of *P. griseoptera* was conducted in Switzerland and Belgium. The observed genetic structure of populations of this flightless bush cricket allowed for inference on movement regimes at a much broader temporal scale. Results from CMR experiments were used to calibrate the individual based, spatially explicit movement model SMALLSTEPS, which was applied to extrapolate individual movement to thirteen agricultural landscapes across temperate Europe. Simulated dispersal and colonization success were used to evaluate the effects of landscape structure on movement and dispersal of *P. griseoptera* at a landscape scale.

The study revealed that, for a flightless insect, movement and dispersal abilities were unexpectedly high. At the Swiss sites, juveniles and adults as well as males and females were

observed to cross the agricultural matrix between separate habitat patches. Hence it is clear that the exchange of individuals between habitat fragments is not restricted to animals of a particular developmental stage or sex. The comparison of movement patterns in differently structured agricultural landscapes showed that physical and 'psychological' barriers as well as habitat conditions within a local patch affect the movement patterns and velocity of *P. griseoptera*. The results suggest that linear structures, in particular hedgerows, promote linear movement. They also reveal differences in the readiness of animals to leave suitable habitat elements in different landscape situations. Whereas in landscapes showing a patchy distribution of suitable habitat elements, individuals were observed to successfully disperse through the agricultural matrix, in landscapes characterized by linear habitat elements individuals were never resighted outside the elements of release. This observation may reflect local adaptation leading to the development of different dispersal strategies in differently structured landscapes, an idea that is also supported by the genetic study.

The spatially structured populations investigated showed a very strong and significant genetic differentiation at a local scale in the formerly well-connected landscape in Belgium, whereas in the Swiss landscape, where suitable landscape elements have been fragmented for a longer time, population differentiation was low and non-significant. Patterns of isolation-by-distance also differed among the landscapes studied. Whereas in Switzerland the share of unsuitable habitat along the ecologically most likely route between populations showed a significant positive correlation with genetic differentiation, no effect of isolation-by-distance could be detected in Belgium. In addition the significantly smaller allelic richness, genetic diversity, and heterozygosity in the Belgian site strongly indicate an absence of gene flow. In the Belgian study, two factors – the more intensive arable land between habitat patches and the stronger tendency for animals not to leave linear habitat elements - are assumed to have reduced inter-patch dispersal.

Extrapolating individual movement to real agricultural landscapes revealed a strong effect of landscape structure on the dispersal as well as the colonization success of *P. griseoptera* at a landscape scale. Both ecological parameters showed pronounced differences between differently structured landscapes. Highest dispersal and colonization success were observed in landscapes showing a linear well-connected distribution of suitable habitat. Besides the number of patches that shows an inherent positive relation with dispersal success, the analysis revealed an additional positive effect of increasing linearity of suitable habitats. However, differences between ranks of dispersal and colonization success indicated that habitat fragments varied in connectivity not only among but also within landscapes.

I conclude that *P. griseoptera* compensates for its inability to fly by extending dispersal activities to several developmental stages and both sexes. The study has revealed strong effects of habitat and landscape structure on the movement and dispersal behaviour. However, habitat and landscape conditions may have not only a direct influence on individual movement decisions but also long-term effects by selecting for particular combinations of dispersal traits and movement distances. Therefore, the magnitude to which habitat fragmentation affects the persistence of spatially structured populations depends not only on the present but also on the historic landscape, and on the rate of landscape change. The combination of short-term empirical studies on movement and dispersal in heterogeneous environments, genetic studies investigating long-term effects of landscape structure, and the application of movement models extrapolating individual movement to much broader scales resulted in new insights that may serve as a basis for successful species management and sustainable landscape planning in agro-ecosystems.

## Zusammenfassung

Mit zunehmender Intensivierung der Landwirtschaft in den 1950er Jahren hat sich die bis dahin positive Beziehung zwischen landwirtschaftlicher Praxis und biologischer Artenvielfalt ins Negative verkehrt. Sowohl für die Gruppe der Pflanzen als auch für die der Tiere sind die Artenzahlen rückläufig. Einer der Hauptgründe für diesen Rückgang der Biodiversität wird in der zunehmenden Fragmentierung extensiver Landschaftselemente gesehen.

Während mobile Arten mit großem Ausbreitungsvermögen weniger stark von der Fragmentierung ihres Lebensraumes betroffen sind, sind die negativen Auswirkungen der Zerschneidung geeigneter Habitate für Arten mit niedriger Mobilität beträchtlich. Zunehmende Flächenreduzierung und Isolierung der verbleibenden Habitatelemente und eine immer intensivere Nutzung der sie trennenden Landschaftsbereiche machen den Austausch von Individuen zwischen verbleibenden Habitatinseln zunehmend schwieriger. Die Nutzung unterschiedlicher Habitattypen innerhalb eines Lebensraumes, die Wiederbesiedlung unbesetzter Habitatelemente oder das Reagieren auf Umweltveränderungen erfordern jedoch einen erfolgreichen Austausch zwischen räumlich strukturierten Habitatelementen und sind häufig essentielle Voraussetzung für das Überleben einer Art.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit den Auswirkungen der Landschaftsstruktur auf Mobilitätsmuster, die genetische Populationsstruktur sowie die räumliche Ausbreitung der Gewöhnlichen Strauchschrecke *Pholidoptera griseoptera* (De Geer 1773). Verschiedene Arteigenschaften führten zur Annahme einer hohen Sensibilität dieser Strauchschrecke gegenüber Habitatfragmentierung. *P. griseoptera* hat ihre Hauptverbreitung entlang von Waldrändern und Hecken, semi-natürlichen Landschaftselementen mit oftmals fragmentierter Verteilung; sie ist flugunfähig und die Hauptausbreitungsaktivität wird für die Juvenilstadien angenommen. Die für die Untersuchungen ausgewählten Agrarlandschaften unterschieden sich im Vorkommen semi-natürlicher Landschaftselemente, in der räumlichen Struktur dieser Elemente sowie in ihrer Nutzungsintensität. Um Erkenntnisse über das Ausbreitungsverhalten juveniler und adulter sowie weiblicher und männlicher Tiere zu erlangen, kamen Fang-Wiederfund-Methoden zur Anwendung. Insbesondere der Einfluss der Landschaftsstruktur auf unterschiedliche Mobilitätsparameter von *P. griseoptera* wurde in verschiedenen Experimenten in der Schweiz, in Belgien und Frankreich untersucht. Um die Ergebnisse aus diesen Kurzzeitexperimenten zu komplementieren und einen Einblick in die längerfristigen Auswirkungen der Landschaftsstruktur auf die Ausbreitung von *P. griseoptera* zu erlangen,

wurden zusätzlich genetische Untersuchungen in zwei verschiedenen Agrarlandschaften in der Schweiz und in Belgien durchgeführt. Daten aus den Fang-Wiederfund-Experimenten wurden im Weiteren für die Kalibrierung eines individuenbasierten, räumlich expliziten Ausbreitungsmodell, SmallSteps, genutzt, um lokale Ausbreitungsmuster auf dreizehn Agrarlandschaften in Europa zu übertragen. Simulierte Ausbreitungs- und Kolonisationserfolge wurden benutzt, um den Einfluss der Landschaftsstruktur auf die Ausbreitung der Gewöhnlichen Strauchstrecke auf Landschaftsebene zu untersuchen.

Die Untersuchungen ergaben eine, für ein flugunfähiges Insekt, unerwartet hohe Mobilität und Ausbreitungskapazität. Im schweizerischen Untersuchungsgebiet konnten juvenile und adulte sowie männlich als auch weibliche Tiere beim Durchqueren der agrarisch genutzten Fläche zwischen räumlich getrennten Habitatfragmenten beobachtet werden. Es ist daher erwiesen, dass der Austausch von Individuen zwischen Habitatfragmenten nicht auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium oder Geschlecht beschränkt ist. Der Vergleich von Mobilitäts- und Ausbreitungsmustern in unterschiedlich strukturierten Agrarlandschaften hat auch gezeigt, dass Mobilität und Ausbreitung sowohl durch physische und „psychologische“ Barrieren als auch durch lokale Habitateigenschaften beeinflusst werden. Unsere Ergebnisse legen nahe, dass lineare Strukturen, insbesondere Hecken, die Ausbreitung fördern. Ausserdem wurden in unterschiedlichen Landschaftssituationen Unterschiede in der Bereitwilligkeit, bestimmte Habitate zu verlassen, erkennbar. Während in Landschaften mit einer inselartigen Verteilung von Habitatelementen Tiere beim erfolgreichen Wechsel von einer zur anderen Habitatinsel beobachtet wurden, konnten in Landschaften die durch lineare Habitatelemente charakterisiert waren keine Individuen beim Verlassen des Habitats beobachtet werden. Diese Muster deuten auf die Ausbildung unterschiedlicher Ausbreitungsstrategien in unterschiedlich strukturierten Landschaften hin, eine Annahme, die durch die genetische Untersuchung Unterstützung erfährt.

Die untersuchten, räumlich strukturierten Populationen zeigten nur in der ehemals gut vernetzten belgischen Landschaft eine starke signifikante genetische Differenzierung auf lokaler Ebene; die genetische Differenzierung in der Schweiz war hingegen sehr niedrig und nicht signifikant. Auch die distanzbedingten Isolationseffekte unterschieden sich zwischen den beiden Landschaften. Während in der Schweiz die Strecke durch ungeeignetes Habitat entlang der ökologisch wahrscheinlichen Route zwischen zwei Populationen einen signifikant positiven Effekt auf die Isolation von Populationen hatte, konnte dieser Effekt in Belgien nicht festgestellt werden. Zusammen mit einer signifikant geringeren Alleldiversität, Genediversität und Heterozygotie der belgischen Populationen deutet dieser fehlende

Zusammenhang auf einen nicht vorhandenen Genaustausch zwischen den Populationen hin. Zwei Faktoren werden für diesen reduzierten Austausch in Belgien verantwortlich gemacht: Die höhere Nutzungsintensität der Agrarfläche sowie eine größere Tendenz der Tiere, lineare Habitatelemente nicht zu verlassen.

Durch die Modellierung der Ausbreitungsmuster in realistischen Agrarlandschaften konnte ein starker Effekt der Landschaftsstruktur auf die Ausbreitung von *P. griseoptera* nachgewiesen werden. Sowohl der Ausbreitungserfolg als auch der Besiedlungserfolg unterschieden sich deutlich zwischen den einzelnen unterschiedlich strukturierten Landschaften. Die höchsten Werte dieser beiden Parameter wurden in Landschaften mit einer stark vernetzten, linearen Habitatsstruktur beobachtet. Neben der Anzahl an Habitatelementen zeigte eine zunehmende Linearität von Habitatelementen einen positiven Effekt auf den Ausbreitungs- und Besiedlungserfolg. Unterschiede in der Rangordnung dieser beiden ökologischen Parameter innerhalb einer Landschaft deuteten darauf hin, dass sich die Vernetzung von Habitatfragmenten nicht nur zwischen den Landschaften, sondern auch innerhalb der Landschaften unterscheiden.

Zusammenfassend ist zu sagen, dass *P. griseoptera* ihre Flugunfähigkeit durch die Ausweitung der Ausbreitungsaktivität auf einen Grossteil der Entwicklungsstadien als auch auf beide Geschlechter kompensiert. Außerdem hat die Untersuchung starke Effekte der Habitats- und Landschaftsstruktur auf die Mobilität und das Ausbreitungsverhalten der Gewöhnlichen Strauchschrecke offen gelegt. Die Resultate lassen vermuten, dass die Struktur der Landschaft nicht nur individuelle Mobilitätsentscheidungen beeinflusst, sondern auch selektionierend auf Ausbreitungsdistanzen und Ausbreitungsverhalten wirkt. Das Ausmaß, mit welchem der Prozess der Habitatfragmentierung das Überleben räumlich strukturierter Populationen bestimmt, hängt somit nicht nur von der momentanen, sondern auch von der historischen Landschaftssituation ab. Auch die Geschwindigkeit der ablaufenden Landschaftsveränderungen beeinflusst die Auswirkungen auf die Biodiversität maßgeblich. Durch die Kombination empirischer Kurzzeituntersuchungen, genetischer Studien sowie Modellierungen, konnten in der vorliegenden Untersuchung wertvolle Erkenntnisse für ein erfolgreiches Artenmanagement und eine nachhaltige Landschaftsplanung gesammelt werden.