



Themanummer

Wat doet verstedelijking met fauna en flora?

Verstedelijking verandert levensgemeenschappen •

Hot in de city, lessen van een watervlo • Parasitisme en symbiose **in de stad**

Hot in the city: de stad als labo voor klimaatverandering?

Een casestudie op de watervlo *Daphnia magna*

Kristien I. Brans, Jessie Engelen, Caroline Souffreau, Robby Stoks & Luc De Meester

Vlaamse steden zijn gemiddeld warmer dan het omliggende buitengebied. Passen dieren zich aan deze opwarming genetisch aan? De stad lijkt een geschikte plaats om dat te onderzoeken. Zoetwatervlooiën van het genus *Daphnia* zijn kleine maar belangrijke diertjes in het zoetwatervoedselweb. Ze grazen op eencellige algen en dragen zo sterk bij tot heldere vijvers, zonder algenbloei. Ons onderzoek toont dat stadspopulaties genetisch sterk verschillen van populaties in het buitengebied.



Figuur 1. De watervlo *Daphnia magna* vormde voor onze studie de centrale testsoort om na te gaan of populaties die leven in warme stadsvijvers gekenmerkt zijn door een hogere warmtetolerantie dan hun soortgenoten die leven in vijvers in het buitengebied. (© Joachim Mergeay)

Het stedelijk hitte-eiland effect

Wereldwijd leeft meer dan 50% van de menselijke bevolking in de stad; een percentage dat de komende decennia zal stijgen (UN 2014). Naast omgevingsveranderingen zoals chemische verontreiniging en habitatfragmentatie die verstedelijking met zich meebrengt, wordt de stadsomgeving ook gekenmerkt door een hogere omgevingstemperatuur in vergelijking met de rurale gebieden er omheen (zie p. 52 in dit themanummer). Dit fenomeen staat bekend als het 'stedelijk hitte-eiland effect' (Oke 1973, Ward et al. 2016) en werd de afgelopen decennia uitgebreid bestudeerd. Hoewel andere omgevingsverstoringen zoals lucht- en bodempollutie en habitatfragmentatie sterk verschillen van stad tot stad, blijkt antropogene opwarming het meest universeel voorkomende fenomeen gelinkt aan verstedelijking. Door het gebruik van beton en warmte-absorberende bouwmaterialen, die overdag warmte opslaan en deze 's nachts opnieuw vrijgeven, maar ook door warmte genererend energieverbruik (bv. automotoren, verwarmings- en airconditioninginstallaties) is het warmer in de stad (Santamouris 2007).

Het is reeds aangetoond dat verstedelijking een grote impact heeft op de ecologie en de aanwezigheid van planten- en diersoorten (Parris 2016, zie ook p. 62 in dit themanummer). Maar omgevingsveranderingen in de stad zijn ook een motor voor evolutionaire aanpassingen (Palumbi 2001, Alberti 2015, McDonnell & Hahs 2015). Recente studies tonen aan dat evolutie binnen een kort tijds kader kan plaatsvinden en dat organismen zich genetisch kunnen aanpassen aan door de mens gedomineerde omgevingen (zogenaamde 'Urban Evolution', Johnson & Munshi-South 2017). Zo blijken stadsmereis meer stress-resistent dan merels van het buitengebied (Partecke et al. 2006, Costantini et al. 2014) en zijn urbane populaties van de hagedis

Anolis cristatellus in Puerto Rico evolutionair aangepast aan het voortbewegen op artificiële bodems door genetisch langere ledematen en een hoger aantal teenlamellen in vergelijking met de populaties buiten de stad (Whinchell et al. 2016). Ondanks het wereldwijd geobserveerde hitte-eiland effect is er echter weinig geweten over aanpassing aan hogere temperaturen in de stad (Chown & Duffy 2015). In onze studie zijn we geïnteresseerd in genetische verschillen in hittetolerantie tussen stads- en plattelandpopulaties.

Wat met water? Vijvers en het hitte-eiland effect

In tegenstelling tot de grote aandacht voor het stedelijke hitte-eiland effect in terrestrische ecosystemen op het land, was tot voor kort niets geweten over zulke effecten in vijvers en meren. Recent toonde ons onderzoeksteam aan dat ook stadsvijvers in Vlaanderen een hogere minimum-, maximum- en gemiddelde temperatuur hebben dan vijvers in het buitengebied (Brans et al. 2018, **Box 1**). Temperatuurverschillen zijn het meest uitgesproken in de lente en de zomer; de stijging in temperatuur loopt dan in stedelijke vijvers op tot +3,04 °C (gemiddelde dagtemperatuur) en +3,69 °C (maximum dagtemperatuur). Voor koudbloedige organismen, die hun eigen lichaamstemperatuur niet actief regelen (bv. watervlooiën en larven van waterjuffers, Angilletta 2009), kan deze temperatuursverhoging voor evolutionaire veranderingen zorgen. Bij koudbloedige organismen resulteert een hogere temperatuur in een verhoogde stofwisseling of metabolisme en bijgevolg in een hogere behoefte aan voedsel en zuurstof. Bovendien zorgt een hogere temperatuur voor een verminderde oplosbaarheid van zuurstof in het water, waardoor de zuurstofstress bij aquatische organismen nog toeneemt. Potentieel werkt de combinatie van temperatuurstress en zuurstoflimitatie de evolutie

van hittetolerantie in de hand (Daufresne et al. 2009, Forster et al. 2012).

Evolutie van een verhoogde hittetolerantie kan via verschillende mechanismen. Zo kunnen er aanpassingen zijn op het niveau van fysiologische en biochemische processen, zoals een verhoogde concentratie aan hemoglobine voor een efficiënter transport van zuurstof of een verhoogde concentratie van stress-proteïnen (zogenaamde ‘heat-shock’ proteïnen, die andere eiwitten beschermen tegen degradatie bij hoge temperaturen). Maar we kunnen ook aanpassingen verwachten in andere kenmerken, zoals levensgeschiedenis- of gedragskenmerken. Levensgeschiedenissenkenmerken zijn kenmerken zoals de leeftijd en grootte waarbij de dieren volwassen worden of het aantal nakomelingen dat ze produceren. Zij bepalen letterlijk het levensritme van een individu. In het kader van hittetolerantie kan onder meer een kleinere lichaamslengte voordelig zijn, omdat het in een kleiner lichaam gemakkelijker is om voldoende zuurstof naar alle lichaamsdelen te brengen. Hoewel dit onderzoeksdomein recent veel aandacht geniet om veranderingen bij soorten in een snel veranderende wereld beter te begrijpen, kijken de meeste studies op een grote ruimtelijke schaal (bv. tropen vs. gematigde zone). Er is tot nog toe weinig geweten over veranderingen in het levensritme van soorten langs lokale verstoringsgradiënten, zoals verstedelijking. Vanuit het SPEEDY-project hebben we rond dit kennishiaat gewerkt door watervlopopulaties uit stedelijk en landelijk gebied te vergelijken.

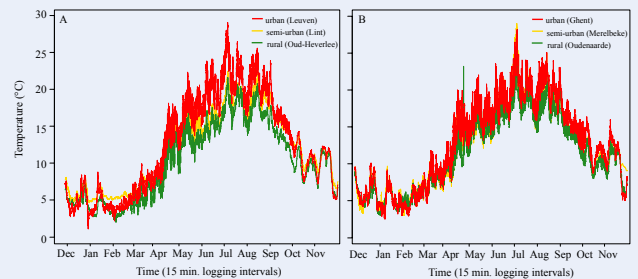
Watervlo als ecologisch relevant proefkonijn

In deze studie focussen we op de watervlo *Daphnia magna* (Cladocera, **Figuur 1**). Deze soort vervult een belangrijke rol in vijversystemen: *Daphnia magna* is onze grootste watervlo en is

Box 1: Opgewarmde stadsvijvers

Het stedelijk hitte-eiland effect werd tot dusver vooral intensief bestudeerd voor landecosystemen (De Ridder K., Maiheu B., Wouters H. & van Lipzig N. 2015. Indicatoren van het stedelijk hitte-eiland in Vlaanderen. MIRA, MIRA/2015/05, VITO. Raadpleegbaar op www.milieurapport.be, Ward et al. 2016). Wereldwijd rapporteren onderzoekers hogere temperaturen in de stad in vergelijking met het buitengebied. Zo ook in Vlaanderen: het Milieurapport Vlaanderen in 2015 (www.milieurapport.be, De Ridder et al. 2015) rapporteert dat Vlaamse steden gemiddeld 2 tot 5 °C warmer zijn dan het buitengebied, met opgemeten verschillen tot wel 8 °C. Maar wat met water-ecosystemen zoals kleinere vijvers in de stad? Omdat water een hoge warmtecapaciteit heeft en dus traag opwarmt en afkoelt, nam men vaak aan dat ze minder onder invloed zouden staan van het stedelijke hitte-effect. Een recente door ons uitgevoerde studie toont echter aan dat dit helemaal niet zo is (Brans et al. 2017a, Brans et al. 2018). We installeerden 30 thermometers met automatische gegevensopslag in zowel urbane, semi-urbane, als rurale vijvers verspreid in Vlaanderen. Ze registreerden om de 15 minuten de watertemperatuur 15 cm onder het

waterooppervlak gedurende een volledig jaar. Vijvers met hoge percentages bebouwing in een omtrek van 50 m worden gekenmerkt door een hogere minimum-, maximum- en gemiddelde watertemperatuur dan vijvers omgeven door weinig bebouwing. Voor alle drie de variabelen geldt dat opwarming het meest uitgesproken is in de lente en in de zomer.



Figuur. Voorbeelden van temperatuurprofielen voor stedelijke (rood), semi-stedelijke (geel) en niet-stedelijke (groen) vijvers in de regio's Leuven (links) en Gent (rechts); metingen gedurende een jaar (november 2014-november 2015) (Figuur uit: Brans et al. 2018).

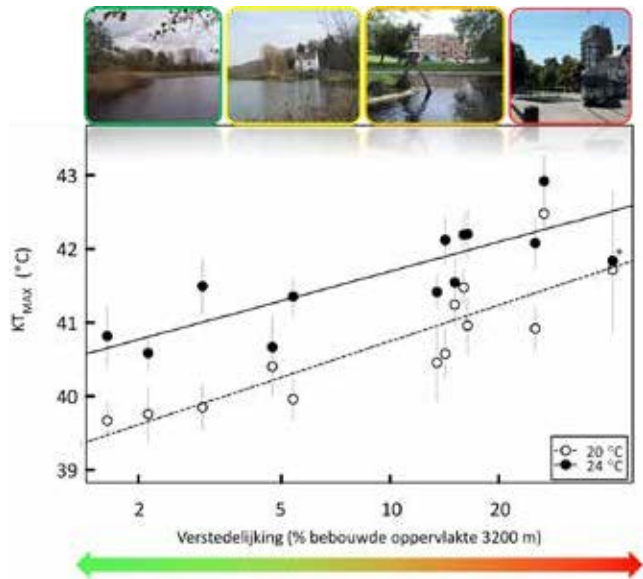
essentieel voor het behouden en stabiliseren van een heldere toestand in vijvers en meren. Ze begrazen algen (fytoplankton) en bevorderen zo de groei van waterplanten in hun concurrentie met algen. Het verdwijnen van grote watervlooiën heeft gevolgen op het hele vijversysteem: een verminderde begrazing door *Daphnia* resulteert in een hogere algendensiteit. Bij toenemende opwarming is er bovendien een extra risico op het ontstaan van toxische algenbloei. Toxische blauwalgen hebben namelijk een hogere optimale temperatuur dan andere algen, waardoor ze tijdens intens warme periodes vaak de bovenhand krijgen. Toxische blauwalgen zijn schadelijk voor zowel mens als dier (Paerl & Huisman 2009). Beheersing van algen via begrazing door *Daphnia* wordt als een belangrijke ecosysteemdienst beschouwd. De watervlooiën staan in voor waterhelderheid, wat bijdraagt tot de habitatkwaliteit voor waterplanten, amfibieën en macro-invertebrata, tot de biodiversiteit en tot de aantrekkelijkheid van stadsvijvers (Hill et al. 2016).

Watervlooiën zijn niet enkel ecologisch heel belangrijk, het zijn ook uitstekende modelorganismen voor evolutionair-ecologisch onderzoek. Ze hebben een korte generatietijd, ze zijn makkelijk te kweken en, zeer handig voor onderzoek, ze kunnen zich ook niet-seksueel voortplanten. Onder gunstige milieuomstandigheden produceren watervloovrouwtjes nakomelingen die exact hetzelfde genetisch materiaal bevatten dan zichzelf; het zijn klonen van hun moeder. Dit betekent dat we in het labo, onder gunstige omstandigheden (goede voedselbron, geschikte lichtcondities) verschillende klonale lijnen van zowel stadspopulaties als rurale populaties in stand kunnen houden en verschillende generaties na elkaar kunnen opkweken, zodat we hun eigenschappen onder gestandaardiseerde omstandigheden kunnen vergelijken.

Klimaatopwarming: de stad als experiment?

Omdat de watervlooi zo'n belangrijke sleutelsoort is voor stadsbiotopen, is onderzoek naar haar aanpassingen aan de stadsomgeving ook potentieel relevant in het kader van de klimaatopwarming. Een van de scenario's van het IPCC-klimaatpanel (RCP8.5 scenario: hoge menselijke populatiegroei, lage inkomstentoe name, middelmatige snelheid aan technologische veranderingen en energie-intensiteitsverbeteringen) voorspelt een globale temperatuurstijging van +4 °C binnen honderd jaar (UN 2014). De geobserveerde opwarming in de stad gemeten voor zowel lucht- als watertemperaturen zit nu al rond die grootteorde. Dit maakt steden geschikt om te onderzoeken in hoeverre dieren- en plantengemeenschappen en -populaties in staat zijn zich aan te passen aan de verwachte globale temperatuurstijging. Dit kan door verschillende mechanismen: door genetische aanpassing van individuele soorten (d.i. evolutie), door flexibiliteit van individuele soorten zonder genetische aanpassing ('fenotypische plasticiteit' in het jargon) of door verschuivingen in de gemeenschap door een hoger succes van warmteminnende soorten met ofwel een hoger thermisch optimum of een bredere thermische tolerantiezone (zie p. 62 in dit themanummer).

Het stedelijke hitte-eiland effect veroorzaakt niet enkel een toename in gemiddelde temperatuur. Het vaker voorkomen van extreme temperaturen in de stad biedt perspectieven voor de studie van de invloed van hittegolven (Li & Bou-Zeid 2013,

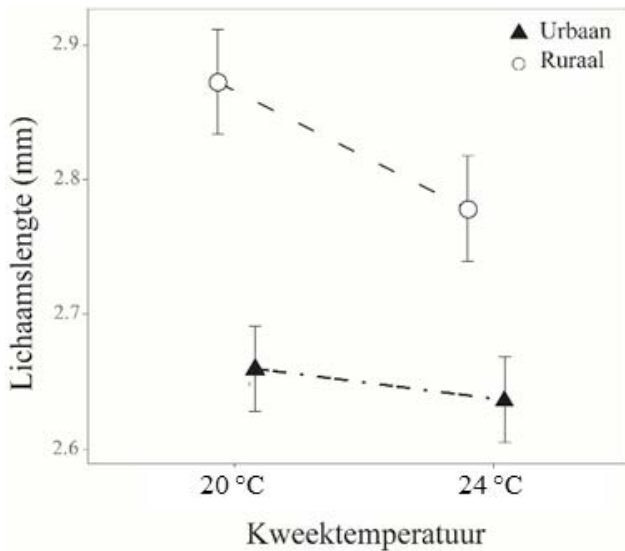


Figuur 2. Temperatuur die als kritische bovengrens (KT_{max}) geldt voor watervlooiën afkomstig uit 13 populaties in relatie tot de graad van verstedelijking rond de vijver waarin de populatie leefde (straal: 3.200 m). Witte symbolen geven de resultaten voor watervlooiën bij een lage opkweektemperatuur (20°C) en zwarte symbolen bij een hoge opkweektemperatuur (24 °C). Foutenvlag rond gemiddelde waarde is de standaardafwijking (n = 18). (Figuur uit Brans et al. 2017b). Er is een effect van kweektemperatuur, maar er is vooral een sterk effect van de herkomst van de klonale lijnen: er is een genetische differentiatie voor hittetolerantie langsheen de gradiënt van verstedelijking.

Wouters et al. 2017) en de mechanismen die planten en dieren in staat stellen om te springen met extreme weersomstandigheden die gepaard gaan met klimaatveranderingen (Beniston et al. 2007). We kunnen de stad zien als een laboratorium voor klimaatonderzoek. Een kanttekening die hierbij moet gemaakt worden is dat de temperatuurstijging in de stad op een veel kortere tijdschaal plaatsvindt dan de globale klimaatveranderingen en dat de stad ook door veel andere omgevingsveranderingen gekenmerkt wordt. Dat kan evolutionaire veranderingen versterken maar ook eventueel afzwakken, omdat de biodiversiteit in de stad geringer is en de soorten die er wel voorkomen eventueel minder gehinderd worden door concurrenten, predatoren en parasieten. Dit kan een groot verschil maken. Resultaten uit het onderzoek naar hitte-eilanden moeten dus met de nodige voorzichtigheid geëxtrapoleerd worden naar globale klimaatveranderingen. In de context van klimaatverandering worden vooral koudbloedige soorten, en vooral aquatische soorten, als meest kwetsbaar verondersteld (Deutsch et al. 2008, Daufresne et al. 2009, Paaijmans et al. 2013). Deze koudbloedigen vertegenwoordigen wel 99% van alle soorten (Wilson 1992).

Experimenteel vergelijkend onderzoek met watervlooiën

Bij het bestuderen van evolutionaire aanpassingen is het van groot belang een onderscheid te maken tussen zogenaamde acclimatisatie aan hogere temperaturen (een tijdelijke verhoogde tolerantie voor hogere temperaturen, zonder genetische verandering) en genetische adaptatie. Genetische adaptatie in de vorm van een hogere warmtetolerantie ontstaat wanneer verschillende



Figuur 3. Gemiddelde lichaamslengte van stedelijke populaties (met % bebouwde oppervlakte > 10, n = 8) en rurale populaties (met % bebouwde oppervlakte < 5, n = 5) *Daphnia magna* gekweekt bij 20 °C en 24 °C. Exemplaren uit stadspopulaties (driehoeken) zijn gemiddeld kleiner dan soortgenoten uit rurale (cirkels) populaties bij maturiteit. Deze verschuiving kon gelinkt worden aan een verschuiving naar een 'sneller' levensritme (Réale et al. 2010) als respons op verstedelijking.

genetische varianten ('genotypes') in de populatie een beetje anders reageren op temperatuur en de genotypes met een hogere hittetolerantie uiteindelijk toenemen in de populatie. Zo kan er uiteindelijk genetische differentiatie optreden tussen populaties in de stad, waar er een sterke selectie is voor warmtetolerantie, en het buitengebied, waar deze selectie afwezig is. Om genetische aanpassing aan een milieu aan te tonen, wordt in de evolutionaire ecologie vaak gebruik gemaakt van zogenaamde 'common garden' experimenten: je brengt individuen van de verschillende populaties onder dezelfde gestandaardiseerde laboratoriumomstandigheden (bv. temperatuur en voedsel) in kweek en kijkt of de verschillen in kenmerken tussen de populaties behouden blijven, ook na enkele generaties. Het houden van individuen onder identieke condities zorgt ervoor dat alle verschillen in kenmerken die het gevolg zijn van acclimatisatie verdwijnen en enkel de genetische verschillen overblijven. Dit is dan ook wat we hier gedaan hebben. Door watervlooien uit meerdere vijvers in de stadsomgeving en in het buitengebied rond verschillende steden naar hetzelfde laboratorium te brengen, kunnen we testen of watervlooien uit stadsvijvers een hogere hittetolerantie hebben en of dit een genetische basis heeft.

We bemonsterden dertien populaties van de watervlo *Daphnia magna* in dertien vijvers langs een gradiënt van verstedelijking. De graad van verstedelijking werd gemeten als het percentage bebouwde oppervlakte in een straal van 3.200 meter rond de vijver (zie p. 54 in dit themanummer). Per vijver isoleerden we zes vrouwtjes van verschillende genetische identiteit. Ze vormden de basis voor zes klonale lijnen die we verder kweekten en gebruikten in een experiment met in totaal 13 populaties x 6

klonale lijnen x 3 herhalingen x 2 temperatuursbehandelingen. Na twee generaties kweek bij 20 °C werd de helft van de watervlooien van bij de geboorte verder gekweekt bij 20 °C en de andere helft bij 24 °C. Hiermee bootsten we relevante condities na, aangezien de gemiddelde zomertemperatuur in vijvers in het buitengebied ca. 18-19 °C bedraagt en de gemiddelde temperatuur van stadsvijvers 3-4 °C hoger is (Box 1). Gedurende het experiment volgden wij elke klonale lijn op bij de twee temperaturen om zo de mate van flexibiliteit (de capaciteit tot acclimatisatie) als respons op de verhoogde temperatuur te meten.

De watervlooien werden opgevolgd en we maten een reeks kenmerken van ieder individu: lichaamslengte bij geboorte, lichaamslengte bij maturiteit, maturatietijd, aantal juvenielen in het eerste en tweede broed per vrouwtje, de tijd tot het afzetten van het eerste en tweede broed en de kritische bovengrens voor temperatuur (KT_{MAX}). KT_{MAX} is de temperatuur waarbij de watervlo niet langer kan bewegen. Omwille van zuurstofgebrek in de spieren vallen ze als het ware flauw en zinken naar de bodem van de waterkolom. De dieren zijn echter niet dood, want ze herstellen zich snel wanneer ze opnieuw bij een lagere temperatuur worden geplaatst. KT_{MAX} wordt gemeten door elke watervlo apart aan een graduele temperatuurstijging bloot te stellen (Geerts et al. 2015, Brans et al. 2017b). Op basis van de lichaamslengte bij de geboorte en bij maturiteit berekenden we hun lichaamsgroei. Op basis van het aantal juvenielen en de tijd nodig om deze af te zetten voor beide broedsels konden we via formules uit de vakliteratuur (Stearns 1992) ook de populatiegroei schatten. Voor de statistische analyses en andere methodologische informatie verwijzen we naar Brans et al. (2017b).

Big city life: evolutie van hittetolerantie en levensritme

Hittetolerantie

Met toenemende verstedelijkingsgraad rond de vijver vertonen de watervlooien zoals verwacht een verhoogde maximale hittetolerantie (KT_{MAX} , Figuur 2). Dit betekent dat er genetische differentiatie voor hittetolerantie optreedt tussen populaties als respons op verstedelijking. Wanneer we het verschil berekenen tussen de meest en de minst verstedelijkte populaties uit onze studie, zien we dat KT_{MAX} met ca. 2 °C verhoogt. Warmere kweektemperaturen (24 °C) induceren daarenboven een flexibele (dus niet genetische) toename in KT_{MAX} van ca. + 1,25 °C in beide groepen. Onze resultaten tonen duidelijk aan dat er thermische aanpassing is opgetreden als respons op verstedelijking, maar ook het optreden van thermische acclimatisatie als gevolg van een warmere temperatuur. Verrassend is dat het verschil tussen KT_{MAX} gemeten bij 24 °C en 20 °C voor alle populaties langs de urbanisatiegradiënt gelijkaardig is. Op Figuur 2 lopen de twee lijnen voor de twee temperaturen dan ook parallel. Dit wil zeggen dat de stadspopulaties weliswaar geëvolueerd zijn en een verhoogde hittetolerantie vertonen, maar dat de mate van flexibiliteit of acclimatisatie niet verschilt met de mate van verstedelijking.

Stedelijk levensritme

Naast een hogere hittetolerantie zagen we ook een opvallende verschuiving in lichaamslengte (Figuur 3), waarbij individuen



Langs gradiënten van verstedelijking werden vijvers bemonsterd op watervlooien en andere waterdiertjes. (© KristienBrans)

van stedelijke populaties genetisch kleiner blijven dan individuen van populaties uit het buitengebied. Dit kan een aanpassing zijn die bijdraagt tot de hogere hittetolerantie, maar kan ook onderdeel zijn van een meer overkoepelende aanpassing aan het stadsleven die verband houdt met het algemene 'levensritme' (Réale et al. 2010) van de dieren. We konden immers vaststellen dat stadspopulaties in vergelijking met populaties uit het buitengebied een verschuiving vertonen naar een 'snellere' levensstijl: stadswatervlooien blijven kleiner maar worden sneller volwassen en produceren ook sneller nakomelingen. Ze produceren meer nakomelingen en vertonen dus een hogere capaciteit tot populatie-aangroei.

Deze resultaten bevestigen onze verwachtingen: opwarming in de stad zorgt voor een genetisch verhoogde hittetolerantie en een snellere levensstijl in de watervlo *Daphnia magna*. De resultaten met betrekking tot hittetolerantie sluiten aan bij eerdere resultaten van ons team in het kader van onderzoek naar klimaatopwarming. Geerts et al. (2015) toonden aan dat watervlooien *D. magna* uit de jaren 2000 een hogere hittetolerantie hebben dan watervlooien uit de jaren 1960 ($KT_{MAX} = \text{ca. } +1 \text{ } ^\circ\text{C}$), parallel met de geobserveerde opwarming van de betreffende vijver met $+1,25 \text{ } ^\circ\text{C}$. Dergelijk onderzoek is mogelijk omdat watervlooien rusteieren produceren die naar de bodem van de vijver zakken en in de bodemsedimenten bewaard blijven. Door stalen dieper in het sediment te nemen kunnen we als het ware terug gaan in de tijd, zodat je analyses kan doen op levende dieren die een representatief monster zijn van populaties uit het verleden. De rusteieren kunnen in het labo onder gunstige omstandigheden opnieuw tot ontwikkeling gebracht worden.

Niet alleen watervlooien

Binnen het SPEEDY-project werden er ook voor andere soorten dan watervlooien aanwijzingen gevonden voor thermische aanpassing aan de stad. Zo bleken waterjuffers afkomstig uit de stad een hogere overleving te hebben wanneer ze gekweekt werden bij verschillende temperaturen in het laboratorium ($16 - 26 \text{ } ^\circ\text{C}$) dan waterjuffers uit niet-stedelijke populaties (Tüzün et al. 2017). Daarnaast werden ook interessante parallellen geobserveerd tussen evolutionaire en ecologische responsen in

zowel aquatische als terrestrische ecosystemen als gevolg van opwarming. Zo bleken niet alleen watervlooien evolutionair te 'verkleinen' (Brans et al. 2017a), maar vonden we ook een reductie van de lichaamsgrootte van de hele zoöplanktongemeenschap; in stadsvijvers domineren kleinere soorten en zijn grotere soorten vaker afwezig (Gianuca et al. 2018, zie ook p. 83 in dit themanummer).

Gevolgen voor ecosystemen en de respons op klimaatverandering

Evolutie van een hogere warmtetolerantie vergemakkelijkt waarschijnlijk de overleving van *Daphnia* populaties in de warmere stadsomgeving. Op die manier kan de ecosysteemdienst die ze leveren, namelijk het onder controle houden van algenbloei, gehandhaafd blijven. Maar het is ingewikkelder dan dit. De evolutie naar een kleinere lichaamslengte kan immers resulteren in een verminderde graasdruk op algen, omdat we weten dat grote zoöplanktonsoorten effectievere grazers zijn van algen dan kleine soorten. Daar staat dan weer tegenover dat de grotere capaciteit tot populatiegroei, als resultaat van het sneller levensritme, eventueel toch tot een efficiënte onderdrukking van algen kan leiden. Kortom, de genetische adaptatie van watervlo-populaties aan de stad heeft waarschijnlijk belangrijke gevolgen voor het functioneren van vijverecosystemen in de stad, maar hoe die gevolgen uitspelen zal moeten blijken uit verder onderzoek.

In ons verder onderzoek willen we ons naast het meten van de gevolgen van evolutie voor ecosysteemdiensten ook richten op een ander mogelijk gevolg van de genetische adaptatie van watervlooien aan de stadsomgeving. Watervlooien uit stadsvijvers, die al aangepast zijn aan hogere temperaturen, zouden zich bij verdere klimaatopwarming ook buiten de stad succesvol kunnen verbreiden en in competitie kunnen treden met de niet-stedelijke varianten. Uiteraard spelen daarbij nog andere factoren een rol. Tot nog toe hebben we ons studiewerk exclusief gericht op temperatuur, maar chemische pollutanten en zuurtegraad van het water kunnen mogelijk interfereren met de geobserveerde thermische responsen. Stof voor verder studiewerk.

Steden zijn een fascinerende bron van onderzoek, niet alleen omwille van de verschillende adaptaties die organismen ondergaan om zich aan te passen aan het stedelijk milieu, maar ook

omdat het stedelijk milieu ons mogelijk inzichten kan geven in de ecologische en evolutionaire gevolgen van toekomstige klimaatopwarming.

SUMMARY

Brans K.I., Stoks R., Engelen J., Souffreau C. & De Meester L. 2018. Hot in the city: the urban environment as a laboratory for climate change research. *Natuur.focus* 17(2): 69-74 [in Dutch].

Urban areas are warmer compared to their rural surrounding areas. This 'urban heat island' effect renders them particularly useful to test hypotheses on adaptations to future climate warming. We here summarize a common garden study using the water flea *Daphnia magna*, for which we found strong evidence of genetic differentiation between urban and rural genotype sets in response to the observed urban 'hot-tub' effect monitored in freshwater ponds in the region. Urban *Daphnia* have a higher heat tolerance (CT_{MAX}), have a smaller body size and are shifted along the pace-of-life axis towards a faster life history strategy. Interestingly, exposing genotypes of both urban and rural ponds to higher rearing temperatures (20 °C vs. 24 °C) lead to an almost identical thermal plasticity response for almost all measured traits, indicating the absence of evolution of plasticity. Adaptive evolution of mean trait values in city populations of this zooplankton species and the presence of genetic variation for the studied traits in both rural and urban populations indicate the potential for evolution to increased urbanization and ongoing climate warming. Detailed results can be found in Brans et al. (2017a,b) and Brans et al. (2018).

DANKWOORD

De auteurs danken Melissa Schepens en Carla Denis voor de technische hulp tijdens het experimentele werk. De auteurs danken ook het SPEEDY-consortium voor de aangename en zeer effectieve wetenschappelijke samenwerking en BELSPO, het Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek Vlaanderen en het Onderzoeksfonds van de KU Leuven voor de financiële steun.

AUTEURS

Kristien I. Brans en Jessie Engelen zijn doctoraatsstudenten, Caroline Souffreau is postdoctoraal onderzoeker en Luc De Meester is professor aan het Laboratorium voor Ecologie, Evolutie en Conservatiebiologie van het Departement Biologie van de KU Leuven. Robby Stoks is professor aan het Laboratorium voor Ecotoxicologie en Stress Ecologie van het Departement Biologie van de KU Leuven.

CONTACT

Kristien Brans
E-mail: kristien.brans@kuleuven.be

REFERENTIES

Alberti M. 2015. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 114-126.
Angilletta M.J. Jr. 2009. Thermal adaptation. A theoretical and empirical synthesis., Oxford University Press.
Beniston M. et al. 2007. Future extreme events in european climate: An exploration of regional climate model projections. *Climatic Change* 81: 71-95.
Brans K.I. et al. 2017a. Eco-evolutionary dynamics in urbanized landscapes: Evolution, species sorting and the change in zooplankton body size along urbanization gradients. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)* 372: 20160030.
Brans K.I. et al. 2017b. The heat is on: Genetic adaptation to urbanization

mediated by thermal tolerance and body size. *Global Change Biology* 23: 5218-5227.

Brans K. I. et al. 2018. Urban hot-tubs: Local urbanization has profound impacts on average and extreme temperatures in ponds. *Landscape and Urban Planning* (in druk).
Chown S.L. & Duffy G.A. 2015. Thermal physiology and urbanization: Perspectives on exit, entry and transformation rules. *Functional Ecology* 29: 902-912.
Costantini D. et al. 2014. Does urban life change blood oxidative status in birds? *Journal of Experimental Biology* 217: 2994-2997.
Daufresne M. et al. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 106: 12788-12793.
Deutsch C.A. et al. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 105: 6668-6672.
Forster J. et al. 2012. Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 109: 19310-19314.
Geerts A.N. et al. 2015. Rapid evolution of thermal tolerance in the water flea *Daphnia*. *Nature Climate Change* 5: 665-668.
Gianuca A.T. et al. 2018. Taxonomic, functional and phylogenetic metacommunity ecology of cladoceran zooplankton along urbanization gradients. *Ecography* 41: 183-194.
Hill M.J. et al. 2016. Urban ponds as an aquatic biodiversity resource in modified landscapes. *Global Change Biology* 23: 986-999.
Johnson M.T.J., Munshi-South J. 2017. Evolution of life in urban environments. *Science* 358: eaam8327
Li D., Bou-Zeid E. 2013. Synergistic interactions between urban heat islands and heat waves: The impact in cities is larger than the sum of its parts. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* 52: 2051-2064.
McDonnell M. J., Hahs A.K. 2015. Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. In: *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, vol 46. (ed. Futuyma DJ). Palo Alto, Annual Reviews.
Oke T. R. 1973. City size and the urban heat island. *Atmospheric Environment* 7: 769-779.
Paaijmans K.P. et al. 2013. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology* 19: 2373-2380.
Paerl H.W. & Huisman J. 2009. Climate change: A catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports* 1: 27-37.
Palumbi S.R. 2001. Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science* 293: 1786-1790.
Parris K.M. 2016. *Ecology of Urban Environments, UK*, Wiley-Blackwell Publishing.
Partecke J. et al. 2006. Stress and the city: Urbanization and its effects on the stress physiology in european blackbirds. *Ecology* 87: 1945-1952.
Réale D. et al. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)* 365: 4051-4063.
Santamouris M. 2007. Heat island research in europe: The state of the art. *Advances in Building Energy Research* 1: 123-150.
Stearns S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, London.
Tüzün N. et al. 2017. Microgeographic differentiation in thermal performance curves between rural and urban populations of an aquatic insect. *Evolutionary Applications* 10: 1067-1075.
UN 2014. World urbanization prospects: The 2014 revision: Highlights (st/esa/ser/Ai 352). New York, Department of Economic and Social Affairs, Population Division.
Ward K. et al. 2016. Heat waves and urban heat islands in europe: A review of relevant drivers. *Science of The Total Environment* 569-570: 527-539.
Wilson E.O. 1992. *The diversity of life: With a new preface (questions of science)*. Cambridge, Harvard University Press.
Winchell K.M. et al. 2016. Phenotypic shifts in urban areas in the tropical lizard *Anolis cristatellus*. *Evolution* 70:1009-1022.
Wouters H. et al. 2017. Heat stress increase under climate change twice as large in cities as in rural areas: A study for a densely populated midlatitude maritime region. *Geophysical Research Letters* 44: 8997-9007.