

Afgiftekantoor
Antwerpen X
P209602

Toelating – gesloten verpakking

Retouradres: Natuurpunt,
Coxiestraat 11,
2800 Mechelen

Natuur.focus

Bosontwikkeling
onder begrazing



De Wilde appel
is bedreigd



Korstmossen verraden
milieukwaliteit



Habitatversnippering is nefast voor de genetische integriteit van wilde plantensoorten

OLIVIER HONNAY, HANS JACQUEMYN, KATRIEN VANDEPITTE, SHARON STANTON & ISABEL ROLDÁN-RUIZ

Het uiteenvallen van habitats in kleine en geïsoleerde fragmenten heeft belangrijke gevolgen voor de leefbaarheid van de aanwezige plantenpopulaties. Recent onderzoek in Vlaanderen en Wallonië toont aan dat zowel zeldzame als meer algemene soorten sterk onder genetische erosie lijden. De inrichting en het gebruik van het landschap door de mens hebben onomkeerbare gevolgen voor de genetische diversiteit van veel plantensoorten.

Habitatversnippering

Aanleg van wegen, toenemende verstedelijking en de schaalvergroting en intensivering van de landbouw hebben, vooral sinds het begin van de jaren vijftig van de vorige eeuw, een enorme impact gehad op het West-Europese landschap. In dichtbevolkte regio's met een historisch verspreide bewoning, zoals Vlaanderen, is nog weinig van de originele landschapsstructuur intact. Dat een behoorlijke ruimtelijke ordening geen grote bekommernis is in onze regio, heeft de aantasting van het landschap vanzelfsprekend nog verergerd.

Naast problemen met milieukwaliteit, verkeersveiligheid en leefkwaliteit voor de mens, veroorzaakte het onoordeelkundig gebruik van het landschap ook versnippering (fragmentatie) van de aanwezige natuurlijke en seminatuurlijke habitats zoals bossen, heidegebieden en graslanden. Een fenomeen dat zich vandaag ondermeer uit in de extreme versnippering van reservaatgebieden in Vlaanderen. De gemiddelde oppervlakte van een erkend natuurreservaat in Vlaanderen bedraagt momenteel een schamele 40 ha (NARA 2007). Het is ondermeer daarom geen wonder dat ons land zich op de *Environmental Performance Index* van de universiteit van Yale ophoudt op een betreuens-



De resterende populaties Purperorchis in Vlaanderen zijn versnipperd en verliezen hun genetische diversiteit. (foto: Rudi Petitjean)

waardige 57e plaats, in de buurt van landen als Tunesië en Peru (EPI 2008).

Habitatversnippering impliceert dat voorheen aaneengesloten leefgebieden uiteenvallen in kleine, ruimtelijk van elkaar geïsoleerde stukjes of fragmenten. Uiteraard heeft dit proces gevolgen voor de dieren- en plantenpopulaties die nog aanwezig zijn in die fragmenten. Eerst en vooral neemt hun populatiegrootte af. In kleine habitatfragmenten zijn, in vergelijking met grote fragmenten, immers minder individuen aanwezig. Daarnaast verloopt de uitwisseling van individuen tussen de habitatfragmenten veel moeizamer. In tegenstelling tot dieren kunnen planten zich enkel passief verbreiden tussen habitatfragmenten. Dit kan door de zaden te laten meevoeren door de wind of door vogels of zoogdieren. De meeste dieren zijn echter niet in staat grote afstanden over ongeschikt terrein, zoals intensief gebruikt landbouwland of stedelijk gebied, te overbruggen.

Voor planten is er evenwel nog een tweede mogelijkheid om genetisch materiaal tussen populaties te transporteren. Planten produceren immers pollen die meestal door insecten, maar soms ook door de wind, kunnen worden overgebracht van het ene naar het andere individu. Veel planten zijn zelfincompatibel, dat wil zeggen dat ze niet aan zelfbestuiving kunnen doen en voor hun voortplanting volledig afhankelijk zijn van pollen van andere individuen. Deze plantensoorten zijn dus zeer afhankelijk van pollenwisseling tussen individuen en populaties om zaad te produceren. Daarom zijn zelfincompatibele plantensoorten veel gevoeliger voor de gevolgen van habitatfragmentatie dan zelfcompatibele soorten, zoals verder besproken.

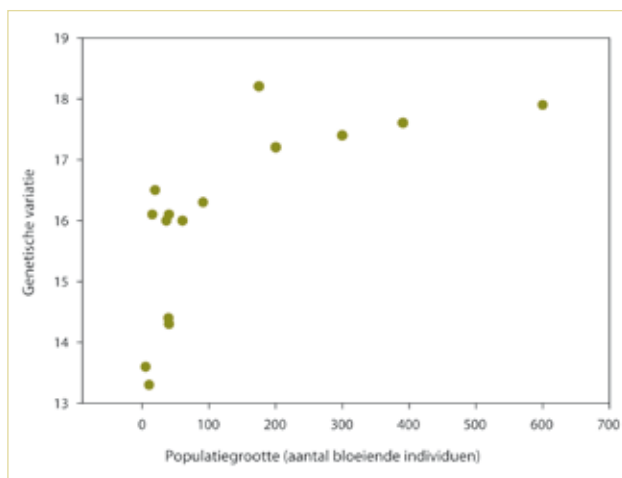


Purperorchissen in de Voerstreek: grotere populaties hebben een grotere genetische diversiteit. (foto: Yves Adams/Vilda)

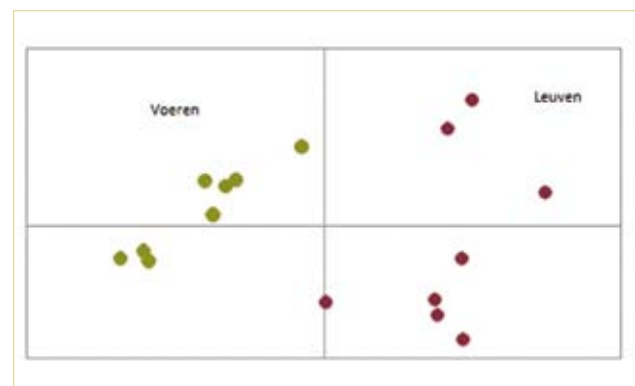
Kleine plantenpopulaties verliezen genetische diversiteit

Niet elke plant in een populatie zal elk jaar vitale nakomelingen produceren. Dat wil zeggen dat niet elk plantenindividu *allelen* (zie Box) zal doorgeven aan de volgende generatie. In grote populaties die uit duizenden individuen bestaan hoeft dit evenwel geen probleem te zijn. Zelfs zeldzame allelen, dit zijn allelen die in de populatie aan een lage frequentie (bij weinig individuen) voorkomen, zullen toch nog doorgegeven worden omdat er zeer waarschijnlijk steeds wel enkele individuen zijn die deze allelen bezitten, en zich succesvol voortplanten. In kleine populaties die slechts uit enkele tientallen individuen bestaan is dit niet het geval. Zeldzame allelen die alleen bij enkele individuen voorkomen kunnen op korte tijd uit de populatie verdwijnen indien de individuen in kwestie toevallig geen nakomelingen

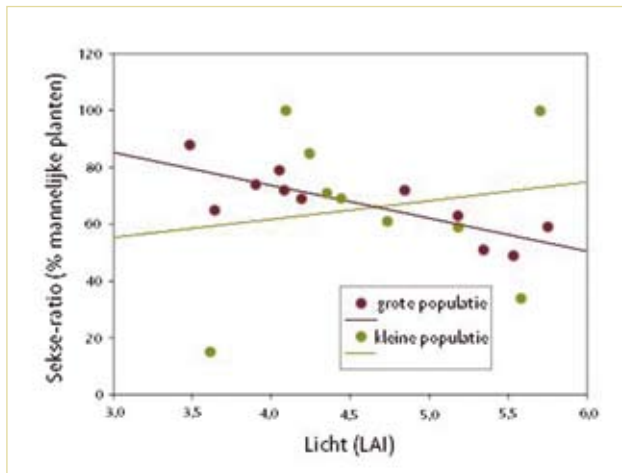
produceren. Dit verlies aan genetische diversiteit in kleine populaties, veroorzaakt door toevallige variatie in voortplantings-succes tussen individuen, wordt *genetische drift* genoemd (zie Box). Het spreekt vanzelf dat vooral kortlevende plantensoorten gevoelig zijn aan genetische drift aangezien zij zich frequenter voortplanten en, in geval van éénjarige soorten, slechts één kans hebben om hun genetisch materiaal aan de volgende generatie door te geven. Een belangrijk gevolg van genetische drift is *genetische differentiatie*. Aangezien genetische drift per definitie een toevallig proces is, gaan in elke populatie andere allelen verloren waardoor de verschillende gefragmenteerde populaties genetisch meer en meer van elkaar gaan verschillen (zie Box). Alleen de uitwisseling van allelen tussen populaties in verschillende fragmenten door pollen- en/of zaadtransport kan dit



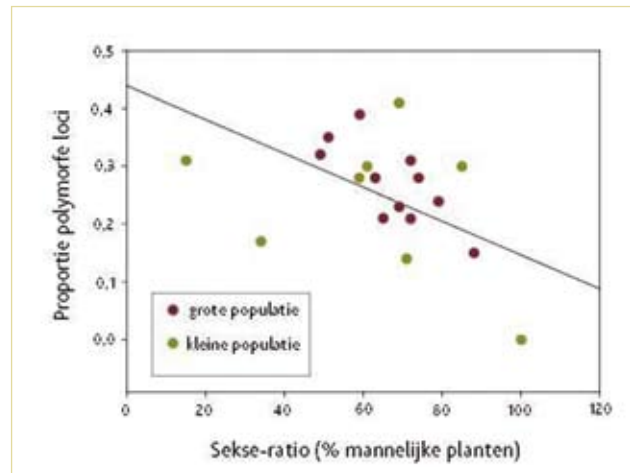
Figuur 1. Kleine populaties Wondklaver in kleine kalkgraslandfragmenten bevatten minder genetische diversiteit dan grote populaties. Moleculaire variantie is een maat van genetische diversiteit binnen een populatie.



Figuur 2. Grafische voorstelling van de genetische verwantschap van 16 populaties van de halfparasiet *Maretak* in populierenbestanden. Elk symbool stelt een populatie voor. Hoe dichter de symbolen bij elkaar liggen hoe groter de genetische verwantschap. De verbondenheid van de acht onderzochte Voerense populaties met de populaties in het omringende landschap is veel groter dan die van de Leuvense populaties. Pollen en zaadtransport tussen die populaties resulteert in Voeren dan ook in een lagere genetische differentiatie (de populaties zijn genetisch meer gelijkend).



Figuur 3. Relatie tussen hoeveelheid licht in een bos (LAI = Leaf Area Index) en sekseratio volgens populatiegrootte (klein: < 10.000 bloeiende planten; groot: > 100.000) bij Bosbingelkruid. Het relatieve aandeel mannelijke exemplaren neemt toe bij afnemende LAI (toename van de lichthoeveelheid) wanneer enkel grote populaties beschouwd worden. De sekseratio van kleine populaties is daarentegen niet gerelateerd aan LAI en meer variabel.



Figuur 4. Relatie tussen sekseratio en genetische diversiteit (proportie polymorfe loci) volgens populatiegrootte bij Bosbingelkruid. De genetische diversiteit neemt af naarmate het aandeel mannelijke individuen toeneemt, zowel voor grote als kleine populaties. De sekseratio van kleine populaties is evenwel aan grote variatie onderhevig.

proces van toenemende differentiatie stoppen en het verlies van allelen voorkomen.

Van Purperorchis tot nagelkruid

Een duidelijk voorbeeld van de gevolgen van genetische drift vinden we terug bij de laatste Vlaamse populaties van Purperorchis *Orchis purpurea* (Jacquemyn et al. 2007a). Veranderingen in het bosbeheer, allicht de teloorgang van het traditionele hakhoutbeheer, maakten deze soort zeldzamer en zeldzamer. Momenteel gedijen er alleen in de Voerstreek nog enkele populaties. De populatiegroottes variëren tussen 15 en 300 individuen en de kleinste populaties bevatten

significant minder allelen dan grotere populaties. Een gelijkaardige negatieve relatie tussen populatiegrootte en genetische diversiteit werd ook vastgesteld bij Wondklaver *Anthyllis vulneraria*, een typische soort van kalkgraslanden. De oppervlakte kalkgraslanden in de vallei van de Viroin nam af van meer dan 3.000 ha in 1770 tot minder dan 40 ha in 2002. Hoewel de originele genetische diversiteit van de populaties niet gekend is, hebben kleine populaties een lagere genetische diversiteit dan grote populaties (Figuur 1) (Honnay et al. 2006). Veel genetisch onderzoek richt zich op zeldzame en bedreigde soorten. Voor deze soorten ligt het voor de hand dat ze omwille van

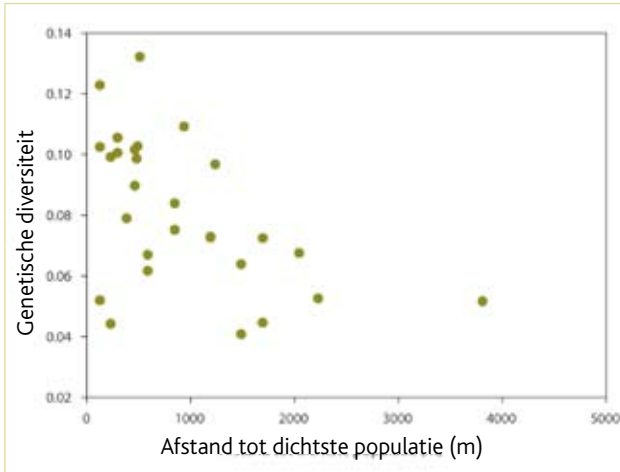
hun kleine en vaak ruimtelijk geïsoleerde populaties onder genetische erosie lijden. Een studie van de vrij algemene bosplant Geel nagelkruid *Geum urbanum* in bosfragmenten in oostelijk Vlaams-Brabant suggereert evenwel dat ook algemene soorten onder genetische verarming kunnen lijden (Vandepitte et al. 2007). Er kon een beduidende afname van de genetische diversiteit worden aangetoond in populaties die uit minder dan driehonderd individuen bestonden.

Voerstreek als referentielandschap

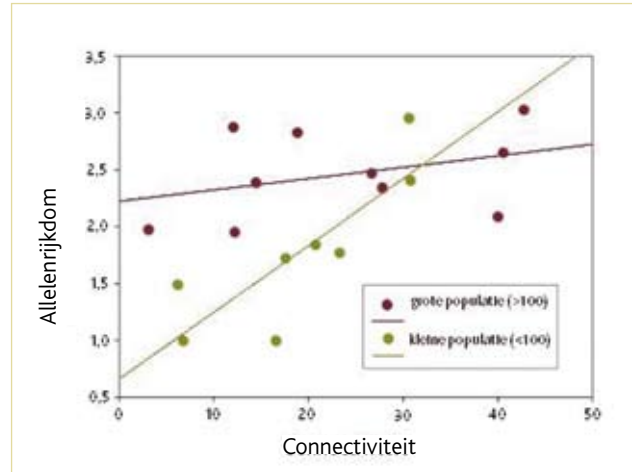
Een probleem met veel studies die de effecten van habitatfragmentatie op genetische diversiteit willen kwantificeren is dat er eigenlijk geen referentielandschap beschikbaar is waar er geen, of toch minder, habitatversnippering is. Dit bemoeilijkt het leggen van een oorzakelijk verband tussen toenemende habitatfragmentatie enerzijds en afnemende genetische diversiteit anderzijds. Een recente studie vergeleek daarom de effecten van habitatversnippering op de genetische diversiteit van de halfparasiet Maretak *Viscum album* tussen enerzijds een reeks weinig gefragmenteerde populaties in de Voerstreek en anderzijds sterk gefragmenteerde populaties, net ten oosten van Leuven (Stanton et al. 2008). Alleen populaties die populierenbestanden parasiteerden werden geselecteerd. In het Leuvense landschap bedroeg de gemiddelde populatiegrootte ongeveer 200 maretakindividuen, in Voeren meer dan 600. Bovendien was de gemiddelde afstand tot de meest dichtbijzijnde populatie in Leuven 220 m, terwijl dit in Voeren minder dan 90



Wondklaver met rups van Dwergblauwtje (foto: Marc Herremans)



Figuur 5. De genetische diversiteit in een populatie van de zeldzame kalkgraslandsoort Kogelbloem neemt af wanneer de populatie verder van andere populaties is gelegen.



Figuur 6. Populaties van Geel nagelkruid in bosfragmenten die sterk verbonden zijn met andere bosfragmenten (hoge connectiviteit) bevatten een grotere aantal allelen (y-as) dan meer geïsoleerde populaties. De schaal van de x-as is een relatieve eenheid. Dit is evenwel alleen waar voor de kleine populaties. Voor grote populaties maakt het niet veel uit of het bosfragment waarin ze gelegen zijn al dan niet sterk verbonden is met andere bossen.

m was. De verschillen in populatiegrootte en mate van verbondenheid uiten zich duidelijk in de genetische structuur. Hoewel er geen grote verschillen waren in gemiddelde genetische diversiteit tussen de Voerense en Leuvense populaties, bedroeg de gemiddelde genetische differentiatie tussen populaties (F_{st}) in Leuven 0,11 en in Voeren 0,06 (Figuur 2). Genetische drift was dus veel belangrijker in Leuven dan in Voeren, waarschijnlijk omdat de mogelijkheid tot vervanging van de verloren allelen er veel kleiner was omwille van de geringe verbondenheid van de populaties. Daarnaast was er ook significant meer inteelt in Leuven dan in Voeren (zie Box).

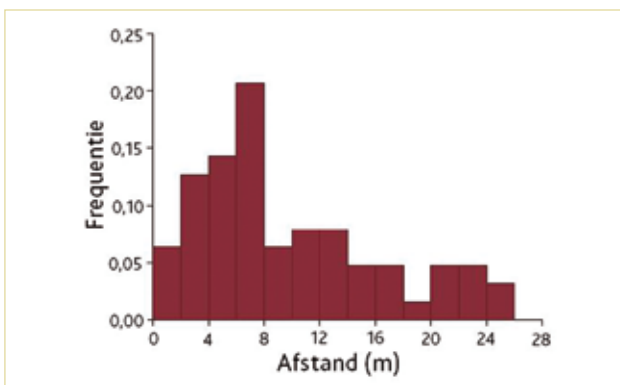
Een gelijkaardige relatie tussen landschapspatronen en genetische structuur werd ook gerapporteerd voor de Gulden sleutelbloem *Primula veris* (Van Rossum et al. 2004). Een vergelijking van 10 populaties uit de Voer-

streek met 13 populaties uit de Westhoek toonde aan dat de westhoekpopulaties meer genetisch verarmd en meer gedifferentieerd waren dan de populaties uit de Voerstreek. De verklaring is opnieuw te vinden in de verschillen in grootte en verbondenheid van habitats tussen de twee landschappen. Dezelfde studie stelde ook genetische verarming vast bij de Stengellose sleutelbloem *Primula vulgaris* in de streek ten westen van Brugge.

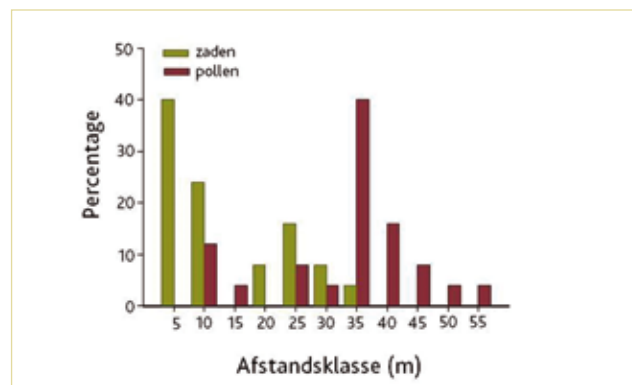
Effecten van populatiegrootte kunnen complex zijn

Soms zijn de relaties tussen populatiegrootte en genetische diversiteit complex. Dit is bijvoorbeeld het geval bij sommige tweehuisige soorten zoals Bosbingelkruid *Mercurialis perennis*. De soort werd bestudeerd in oudbosfragmenten ten zuiden van Gent. Tweehuisigheid impliceert dat de mannelijke

(meeldraden) en vrouwelijke (stigma's) voortplantingsorganen op verschillende individuen staan. Elke populatie wordt dan ook gekenmerkt door een sekseverhouding of sekseratio, dit is de verhouding tussen het aantal mannelijke en vrouwelijke individuen. Wanneer één van de seksen een overwicht heeft in een populatie spreekt men van een sekse-afwijking (Engels: sex-bias). Het spreekt vanzelf dat een sekse-afwijking een negatief effect kan hebben op de zaadproductie omwille van het relatieve tekort aan hetzij pollen hetzij eicellen. Vooral een overwicht van mannelijke planten is problematisch. Een verlaagde zaadproductie en kiemplantenrekrutering zullen zich op termijn ook uiten in een lagere genetische diversiteit. Bij Bosbingelkruid kunnen er twee mechanismen aan de basis liggen van een sekse-afwijking. Enerzijds is er het lokale bosmilieu. In populaties gelegen op plaatsen



Figuur 7. Frequentieverdeling van de zaadverbreidingsafstanden bij Purperorchis. Meer dan 60% van de zaden komt binnen een afstand van 8 m rond de moederplant terecht.



Figuur 8. Frequentieverdeling van pollen- en zaadverbreidingsafstanden bij de Slanke sleutelbloem. Veertig procent van het zaad kiemt binnen een afstand van vijf meter rond de moederplant. Veertig procent van de pollen bevrucht planten die tussen 35 en 40 m van de pollenbron staan.



Geel nagelkruid (foto: Erwin Deraus)

met veel lichtinval (bijvoorbeeld onder een omgevallen boom) zullen de mannelijke exemplaren zeer sterk gaan groeien en de vrouwelijke exemplaren volledig wegconcurreren (Figuur 3). Dit resulteert in een overschot aan mannelijke exemplaren en een tekort aan bevruchtbare eicellen. *Figuur 4* geeft duidelijk aan dat in dergelijke populaties de genetische diversiteit laag is. Een tweede mechanisme dat mogelijk een sekse-afwijking kan veroorzaken zijn kans-effecten, gerelateerd aan populatiegrootte. Alleen op basis van toevalligheid zullen kleine populaties een grote variatie in sekseratio vertonen. Men spreekt hier van demografische toevalligheden. Vergelijk dit met het opgooien van een muntstuk. Wanneer dit 1000 maal gebeurt resulteert dit ongeveer in de helft van de gevallen in kruis, in de andere helft in munt. Gooit men het muntstuk slechts tien maal op, dan zijn alle mogelijke ratio's tussen kruis en munt mogelijk. De kleine populaties in *Figuur 4* vertonen dan ook een grote variatie in sekseratio, van 20% mannetjes tot 100% mannetjes. De populatie met alleen mannetjes heeft duidelijk de laagste genetische diversiteit.

Komt de redding uit naburige populaties?

Wanneer in een kleine populatie allelen verloren gaan door genetische drift kunnen ze eventueel opnieuw aangevuld worden door allelen uit andere populaties. Voorwaarde is natuurlijk dat de populatie in kwestie niet helemaal geïsoleerd ligt van andere populaties waardoor er geen externe zaden of pollen in terecht kunnen komen. Deze 'reddings'theorie wordt alvast bevestigd door onderzoek bij de zeldzame Kogelbloem *Glo-*

bularia bisnagarica, een soort van kalkgraslanden, en bij het reeds eerder besproken Geel nagelkruid. Voor beide soorten stelden we een negatieve relatie vast tussen ruimtelijke isolatie en genetische diversiteit. Hoe verder een populatie zich van de andere populatie bevond, hoe lager de mogelijkheid tot pollen en zaadoverdracht, en hoe lager de genetische diversiteit (*Figuur 5*) (Honnay et al. 2007).

Voor Geel nagelkruid is de relatie iets complexer. Blijkbaar gaat de positieve relatie tussen verbondenheid of connectiviteit van een populatie en haar genetische diversiteit enkel op voor kleine populaties. Voor grote populaties is er geen verband (*Figuur 6*) (Vandepitte et al. 2007). De verklaring hiervoor is dat grote populaties niet gevoelig zijn voor het verlies van allelen door genetische drift, en dat het voor deze populaties dan ook niet uitmaakt of ze al dan niet

geïsoleerd in het landschap voorkomen. Isolatie en oppervlakte zijn dus tot op zekere mate uitwisselbaar: een kleine populatiegrootte hoeft geen probleem te zijn op voorwaarde dat er uitwisseling van genen mogelijk is met naburige populaties.

Het probleem met zaad- en pollenverbreiding is dat het overgrote deel ervan in de onmiddellijke nabijheid van de moeder- of vaderplant terecht komt. Slechts een zeer beperkt aantal verbreidt over meerdere honderden meters of zelfs kilometers. Onderzoek op Duifkruid *Scabiosa columbaria* in Nederland en op experimentele populaties van Radijs *Raphanus sativus* en Herik *Sinapis arvensis* in Duitsland toonde aan dat de meeste bestuivende insecten pollen slechts enkele tientallen meter ver transporteren (Kwak et al. 1998, Steffan-Dewenter & Tschardtke 1999). Wilde bijen die pollen meer dan een kilometer ver afzetten zijn echte uitzonderingen.

Het exact bepalen van de afstand waarover zaden en pollen verbreiden is één van de belangrijkste problemen in de plantencologie. Gelukkig kan men hiervoor vandaag een beroep doen op genetische technieken. Het principe hiervan is dat het op basis van het genetisch profiel van een kiemplant mogelijk is de twee ouderplanten terug te vinden. De ouderplant die het dichtst bij de kiemplant staat, wordt dan als de moederplant beschouwd, de andere als de vaderplant. Door de afstanden tussen ouders en kiemplant te bepalen is het mogelijk om zaad- en pollenverbreidingsafstanden in te schatten. Soms leidt dit tot verrassende resultaten. Zo wordt er steeds van uitgegaan dat orchideeën omwille van hun minuscule zaden goede verbroeders zijn. Onderzoek in een reeks populaties van Purperorchis in de Voerstreek geeft evenwel aan



Marettakken in kleine, geïsoleerde populaties hebben last van inteelt (foto: Rollin Verlinde/Vilda)

Box: Begrippen

Populatie: verzameling van individuen van eenzelfde soort op een bepaalde plaats. Alle individuen van een plantensoort in een habitatfragment worden doorgaans als behorend tot dezelfde populatie beschouwd.

Gen: Basiseenheid van erfelijkheid. Een gen is een deel van het genoom dat codeert voor een bepaalde eigenschap, bijvoorbeeld de kleur van een bloem.

Allel: Een bepaalde vorm van een bepaald gen. Van een gen dat bijvoorbeeld voor de kleur van een bloem codeert kunnen verschillende allelen aanwezig zijn. De bloemkleur van een bepaalde plant wordt dan bepaald door het aanwezige allel van het gen in kwestie.

Genetische diversiteit: Het onderdeel van biodiversiteit dat de totale diversiteit in het genoom van een individu of een populatie beschrijft. De meeste maten voor genetische diversiteit worden berekend op het niveau van de populatie. Veel gebruikte maten zijn bijvoorbeeld het totaal aantal verschillende allelen in een populatie of het aantal genen (of andere genetische loci) waarvoor meer dan één allel aanwezig is. Deze laatste genen noemt men ook polymorf. Hoe groter het percentage genen dat polymorf is, hoe groter de genetische diversiteit.

Neutrale genetische diversiteit: Het deel van de genetische diversiteit dat niet codeert voor bepaalde eigenschappen. Dit deel van het genoom is niet onderhevig aan selectie aangezien het nooit tot expressie komt onder de vorm van een bepaalde eigenschap van een individu. Daarom is het uitermate geschikt voor het meten van een proces als genetische drift, maar ook bijvoorbeeld om de moederplant van een zaailing op te sporen. Bijna alle maten voor genetische diversiteit meten neutrale genetische diversiteit. Er wordt verondersteld dat de hoeveel neutrale genetische diversiteit in

grote mate correleert met de hoeveelheid genetische diversiteit die wel voor bepaalde kenmerken codeert.

Genetische differentiatie: Maat voor de genetische afstand tussen een reeks ruimtelijk gescheiden populaties van een bepaald organisme. Hoe hoger de genetische differentiatie hoe meer twee populaties verschillen in de genetische samenstelling. Genetische differentiatie wordt meestal voorgesteld door het symbool F_{ST} . F_{ST} varieert van 0 (de populaties zijn genetisch identiek) tot 1 (de populaties zijn genetisch volledig verschillend).

Genetische drift: Het proces waarbij niet alle allelen in een populatie worden doorgegeven van de oudergeneratie naar de nakomelingen. Dit doet zich voor in kleine populaties waar puur omwille van kansseffecten sommige individuen zich niet gaan voortplanten. Vooral zeldzame allelen (met een lage frequentie) zullen uit de populatie verdwijnen en dit leidt tot een afname van de genetische diversiteit. In grote populaties blijft de frequentie van allelen in de loop van de tijd steeds constant.

Inteelt: Voortplanting tussen genetisch verwante individuen. Indien inteelt regelmatig optreedt leidt het tot een toename van het aantal homozygoten in een populatie. Daardoor kunnen bepaalde schadelijke allelen tot expressie komen in de nakomelingen. Indien dit leidt tot een afname van de leefbaarheid van het individu spreekt men van een inteeltdepressie.

Homozygoot: Alle hogere planten (maar bijvoorbeeld ook de mens) zijn diploid. Dat wil zeggen dat elk chromosoom tweemaal aanwezig is. Indien op beide chromosomen voor een bepaald gen hetzelfde allel aanwezig is zegt men dat het individu voor dat gen homozygoot is. Indien op elk chromosoom een ander allel aanwezig is spreekt men van een **heterozygoot** individu. Het allel dat dan tot uiting komt wordt het dominante allel genoemd.

dat geen enkel zaad verder dan 25 m van de moederplant werd getransporteerd (*Figuur 7*) (Jacquemyn et al. 2007b). Mogelijk speelt hier natuurlijk de aanwezigheid van orchidee mycorrhiza, nodig om zaad te laten kiemen, een rol. Het is niet onwaarschijnlijk dat sommige zaden wel verder van de moederplant terecht kwamen maar omwille van gebrek aan mycorrhiza niet konden kiemen. Men spreekt in dit geval van rekruteringsproblemen, en niet van dispersieproblemen. Gelijkaardig onderzoek bij de Slanke sleutelbloem *Primula elatior* geeft aan dat ook bij deze soort zaaddispersieafstanden beperkt zijn. Pollenkorrels worden wel verder getransporteerd (*Figuur 8*) (Jacquemyn et al. in druk).

Het is duidelijk dat de verspreidingsmechanismen van de meeste plantensoorten helemaal niet aangepast zijn aan de graad van ruimtelijke heterogeniteit in het huidige antropogene landschap. De vraag stelt zich in dit kader dan ook of de mens geen hand-



Kogelbloem met Bruin dikkopje (foto: Herman Blockx)



Slanke Sleutelbloem (foto: Rudi Petitjean)



Bosbingelkruid (foto: Yves Adams)

je mag toesteken om de genetische diversiteit van sterk geïsoleerde en kleine populaties te vrijwaren. In sommige gevallen is dit zeker een goed idee. Een potentieel probleem is dat sommige populaties na jarenlange isolatie door adaptatie min of meer aangepast geraakt zijn aan het lokale milieu. Het inbrengen van zaden of pollen van elders kan die adaptatie teniet doen en leiden tot een daling van de fitness van de individuen. Men spreekt in dit geval van een uitkruisingsdepressie, een fenomeen dat bijvoorbeeld werd vastgesteld bij Vingerhoedskruid *Digitalis purpurea* (Grindeland 2008).

Genetische diversiteit is belangrijk

Omdat verlies aan genetische diversiteit zich niet uit in het verdwijnen of verschijnen van bepaalde plantenkenmerken, laat staan in het onmiddellijk verdwijnen van de populatie, is het niet altijd vanzelfsprekend het belang ervan duidelijk te maken. In grote lijnen zijn er twee mogelijke mechanismen die aan de basis kunnen liggen van het verdwijnen van een populatie of zelfs een soort ten gevolge van een verminderde genetische diversiteit. Het ene mechanisme is vooral op lange termijn belangrijk, het ander speelt op relatief korte termijn (enkele generaties). Door genetische drift zal zoals eerder beschreven de genetische diversiteit lager worden. Genetische diversiteit is evenwel een noodzakelijke voorwaarde voor evolutionaire adaptatie (aanpassing) van een soort

aan het milieu. In een grote plantenpopulatie zullen zeer waarschijnlijk steeds een reeks allelen aanwezig zijn die een individu meer bestand maken tegen bijvoorbeeld droogtestress. Bijvoorbeeld door te coderen voor kleinere huidmondjes, waardoor verdamping van water uit de cel voorkomen wordt. Indien omwille van klimaatveranderingen droogtestress steeds vaker optreedt, zullen die bewuste allelen steeds frequenter worden in de populatie aangezien het vooral individuen met deze allelen zijn die zich succesvol voortplanten. Op die manier zal langzaam aan de hele populatie aangepast geraken aan droogtestress. Men zegt dat het fenotypisch optimum van de populatie is verschoven. In kleine en geïsoleerde plantenpopulaties daarentegen zijn deze interessante allelen zeer waarschijnlijk afwezig. Aangezien ze zeldzaam zijn, waren ze het eerste slachtoffer van genetische drift. Daardoor is aanpassing aan toenemende droogte onmogelijk en zal de populatie, en mogelijk de soort, onherroepelijk verdwijnen. Zonder natuurlijke genetische variatie is er dus geen aanpassingen aan wijzigende milieuomstandigheden mogelijk.

In plaats van zich evolutionair aan te passen zou een plantensoort, onder invloed van klimaatverschuivingen, ook naar het noorden kunnen migreren. Door de opwarming van de aarde zullen daar immers geschikte leefgebieden ontstaan. Maar ook hier speelt habitatfragmentatie een destructieve rol. Voor de meeste plantensoorten is het

immers onmogelijk om zonder hulp van de mens de enorme afstand tussen geschikte habitats te overbruggen.

Naast het verlies van het potentieel tot adaptatie door genetische erosie speelt op kortere termijn een tweede proces dat de vitaliteit van plantenindividuen negatief kan beïnvloeden. Door het verdwijnen van allelen, maar vooral doordat genetische verwante individuen zich met elkaar gaan voortplanten, zal het niveau van *heterozygositeit* in kleine en geïsoleerde plantenpopulaties dalen (zie *Box*). Daardoor zullen bepaalde schadelijke recessieve allelen, die anders 'gemaaskeerd' zijn door niet-schadelijke allelen, tot uiting kunnen komen. Bij planten uit zich dit vaak in verminderde kiemkracht van de zaden. Ondermeer voor Purperorchis in de Voerstreek werden negatieve effecten op de reproductie vastgesteld in kleine populaties.

Welke soorten zijn het meest kwetsbaar?

Vlaanderen telt ongeveer 1.300 plantensoorten. Het is dan ook onbegonnen werk om voor al die soorten de genetische respons op habitatfragmentatie na te gaan. De vraag is of er eventueel veralgemeningen mogelijk zijn waarmee de gevoeligheid van een soort voor het verlies aan genetische diversiteit door habitatfragmentatie voorspeld zou kunnen worden. Een eerste mogelijk criterium is de zeldzaamheid van een soort. Intuïtief valt te verwachten dat een zeldzame soort veel gevoeliger is voor de

genetische consequenties van habitatfragmentatie dan een algemene soort. Verrassend genoeg blijkt dit, zoals hierboven al aangegeven voor Geel nagelkruid, absoluut het geval niet te zijn. Een omvangrijke literatuurstudie geeft aan dat algemene soorten even snel genetische diversiteit verliezen wanneer hun populatiegrootte afneemt als zeldzame soorten (Honnay & Jacquemyn 2007). Blijkbaar is het huidige landschap zodanig gefragmenteerd dat transport van genen tussen populaties, zelfs voor soorten die nog frequent in het landschap aanwezig zijn, onmogelijk is.

Sommige intrinsieke plantenkenmerken laten toe om de gevoeligheid van plantensoorten voor habitatfragmentatie in te schatten. Een eerste belangrijk kenmerk is het compatibiliteitssysteem. Het blijkt dat, zoals hierboven ook reeds werd aangegeven, zelfincompatibele soorten veel sneller genetische diversiteit verliezen wanneer hun habitat versnipperd wordt dan zelfcompatibele soorten. De reden is dat zelfincompati-

bele soorten voor het behoud van genetische diversiteit afhankelijk zijn van andere individuen uit dezelfde of naburige populaties. Wanneer ze afgesloten worden van die bron van pollen verliest een de populatie snel haar oorspronkelijke genetische diversiteit.

Daarnaast speelt ook de vorming van een zaadbank een belangrijke rol. Plantensoorten die een persistente zaadbank vormen blijken veel minder gevoelig voor verlies van genetische diversiteit door genetische drift (Honnay et al. 2008). Blijkbaar vormt de zaadbank een soort genetisch reservoir waaruit geput kan worden. Het is natuurlijk de vraag hoe lang een zaadbank na habitatfragmentatie deze mitigerende functie kan vervullen.

Tenslotte zijn er ook aanwijzingen dat langlevendheid van een soort buffert tegen genetische erosie. Wanneer er geen voortplanting is kan er zich uiteraard geen genetische drift of inteelt voordoen. Van Geert et al. (2008) toonden zo recent aan dat de kiemplanten van Stengellose sleutelbloem genetisch meer verarmd zijn dan de volwassen genera-

tie. Bij langlevende soorten is het absoluut noodzakelijk ook de genetische diversiteit van de jongere generatie te onderzoeken.

Huidige natuurreservaten ontoereikend

Het is duidelijk dat de versnippering van het landschap een bijzonder nefaste invloed heeft gehad op de genetische diversiteit van plantensoorten. Door onoordeelkundig om te springen met het landschap ondergraaft de mens langzaam het evolutionair potentieel van wilde planten. Op die manier wordt er een enorme extinctieschuld opgebouwd. Een soort zonder genetische diversiteit is immers ten dode opgeschreven. Het terugdringen van de natuur in minuscule reservaten is in deze context een bijzonder kwalijke ontwikkeling. Er is dringend nood aan meer en veel grotere natuurgebieden. Die gebieden dienen verbonden te worden door zeer brede verbindingszones waarlangs pollen en zaden tussen de populaties kunnen worden uitgewisseld.

SUMMARY BOX:

HONNAY O., JACQUEMYN H., VANDEPITTE K., STANTON S. & ROLDÁN-RUIZ I. 2008. Habitat fragmentation severely impacts on the genetic integrity of wild plants. *Natuur.focus* 7(4): 140-147. [in Dutch]

Habitat fragmentation involves the subdivision of formerly continuous habitat in small and isolated fragments. Plant populations within these fragments are generally small, and are expected to be extremely vulnerable to the loss of genetic variation through random genetic drift and inbreeding. First, we report how small populations of rare calcareous grassland species such as *Anthyllis vulneraria* and *Globularia bisnagarica* are genetically impoverished compared to large populations. Research on the selfing forest herb *Geum urbanum*, however, shows that also rather common species are susceptible to loss of genetic diversity. For dioecious slant spe-

cies such as the forest herb *Mercurialis perennis*, the relation between population size and genetic diversity can be complex, as it is mediated by the sex bias of the populations. A sex bias that may vary stochastically in small populations. Habitat fragmentation also involves increasing spatial isolation of plant populations and we demonstrate a negative relation between population genetic diversity and population isolation for both *Geum urbanum* and *Globularia bisnagarica*. We finally show that seed and pollen dispersal distances are very low in many plant species, and that realized dispersal distances are far from sufficient to bridge the hostile landscape matrix between habitat fragments. To conclude, we urge for the establishment of more, and certainly larger nature reserves, with large connecting stretches of habitat between them, allowing seed and pollen transport between fragmented populations.

AUTEURS:

Olivier Honnay is hoofd van het Laboratorium voor Plantenecologie (Departement Biologie) van de Katholieke Universiteit Leuven. Hans Jacquemyn en Sharon Stanton zijn daar postdoctoraal onderzoekers en Katrien Vandepitte is IWT-doctoraatsstudent. Isabel Roldán-Ruiz is wetenschappelijk directeur aan het Instituut voor Landbouwkundig Onderzoek en gastprofessor aan de Universiteit Gent en de K.U.Leuven. Meer informatie en alle relevante wetenschappelijke artikels kunnen worden gedownload van de website van het Laboratorium voor Plantenecologie www.bio.kuleuven.be/pleco/. Al het onderzoek werd gefinancierd door FWO-Vlaanderen en door IWT.

CONTACT:

Olivier Honnay, Laboratorium voor Plantenecologie, K.U.Leuven, Kasteelpark Arenberg 31, 3001 Heverlee.
E-mail: olivier.honnay@bio.kuleuven.be

Referenties

- EPI. 2008. <http://sedac.ciesin.columbia.edu/es/epi/downloads.html#summary>
- Grindeland J.M. 2008. Inbreeding depression and outbreeding depression in *Digitalis purpurea*: optimal outcrossing distance in a tetraploid. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 716-726.
- Honnay O., Coart E., Butaye J., Adriaens D. & Roldán-Ruiz I. 2006. Low effects of historical landscape configuration on population genetic structure of *Anthyllis vulneraria*. *Biological Conservation* 27: 411-419.
- Honnay O., Adriaens D., Coart E., Jacquemyn H. & Roldán-Ruiz I. 2007. Genetic diversity within and between remnant populations of the endangered calcareous grassland plant *Globularia bisnagarica* L. *Conservation Genetics* 8: 293-303.
- Honnay O. & Jacquemyn H. 2007. Susceptibility of rare and common plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* 21: 824-831.
- Honnay O., Bossuyt B., Jacquemyn H., Shimono A. & Uchiyama K. 2008. Can the seedbank maintain the genetic variation in the above ground plant population? *Oikos* 117: 1-5.
- Jacquemyn H., Vandepitte K., Brys R., Honnay O. & Roldán-Ruiz I. 2007a. Fitness variation and genetic diversity in small, remnant populations of the food deceptive orchid *Orchis purpurea*. *Biological Conservation* 139: 203-210.
- Jacquemyn H., Brys R., Vandepitte K., Honnay O., Roldán-Ruiz I. & Wiegand T. 2007b. A spatially-explicit analysis of seedling recruitment in the terrestrial orchid *Orchis purpurea*. *New Phytologist* 176: 448-459.
- Jacquemyn H., Vandepitte K., Roldán-Ruiz I. & Honnay O. Rapid loss of genetic variation in a founding population of *Primula elatior* (Primulaceae) after colonization. *Annals of Botany*, in druk.
- Kwak M.M., Velterop O. & van Andel J. 1998. Pollen and gene flow in fragmented habitats. *Applied Vegetation Science* 1: 37-54.
- NARA. 2007. <http://www.nara.be>, <http://www.natuurindicatoren.be>
- Steffan-Dewenter I. & Tscharntke T. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.
- Vandepitte K., Jacquemyn H., Roldán-Ruiz I. & Honnay O. 2007. Landscape genetics of the self-compatible forest herb *Geum urbanum*: effects of habitat age, fragmentation and local environment. *Molecular Ecology* 16: 4171-4179.
- Vandepitte K., Jacquemyn H., Roldán-Ruiz I. & Honnay O. 2009. Canopy closure shapes clonal diversity and fine-scale genetic structure in the dioecious understory perennial *Mercurialis perennis*. *Journal of Ecology*, in druk.
- Stanton S., Honnay O., Jacquemyn H. & Roldán-Ruiz I. 2008. A comparison of the population genetic structure of parasitic *Viscum album* from two landscapes differing in degree of fragmentation. *Ongepubliceerd*.
- Van Geert A., Van Rossum F. & Triest L. 2008. Genetic diversity in adult and seedling generations of *Primula vulgaris* in a fragmented agricultural landscape. *Conservation Genetics* 9: 845-853.
- Van Rossum F., Campos de Sousa S. & Triest L. 2004. Genetic consequences of habitat fragmentation in an agricultural landscape on the common *Primula veris*, and comparison with its rare congener, *P. vulgaris*. *Conservation Genetics* 5: 231-245.