

Natuur.focus

bpost
PB-PP
BELGIE(N) - BELGIQUE

Retouradres: Natuurpunt,
Coxiestraat 11, 2800 Mechelen

VLAAMS DRIEMAANDELIJKS TIJDSCHRIFT OVER NATUURSTUDIE & -BEHEER - JUNI 2015 - JAARGANG 14 - NUMMER 2
VERSCHIJNT IN MAART, JUNI, SEPTEMBER EN DECEMBER



**Infectieziekten
bij amfibieën**



**Nieuwe kennis over
de Bruine eikenpage**



**Over Beemd
kroon en Knautiabijs**



Hoe zinvol is de huidige indeling in herkomstgebieden voor bosplantsoen?

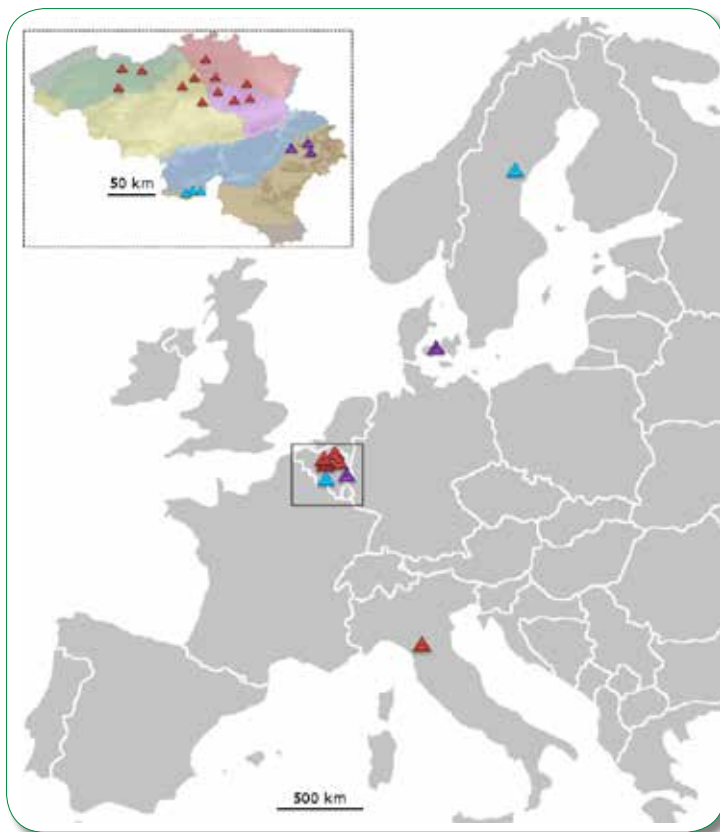
Een genetische test voor Zwarte els en Sporkehout

Hanne De Kort, Kristine Vander Mijnsbrugge, Katrien Vandepitte, Joachim Mergeay & Olivier Honnay

Erkend bosplantsoen hoort in België steeds bij een geografisch herkomstgebied, een regel die aansluit bij een globale traditie in de kweek van bomen en struiken. De achterliggende redenering is dat plantsoen afkomstig van een welbepaald herkomstgebied door lokale adaptatie aangepast is aan de daar heersende omgevingscondities en bij voorkeur in datzelfde herkomstgebied weer aangeplant dient te worden. De afbakening in herkomstgebieden zou daarom de productiviteit en vitaliteit van nieuwe aanplantingen moeten garanderen, maar stuit op een zekere weerstand in de sector van de boomkwekerijen gezien de verhoogde administratieve en productiekosten gebonden aan gescheiden (herkomstgebonden) teelt. Wij gingen op basis van recent ontwikkelde genetisch technieken na of populaties van twee boomsoorten, Zwarte els en Sporkehout, effectief adaptieve verschillen vertonen tussen vijf van de zeven officiële Belgische herkomstgebieden. Onze resultaten stellen de huidige indeling van Vlaanderen en België in herkomstgebieden in vraag. Wij stellen ook een alternatief voor.



Elzenzaad behoort tot het favoriete voedsel van Sijzen. De vogels worden in het najaar dan ook vaak gezien op de elzenproppen. (foto: Glenn Vermeersch)



Figuur 1. De staalnameplaatsen van Zwarte els (rode en paarse symbolen) en Spokehouthout (rode en blauwe symbolen), op continentale schaal (boven) en lokale schaal (onder). De achtergrondkleuren van de lokale schaal weerspiegelen de zeven Belgische herkomstgebieden: Zandstreek (groen, incl. polders en kust), Kempen (rood), Brabants District West (geel), Brabants District Oost (paars), Laag Maasplateau (blauw), Ardennen (bruin) en Lotharingen (grijs).

Box 1: Adaptieve voordelen

Sommige individuen zijn genetisch beter aangepast aan de lokale omgeving dan anderen en zullen hierdoor succesvoller reproduceren (Kawecki & Ebert 2004). Zo zullen individuen met een latere bladontluiding meer nakomelingen produceren in koudere klimaten omdat ze vorstschade kunnen ontwijken. We spreken van een adaptief voordeel. Voordelige varianten van een gen (allelen) ontstaan in een populatie door mutaties of door het inbrengen van nieuw genetisch materiaal door pollen of zaden. Via overerving neemt het aandeel van deze varianten dan toe van generatie op generatie, omdat ze relatief succesvol zijn onder de heersende omgevingscondities. Zo zullen individuen met genetische varianten die resulteren in latere bladontluiding frequenter voorkomen in koudere klimaten dan in warmere klimaten. Dit proces van natuurlijke selectie resulteert in adaptieve verschillen tussen populaties die aangepast zijn aan verschillende omgevingen. Hoe groter de omgevingsverschillen, hoe groter de kans op lokale adaptatie en op adaptieve differentiatie tussen verschillende populaties.

Herkomstgebieden moeten lokale adaptatie weerspiegelen

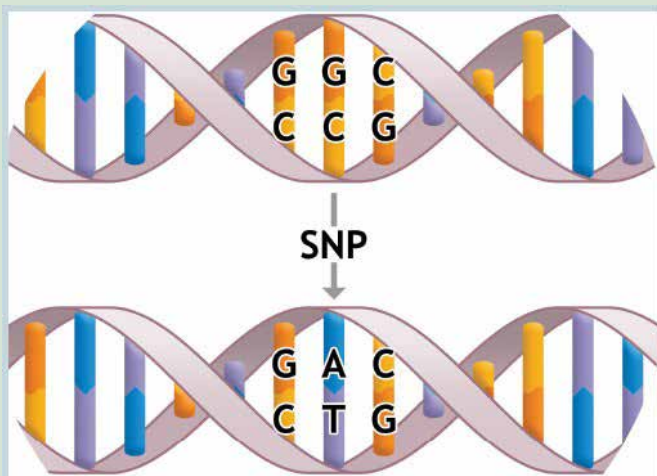
In Europa kennen we een systeem dat bosplantsoen, of bosbouwkundig teeltmateriaal, voorziet van een certificaat dat de herkomst ervan aanduidt. Zo zorgt de wetgever ervoor dat de koper weet heeft van de oogstplaats van het zaad waaruit bosplantsoen wordt opgekweekt. Dit is niet onbelangrijk, omdat de slaagkansen en de vitaliteit van een aanplant veelal hoger zijn als het plantsoen aangepast is aan de lokale standplaatscondities zoals de bodemvruchtbaarheid en het klimaat (Savolainen et al. 2007). Dit fenomeen heet lokale adaptatie en ontstaat doordat populaties van bomen en struiken zich gedurende vele generaties aanpassen aan hun standplaats door natuurlijke selectie (Box 1). Sinds het uitvaardigen van de EU richtlijn van 2000 omtrent het verhandelen van bosplantsoen moeten alle landen in Europa zogenoemde herkomstgebieden afbakenen. Dit zijn gebieden waarbinnen het verplaatsen van bomen en struiken verondersteld wordt geen negatieve invloed te hebben op hun vitaliteit, in tegenstelling tot verplaatsingen tussen herkomstgebieden. Zo werd Vlaanderen op basis van bodem- en vegetatiekenmerken opgedeeld in vijf herkomstgebieden (Zandstreek, Kempen, Brabants District West, Brabants District Oost en Laag Maasplateau), waarvan de laatste drie doorlopen in Wallonië (Figuur 1). Voor boomkwekerijen brengt het opkweken van vijf aparte herkomsten per soort voor de Vlaamse markt een extra kost met zich mee, zowel administratief als teelttechnisch. Naast economische argumenten zijn er evenwel ook biologische argumenten om de huidige afbakening in vraag te stellen. Men kan zich inderdaad de vraag stellen of omgevingsverschillen tussen de Belgische herkomstgebieden voldoende groot zijn om daadwerkelijk lokale adaptatie in de hand te werken. Met een gemiddelde oppervlakte van ca. 4.650 km² behoren de Belgische herkomstgebieden immers tot de allerkleinsten in de wereld. Zo is de gemiddelde oppervlakte van een herkomstgebied in Frankrijk, Groot-Brittannië en Brits-Columbia (Canada) respectievelijk 35.500 km², 57.500 km² en 300.000 km². Genetisch onderzoek kan uitwijzen of populaties afkomstig van verschillende herkomstgebieden adaptieve genetische verschillen vertonen, en of de populaties dus aangepast zijn aan de in het herkomstgebied heersende omgevingsomstandigheden.

De Belgische herkomstgebieden onder de loep

Zoals alle boomsoorten in België zijn ook Zwarte els *Alnus glutinosa* en Spokehouthout of Vuilboom *Fragula alnus* onderworpen aan het herkomstprincipe. Om de huidige indeling van België in herkomstgebieden te evalueren, gingen we na of populaties van Zwarte els en Spokehouthout adaptieve verschillen vertonen tussen de herkomstgebieden. Met dit doel voor ogen werden bladstalen verzameld in vijf van de zeven Belgische herkomstgebieden (Zandstreek, Kempen, Brabants District West, Brabants District Oost en Ardennen, Figuur 1). Een totaal van drie populaties per herkomstgebied en vijftien bomen per populatie werden als dusdanig bemonsterd. Naast de vijf herkomstgebieden werden ook populaties van twee buitenlandse regio's bemonsterd: een Noord-Europese regio (Sjaelland in Denemarken voor Zwarte els en Medelpad in Zweden voor Spokehouthout) en een Zuid-Europese regio (Toscane in Italië voor beide soorten). Deze buitenlandse populaties

Box 2: SNPs

Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) zijn net zoals andere genetische merkers stukjes van het DNA die kunnen variëren tussen individuen. Het DNA wordt weergegeven aan de hand van de genetische code, een combinatie van de vier letters A, C, G en T. Deze vier letters staan voor de vier basen adenine, cytosine, guanine en thymine en zijn de bouwstenen van het DNA. Een SNP is een variatie van slechts één base en daarmee de eenvoudigste genetische merker. SNPs komen gemiddeld elke 300-500 basen voor en zijn daarom gemakkelijk te vinden in het DNA. Ze kunnen bovendien ontstaan zijn door zowel neutrale als adaptieve processen en zijn dus ideaal om patronen van lokale adaptatie op te sporen in het DNA.



dienden als referentiekader: wegens de grotere klimatologische en wellicht ook andere omgevingsverschillen worden meer adaptieve verschillen tussen populaties verwacht op een continentale dan op een lokale Belgische schaal.

Genetische evaluatie van het herkomstgebiedsprincipe

Genetische verschillen tussen populaties kunnen het gevolg zijn van de hier eerder besproken natuurlijke selectie (de basis voor adaptieve verschillen), maar ook van neutrale genetische processen (Crandall et al. 2000). Deze neutrale processen omvatten het toevallig verlies van genetische varianten (allelen) door genetische drift, mutaties en de uitwisseling van allelen tussen populaties via pollenbestuiving of zaadverbreiding (genmigratie). Deze neutrale genetische verschillen kunnen belangrijke informatie geven over de totale genetische diversiteit binnen populaties en over de mate van genetische verbondenheid van populaties, maar ze onthullen weinig over de mate van adaptatie. Zo is er tussen populaties die weinig verschillen inzake neutrale genetische samenstelling in de regel een goede uitwisseling van allelen via pollen of zaden, wat wijst op een hoge verbondenheid tussen deze populaties. Omgekeerd wijze grote verschillen in genetische samenstelling tussen populaties op weinig uitwisseling van genetisch materiaal. Hoe kunnen we nu adaptieve genetische verschillen (die belangrijk zijn voor de afbakening van herkomstgebieden) onderscheiden van neutrale genetische verschillen (die geen belang hebben voor de afbakening)? Neutrale processen zoals genmigratie beïnvloeden het volledige genoom

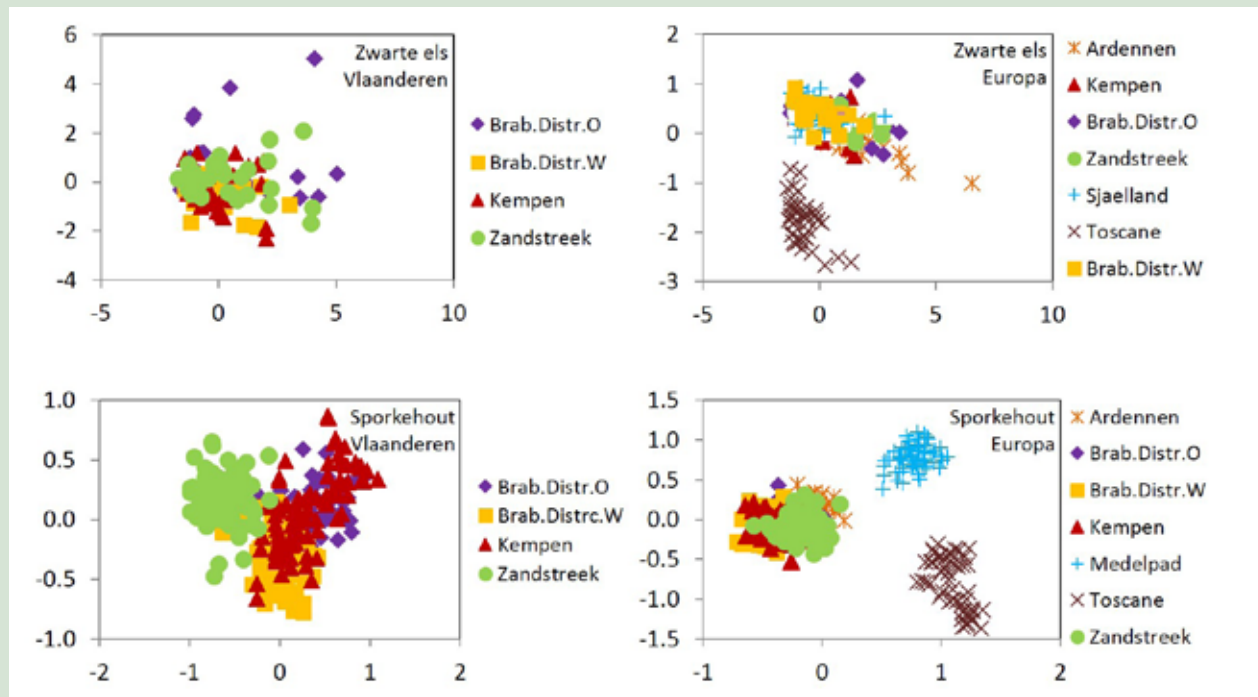
(het volledig genenbestand) van een organisme, terwijl natuurlijke selectie eerder beperkt blijft tot de specifieke loci (plaatsen in het genoom) die aan de basis liggen van plantenkenmerken onder selectie (zoals bijvoorbeeld het tijdstip van bladontluiking of de tolerantie tegen droogte). In tegenstelling tot neutrale processen resulteert natuurlijke selectie op die manier in een uitzonderlijk hoge differentiatie tussen populaties in contrasterende lokale omstandigheden voor specifieke loci onder selectie (Beaumont & Balding 2004). DNA-merkers zoals SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms, **Box 2**) kunnen gebruikt worden om adaptieve genetische verschillen te detecteren in het genoom. Genen bestaan uit exonen, stukken DNA die vertaald worden naar eiwitten en daarom rechtstreeks plantenkenmerken beïnvloeden, en intronen, stukken DNA die niet vertaald worden en dus niet rechtstreeks bepalend zijn voor plantenkenmerken. Omdat exonen meer bijdragen tot de variatie in plantenkenmerken, bevinden loci onder selectie zich veelal in de exonen van het genoom.

Wij gingen na in hoeverre populaties van Zwarte els en Sporkehout genetisch verschillen tussen herkomstgebieden en dit zowel wat betreft neutrale als adaptieve genetische diversiteit. Uit de bladstalen werd DNA geëxtraheerd dat vervolgens geanalyseerd werd om de genetische samenstelling van elk individu te bepalen. Een totaal van 1990 en 183 SNPs werd gebruikt voor de genetische analyses van respectievelijk Zwarte els en Sporkehout. De SNPs van Zwarte els zijn willekeurig verspreid over het genoom en vertegenwoordigen daarom zowel intronen als exonen, terwijl voor Sporkehout SNPs specifiek in de exonen van het genoom werden voorgeselecteerd. Daarom verwachten we meer SNPs in genen onder selectie in Sporkehout dan in Zwarte els. Indien de huidige Belgische herkomstgebieden als gevolg van natuurlijke selectie door de omgeving daadwerkelijk adaptieve verschillen weerspiegelen, verwachten we bovendien meer SNPs in genen onder selectie tussen de herkomstgebieden dan binnen de herkomstgebieden. Binnen herkomstgebieden verwachten we zoals hoger al aangegeven immers beperkte adaptieve verschillen tussen populaties, omdat gelijkaardige omgevingscondities (bodem en klimaat) heersen binnen herkomstgebieden. Wegens de grote omgevingsverschillen tussen België, Zuid-Europa en Noord-Europa verwachten we ten slotte meer adaptieve verschillen op continentale dan op lokale schaal.

De adaptieve genetische differentiatie werd bepaald op basis van een 'outlier' (uitschieter) analyse in het programma BAYESCAN, dat op zoek gaat naar loci met uitzonderlijke patronen van genetische differentiatie tussen populaties. De neutrale genetische differentiatie werd bepaald met behulp van een Principal Coordinates Analysis (PCoA), een ordinatietechniek die toelaat de neutrale genetische variatie te visualiseren op basis van slechts enkele assen. Individuen die dicht bij elkaar gelegen zijn in de PCoA grafiek lijken genetisch meer op elkaar dan individuen die verder van elkaar gelegen zijn.

Neutrale en adaptieve genetische differentiatie tussen de herkomstgebieden

Op basis van de neutrale SNPs bij Sporkehout werden binnen Vlaanderen vier clusters afgebakend (**Figuur 2**). Deze clusters komen overeen met de Vlaamse herkomstgebieden. Er lijken dus op zijn minst neutrale genetische verschillen te bestaan



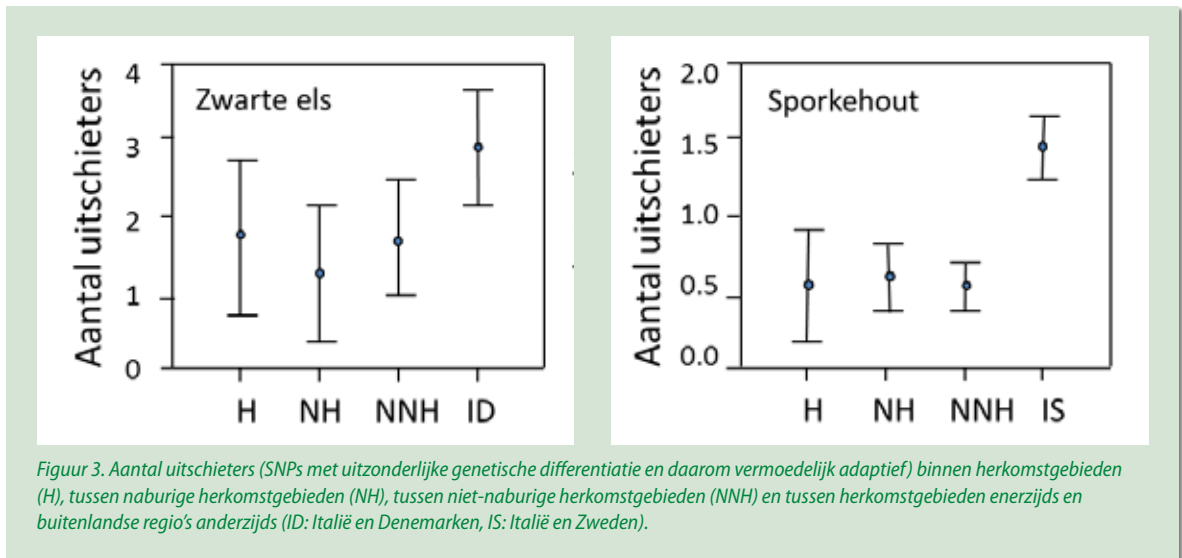
Figuur 2. Neutrale genetische verschillen tussen individuen gebaseerd op een PcoA, waarbij de x- en de y-as de SNPs vertegenwoordigen. Hoe verder de individuen van elkaar liggen, hoe meer ze genetisch verschillen.



Kenmerkend aan Sporkehout is de verkleuring van de vruchten tijdens het rijpingsproces: van groen naar rood en tenslotte zwart. De rijpe bessen worden vooral gegeten door vogels, zoals de Merel, de Grote lijster en de Fazant, maar ook knaagdieren lusten de vruchten en dragen zo bij tot de verbreiding van de zaden. (foto: Wim Dirckx)

tussen populaties uit verschillende herkomstgebieden. Die zijn wellicht het gevolg van het feit dat er meer genetisch materiaal wordt uitgewisseld tussen nabije populaties binnen een herkomstgebied dan tussen de verder van elkaar gelegen populaties van verschillende herkomstgebieden. Dit effect kon inderdaad verwacht worden bij Sporkehout omdat de bestuiving door insecten gebeurt. Insecten hebben een beperkte actieradius en brengen enkel pollen over tussen nabijgelegen populaties. Bij Zwarte els merken we op basis van de neutrale SNPs daarentegen geen clusters op binnen Vlaanderen (Figuur 2). Omdat Zwarte els door de wind bestoven wordt, kunnen de pollen, en dus het genetisch materiaal, grotere afstanden overbruggen waardoor alle elzenpopulaties voor wat betreft neutrale genetische diversiteit sterk gelijkend zijn. Op continentale schaal kunnen drie clusters opgemerkt worden bij Sporkehout (België – Zweden – Italië) en twee bij Zwarte els (België – Italië). Deze genomewijde verschillen zijn wellicht ontstaan omwille van de barrières van de Alpen en de Baltische zee die alle genmigratie (zowel door pollen als door zaden) grotendeels onmogelijk maken.

Wat betreft de SNPs onder selectie (uitschieters), toont de BAYESCAN analyse een totaal van 16 (0,8%) en 7 (4,4%) uitschieters in Zwarte els en Sporkehout in België, wat wijst op beperkte adaptieve verschillen tussen populaties binnen België als gevolg van natuurlijke selectie. Het groter percentage uitschieters in Sporkehout was te verwachten gezien de pre-selectie van SNPs gelegen in exonen. Indien de herkomstgebieden door natuurlijke selectie adaptieve verschillen weerspiegelen, verwachten we meer adaptieve differentiatie tussen populaties van verschillende herkomstgebieden dan tussen populaties binnen de herkomstgebieden. Het aantal uitschieters tussen populaties van verschillende herkomstgebieden (NH en NNH in Figuur 3) bleek echter zeer beperkt vergeleken met het aantal uitschieters tussen populaties binnen



herkomstgebieden (H in **Figuur 3**). Het aantal SNPs onder selectie was wel aanzienlijk wanneer de Belgische herkomstgebieden werden vergeleken met de Europese referentieregio's (ID en IS in **Figuur 3**), wat te verwachten was gezien de sterke klimatologische verschillen op continentale schaal. De contrasterende Europese regio's vertonen dus zeer duidelijk adaptieve verschillen met mogelijke vitaliteitseffecten wanneer plantgoed ver van zijn oorsprong geplant wordt, maar binnen Vlaanderen zijn de verschillen eerder beperkt. Voor Zwarte els werden, analoog aan de beperkte verschillen in SNPs onder selectie, slechts beperkte verschillen in plantenkenmerken gevonden tussen populaties van verschillende herkomstgebieden (De Kort et al. 2014). Zo vertoonden planten afkomstig uit populaties van verschillende herkomstgebieden weinig variatie in bladontluiding, groei en diameter wanneer ze opgekweekt werden in een identieke omgeving (De Kort et al. 2014).

Onze bevindingen wijzen op verwaarloosbare adaptieve verschillen tussen populaties behorend tot verschillende herkomstgebieden en moedigen een herziening van de

huidige indeling van België in herkomstgebieden aan. Gezien de klimatologische verschillen tussen Vlaanderen en Wallonië, waar de hoogteligging zorgt voor lagere temperaturen, lijkt een uitbreiding naar maximum twee grote herkomstgebieden, ten noorden en ten zuiden van Sambre en Maas, een ecologisch en economisch relevant alternatief. De expansie van de huidige herkomstgebieden zou immers de kosten voor boomkwekers aanzienlijk verlagen zonder te moeten inboeten aan productiviteit of vitaliteit. We hebben echter slechts twee soorten bestudeerd. Hoewel de twee studiesoorten verschillende levensgeschiedenissenkenmerken vertegenwoordigen (bv. pollen- versus insectenbestuiving), zou bijkomend onderzoek naar adaptatie in andere houtige soorten en in alle zeven herkomstgebieden uitsluitel kunnen geven over de herindeling van België in herkomstgebieden. Door toekomstig genetisch onderzoek bovendien te combineren met veldproeven kan worden nagegaan of genetische uitschietanalyses getrouw vitaliteitsverschillen tussen populaties weerspiegelen, zoals het geval blijkt te zijn bij Zwarte els.

Hoe genetische diversiteit optimaal exploiteren binnen grotere herkomstgebieden?

Voor de aanplant van herkomstgebonden bomen en struiken wordt gebruik gemaakt van een beperkt aantal officieel erkende zaadbronnen. Dit zijn bomen met een goede zaadopbrengst, vaak gebundeld in een zaadboomgaard om het oogsten te vereenvoudigen en zodoende de prijzen van gecertificeerd plantsoen enigszins te drukken. Door de herkomstgebieden uit te breiden bestaat echter het gevaar dat kwekers uit kostenoverwegingen slechts enkele zaadbronnen gaan gebruiken voor de aanplant in heel Vlaanderen, wat nefast kan zijn voor de genetische diversiteit in aangeplante hagen, bomenrijen en bossen. Genetische verarming verlaagt immers de weerstand tegen (nieuwe) ziekten en vermindert het vermogen van populaties om zich aan te passen aan een toekomstig klimaat (Millar et al. 2007). Er zijn namelijk genetische varianten nodig die voordelig zijn in een warmer klimaat (bv. resulteren in een vroegere bladontluiding en droogteresistentie) en ziekteresistentie in de hand werken. Het belang van genetische diversiteit weerspiegelt zich



Sporkehout is een van de weinige waardplanten van het Boomblauwtje en speelt dus een belangrijke rol bij de voortplanting van deze vlinder. (foto: Vilda/Rollin Verlinde).

bijvoorbeeld in de ernst van de essenziekte, veroorzaakt door de exotische schimmel *Hymenoscyphus pseudoalbidus* ingevoerd in Europa via geïnfecteerd plantenmateriaal, die ook in Vlaanderen zijn tol eist (McKinney et al. 2014). Ook populaties van Zwarte els worden bedreigd door een pathogene schimmel, *Phytophthora alni*, die verantwoordelijk is voor de recente afname van Zwarte els in heel Europa. De elzenziekte komt voornamelijk op na warme winters en wordt dus verwacht te escaleren naarmate het klimaat opwarmt (Aguayo et al. 2014). Menselijke activiteiten verhogen niet alleen de transmissie van ziekten, maar versterken het versnipperd voorkomen van Europese loofbomen zoals de Gewone es,

Zwarte els, Gewone esdoorn, Gladde iep enz., en zijn zo medeverantwoordelijk voor een verhoogde gevoeligheid voor o.a. ziekten en droogte (Hemery et al. 2010). Door de aanplant van genetisch divers plantsoen kunnen we de nadelige gevolgen van ziekten en klimaatverandering in belangrijke mate indijken. Het is dus van zeer groot belang boomkwekers aan te moedigen of zelfs te verplichten om zaad afkomstig van verschillende regio's te gebruiken voor de opkweek van bosplantsoen. Dit kan bijvoorbeeld door de aanplant van genetisch diverse zaadboomgaarden verspreid over Vlaanderen (beperkt tot Vlaamse zaadbronnen) en Wallonië (beperkt tot Waalse zaadbronnen).

AUTEURS:

Hanne De Kort heeft in 2014 haar doctoraat in de biologische wetenschappen behaald en is nu aan de slag als postdoctoraal onderzoekster aan het CNRS in Frankrijk (CNRS Moulis). Dit artikel kwam tot stand naar aanleiding van haar doctoraat 'Adaptive differentiation in the European tree species *Frangula alnus* en *Alnus glutinosa*. Implications for seed zone delineation and climate change mitigation'.

Kristine Vander Mijnsbrugge werkt als bosbouwingenieur aan het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (INBO), waar ze autochtone bronpopulaties bestudeert en de aanleg van autochtone zaadboomgaarden verzorgt. Haar interesse in het onderzoek naar herkomstgebiedafbakening heeft een belangrijke rol gespeeld in het tot stand komen van dit artikel en de geassocieerde doctoraatsstudie.

Katrien Vandepitte werkt als postdoctoraal onderzoeker aan De onderzoeksgroep Plant Conservation & Population Biology (KU Leuven), waar ze het invasiepotentieel van exotische soorten en de onderliggende genetische en epigenetische mechanismen bestudeert. Ook was zij co-promotor van het bovengenoemde doctoraatsonderzoek.

Joachim Mergeay is hoofd van de onderzoeksgroep Genetische Diversiteit aan het INBO en is verbonden aan het Laboratorium voor aquatische ecologie, evolutie en natuurbehoud (KULeuven). Hij bestudeert de processen die genetische diversiteit beïnvloeden en hoe deze kennis toegepast kan worden in een duurzaam natuurbeleid en -beheer.

Olivier Honnay is hoogleraar conservatiebiologie aan de KU Leuven en was promotor van het onderzoek.

CONTACT:

Hanne De Kort, Departement Biologie, Plant Conservation and Population Biology, Kasteelpark Arenberg 31, 3001 Heverlee. E-mail: hanne.dekort@bio.kuleuven.be

Dank

Met dan aan Stefaan Moreels (INBO) voor zijn omvangrijke bijdrage aan het proeftuinexperiment en Kasper Van Acker (KU Leuven) voor zijn tussenkomst in de staalnames en de veldproeven. Dank aan ANB voor de gedeeltelijke financiering van dit onderzoek.

Summary:

JDE KORT H., VANDER MIJNSBRUGGE K., MERGEAY J., VANDEPITTE K. & HONNAY O. 2015. AN EVALUATION OF SEED ZONE DELINEATION USING POPULATION GENOMIC DATA ON BLACK ALDER *ALNUS GLUTINOSA* AND GLOSSY BUCKTHORN *FRANGULA ALNUS*. NATUUR.FOCUS 14(2): 58-63 [IN DUTCH]

Delineation of seed zones to preserve local adaptation is a common practice in forestry and restoration, as locally adapted plants generally possess relatively high levels of productivity and resistance. However, relatively small seed zones increase costs for administration and production of segregated cultivation of seed zone specific material, while potentially overestimating the degree of adaptive differentiation among the seed zones. We quantified the degree of genomic adaptation within and among Belgian seed zones for Black Alder *Alnus glutinosa* and Glossy Buckthorn *Frangula alnus*. The number of genetic outliers was not significantly larger among Belgian seed zones than within these seed zones, but was significantly larger between Belgian seed zones and distant European reference regions. The lack of adaptive divergence among Belgian seed zones supports an expansion of current seed zones. This would decrease costs for tree breeders considerably and increase genetic diversity underlying climate resilience and disease resistance given the plantation of genetically diverse seed gardens.

Referenties

Aguayo J, Elegbede F, Husson C, Saintonge F-X, & Marçais B. 2014. Modeling climate impact on an emerging disease, the *Phytophthora alni* induced alder decline. *Global change biology* 20: 3209-3221.
 Beaumont M.A. & Balding D.J. 2004. Identifying adaptive genetic divergence among populations from genome scans. *Molecular Ecology* 13: 969-980.
 Crandall K.A., Bininda-Emonds O.R.P., Mace G.M. & Wayne R.K. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 290-295.
 De Kort H., Mergeay J., Vander Mijnsbrugge K. et al. 2014. An evaluation of seed zone delineation using phenotypic and population genomic data on Black Alder *Alnus glutinosa*. *Journal of Applied Ecology* 51 (5): 1218-1227.

Hemery G.E., Clark J.R., Aldinger E. et al. 2009. Growing scattered broadleaved tree species in Europe in a changing climate: a review of risks and opportunities. *Forestry* 83: 65-81.
 Kaweckij T.J. & Ebert D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7: 1225-1241.
 McKinney L.V., Nielsen L.R., Collinge D.B. et al. 2014. The ash dieback crisis: genetic variation in resistance can prove a long-term solution. *Plant Pathology* 63: 485-499.
 Millar C.I., Stephenson N.L. & Stephens S.L. 2007. Climate change and forests of the future: managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications* 17: 2145-2151.
 Savolainen O., Pyhäjärvi T. & Knürr T. 2007. Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 595-619.