

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <http://www.researchgate.net/publication/286321786>

# Zijn onze Vlaamse bossen aangepast aan klimaatverandering? De impact van bosversnippering op de genetische diversiteit bij Zomereik

ARTICLE · DECEMBER 2015

---

READS

60

6 AUTHORS, INCLUDING:



[Hans Jacquemyn](#)

University of Leuven

177 PUBLICATIONS 4,317 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Karen Cox](#)

Research Institute for Nature and Forest

18 PUBLICATIONS 78 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Bart Muys](#)

University of Leuven

351 PUBLICATIONS 7,232 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Olivier Honnay](#)

University of Leuven

215 PUBLICATIONS 5,346 CITATIONS

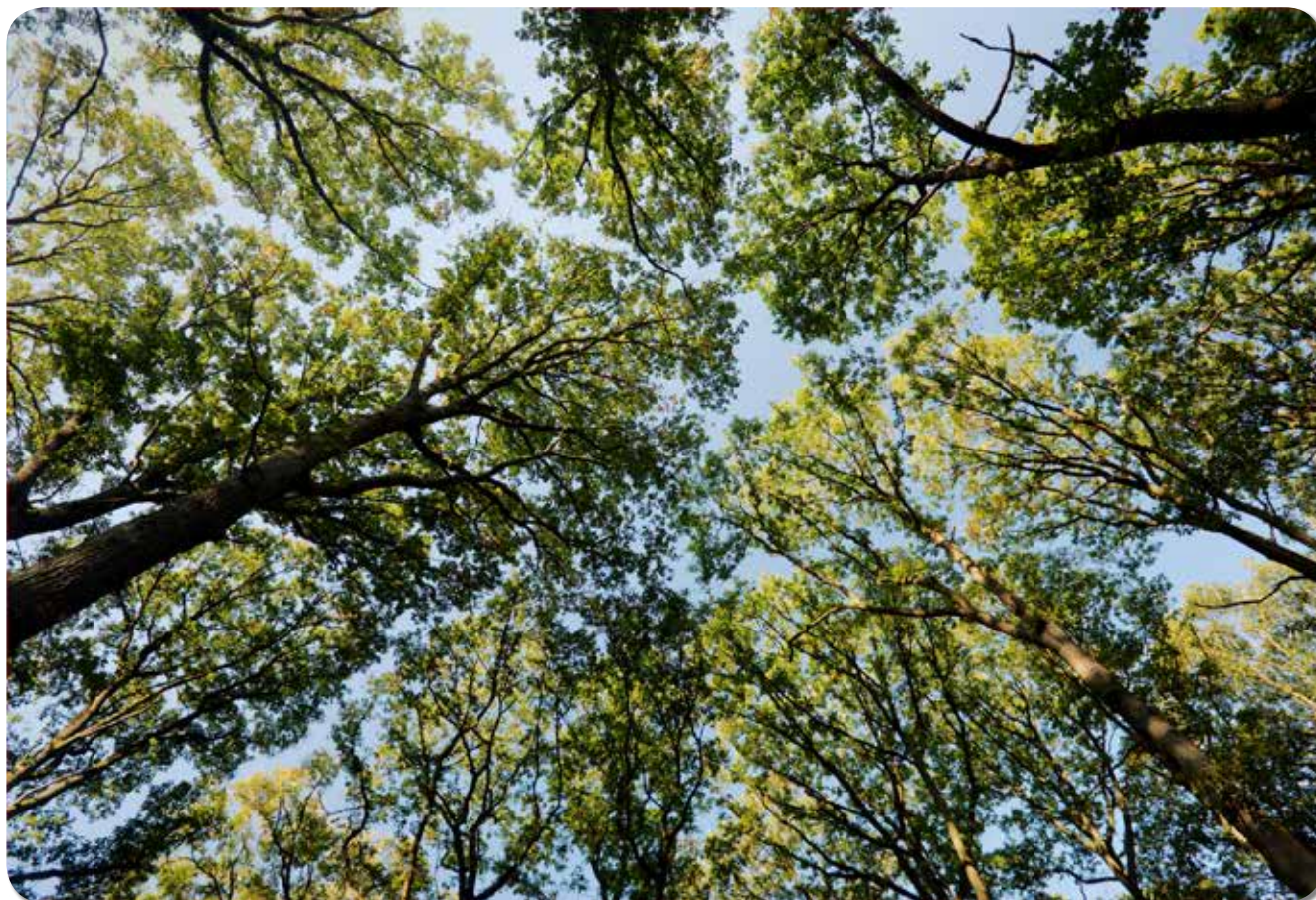
[SEE PROFILE](#)

# Zijn onze Vlaamse bossen aangepast aan klimaatverandering?

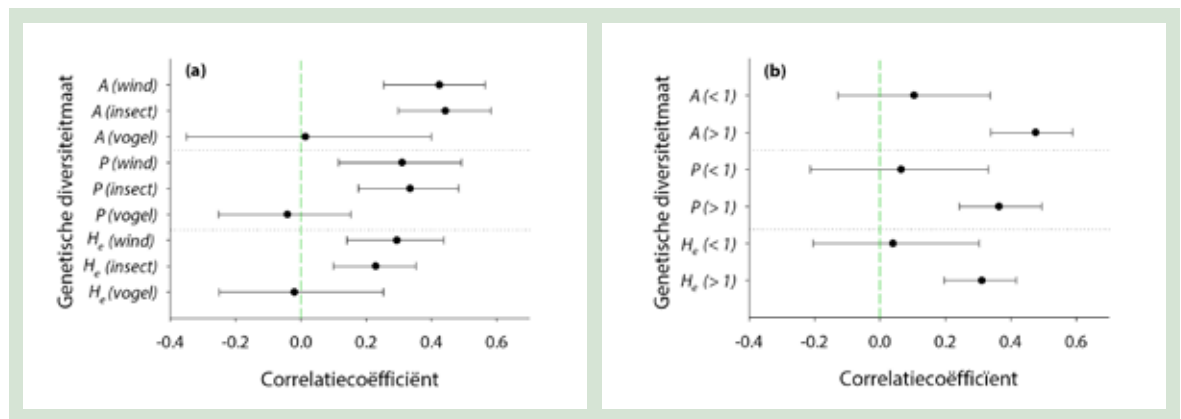
## De impact van bosversnippering op de genetische diversiteit bij Zomereik

*Guy Vranckx, Hans Jacquemyn, Karen Cox, Joachim Mergeay, Bart Muys & Olivier Honnay*

Met een bosindex van ongeveer 11% (146.381 ha) is Vlaanderen een van de bosarmste regio's van Europa. Bovendien zijn de meeste Vlaamse bossen vandaag klein en versnipperd, waardoor ze slechts kleine populaties van boomsoorten kunnen herbergen. Dit verhoogt het risico op het verlies van genetische diversiteit door processen zoals genetische drift en inteelt, wat op zijn beurt negatieve gevolgen heeft voor het aanpassingsvermogen van de boomsoorten op lange termijn. Wij gingen op basis van populatiegenetische technieken na hoe we de Vlaamse zomereikenopstanden op de beste manier kunnen verjongen om hun genetische diversiteit te vrijwaren.



*Zomereikenbos (foto: Vilda/Jeroen Mentens)*



Figuur 1. Gemiddelde correlatie ( $\pm$  95% betrouwbaarheidsinterval) tussen drie genetische diversiteitsvariabelen (A: allelendiversiteit, P: percentage polymorfe loci en  $H_e$ : verwachte heterozygositeit, zie **Box 1**) en populatiegroottes in 98 genetische studies. Een positieve correlatie betekent dat een grotere populatie een hogere genetische diversiteit vertoont. Bij de door wind- en insectbestoven soorten kon er bij alle diversiteitsvariabelen een positieve correlatiecoëfficiënt significant (niet door toeval) verschillend van nul (95% betrouwbaarheidsinterval overlapt niet met groene stippellijn) teruggevonden worden (1a). Daarnaast vonden we dergelijke significante correlaties enkel terug wanneer er reeds voldoende tijd na habitatfragmentatie verstreken was ( $> 1$  en  $< 1$ : respectievelijk meer en minder dan één generatie na fragmentatie, 1b).

## Genetische erosie in gefragmenteerde bossen?

Historische veranderingen in landgebruik zoals de aanleg van wegen, toenemende verstedelijking en intensivering van de landbouw hebben het uitzicht van bossen en natuurgebieden overal ter wereld ingrijpend veranderd. Niet alleen ging de totale oppervlakte van natuur en bos sterk achteruit, ook vielen aaneengesloten natuurlijke habitats uit elkaar in kleine, ruimtelijk van elkaar geïsoleerde stukjes of fragmenten. Dit proces, dat ook wel 'habitatfragmentatie' wordt genoemd, oefent een belangrijke druk uit op de leefbaarheid van plantenpopulaties. Cruciaal voor deze leefbaarheid is het behoud van een voldoende hoge genetische diversiteit (zie **Box 1**). Deze vormt immers de basis van alle biodiversiteit op aarde, doordat genen bepalen hoe een plant eruitziet, tot welke soort zij behoort en welke functie zij vervult in een ecosysteem. Deze genetische diversiteit loopt echter het risico om verloren te gaan wanneer de populatiegroottes en de uitwisseling van individuen (verbreiding van genen) beperkt worden door habitatfragmentatie. Onder zulke condities krijgen gefragmenteerde plantenpopulaties immers af te rekenen met processen zoals pollenlimitatie, genetische drift en inteelt (zie **Box 1**) die negatief inwerken op de genetische diversiteit van een soort (Honnay & Jacquemyn 2007).

Het was gedurende de afgelopen decennia een belangrijk twistpunt in de wetenschappelijke literatuur of bomen en struiken vatbaar zijn voor de nadelige effecten van habitatfragmentatie voor hun genetische diversiteit (Kramer et al. 2008). Houtige soorten hebben een lange levensduur, een groot aanpassingsvermogen, dikwijls overvloedige pollen- en zaadproductie en sterk potentieel voor verbreiding van die pollen en zaden (bv. door de wind). Daardoor werden houtige soorten traditioneel verondersteld minder gevoelig te zijn voor habitatfragmentatie dan andere plantensoorten (Hamrick 2004). Genetisch onderzoek heeft verder aangetoond dat populaties van de meeste boomsoorten een hoge genetische diversiteit herbergen, wat eveneens suggereert dat boomsoorten veel minder gevoelig zijn voor de versnippering van habitats dan kruidachtige gewassen. Bij recent onderzoek stelde men echter vast dat de genetische diversiteit,

het niveau van inteelt en de manier waarop genen verbreid worden, sterk verschillen tussen versnipperde en meer aaneengesloten bossen (Pautasso 2009, Bacles & Jump 2011). Op basis van een grondige statistische analyse van de resultaten van niet minder dan 97 struik- en boomsoorten konden wij de klassieke idee dat houtige soorten relatief resistent zijn tegen het verlies van genetische diversiteit verwerpen (Vranckx et al. 2012). Uit onze analyse kwam heel sterk naar voor dat bomen en struiken net zo gevoelig waren voor genetische erosie als kruidachtige soorten (Honnay & Jacquemyn 2007). Enkel bij houtige plantensoorten die door vogels bestoven worden (het gaat hier vooral om tropische boomsoorten) vonden we geen significante correlaties terug tussen de grootte van een boompopulatie en de genetische diversiteit van die populatie (**Figuur 1a**). Vogels zijn inderdaad geneigd om voedsel te zoeken in verschillende bosfragmenten en wisselen zo op een efficiënte manier pollen en zaden uit tussen populaties (Kramer et al. 2011). Intuïtief zou je een sterke uitwisseling van pollen ook verwachten bij door de wind bestoven soorten, aangezien zij grote hoeveelheden pollen produceren dat over grote afstanden door de wind verbreid kan worden. Iets wat door de vele hooikoortspatiënten in Vlaanderen volmondig beaamd zal worden, wanneer zij bij het begin van de lente ten prooi vallen aan het door de wind verbreide pollen van berk *Betula* spec. en els *Alnus* spec. Toch bleken in onze studie door wind bestoven boomsoorten in gefragmenteerde bossen te lijden aan een tekort aan pollen of pollenlimitatie (zie **Box 1**) en verlies aan genetische diversiteit, en dit op een niveau dat vergelijkbaar was met wat werd waargenomen bij door insecten bestoven boomsoorten zoals Wilde appel *Malus sylvestris* en Wilde lijsterbes *Sorbus aucuparia* (**Figuur 1a**). Een andere interessante vaststelling was dat de genetische effecten van habitatfragmentatie maar tot uiting kwamen als er al voldoende tijd (meer dan een generatie) verstreken was na habitatfragmentatie (**Figuur 1b**). In recent gefragmenteerde bossen is de genetische diversiteit van de adulte individuen vaak nog een weerspiegeling van het vroegere, niet-gefragmenteerde landschap. De lange levensduur van houtige gewassen en het feit dat processen zoals genetische drift en inteelt enkele generaties tijd nodig hebben om in te werken op gefragmenteerde



## BOX 1: Begrippen

**Allel:** Een bepaalde variant van een gen, die codeert voor een bepaalde erfelijke eigenschap van een organisme (bv. bloemkleur, bladgrootte). Bij Zomereiken kunnen er in elk individu telkens twee allelen per gen (op elk chromosoom één) worden teruggevonden (diploïde organismen). Wanneer een individu twee dezelfde allelen heeft voor een gen, dan wordt dit een **homozygoot individu** genoemd. Als het twee verschillende allelen heeft, spreekt men van een **heterozygoot individu**. Het allel dat in het laatste geval tot expressie komt wordt het dominante allel genoemd, het andere allel wordt het recessieve allel genoemd. Enkel in homozygote individuen kunnen recessieve allelen tot expressie komen, wat vooral van belang is wanneer er met een bepaald allel nadelige effecten of defecte eigenschappen verbonden zijn.

**Genetische diversiteit:** Het laagste niveau van biodiversiteit dat de variatie in het genetisch materiaal van een individu of populatie beschrijft. Genetische diversiteit kan op verschillende manieren gekwantificeerd worden. Zo kan de **allelische diversiteit** ( $A$ ) berekend worden door het totaal aantal verschillende allelen in een populatie te tellen. Daarnaast kan er ook gekeken worden naar het **percentage polymorfe loci** ( $P$ ), wat het percentage genen waarvoor meer dan één allel aanwezig is in de populatie kwantificeert. Een andere veel gebruikte maat is het verwachte percentage aan individuen in een populatie dat heterozygoot is voor een bepaald gen (**verwachte heterozygositeit**,  $H_e$ ).

**Effectieve populatiegrootte** ( $N_e$ ): De grootte van een equivalente theoretische populatie waarin elk individu een even grote kans op nakomelingen heeft. Enkel in een ideale populatie is de waargenomen censuspopulatiegrootte ( $N_c$ ) dus gelijk aan de effectieve populatiegrootte. In de meeste gevallen is  $N_e$  aanzienlijk kleiner dan  $N_c$  door afwijkingen van de ideale populatie (verschillen in voortplantingssucces, geen toevallige partnerkeuze, voortplanting tussen verwante individuen). Deze maat is vooral van belang voor de bepaling van de snelheid waarmee genetische drift zal inwerken op de genetische diversiteit van een populatie.

**Genetische drift:** Toevallige fluctuaties van de allelfrequenties in een populatie. Vooral in populaties met een kleine  $N_e$  zal slechts een fractie van de allelen van de oudergeneratie worden doorgegeven naar de nakomelingscohort. Welke allelen worden doorgegeven hangt af van kans effecten, maar zeldzame allelen (lage frequentie) lopen het grootste risico om uit een populatie te verdwijnen. Uiteindelijk leidt dit proces tot een verlies aan heterozygositeit in de populatie, waarbij per generatie een fractie  $1/2N_e$  verloren gaat. Daarnaast zal door het verdwijnen van zeldzame allelen ook het aanpassingsvermogen van kleine populaties aan nieuwe omgevingsomstandigheden sterk ingeperkt worden.

**Inteelt:** Reproductie tussen verwante individuen (inclusief zelfbestuiving), waardoor de heterozygositeit sneller afneemt dan verwacht in een ideale populatie. Zoals hierboven reeds aangehaald kan dit leiden tot het tot uiting komen van recessief schadelijke allelen in de homozygote toestand, wat de overlevingskans van een individu nadelig kan beïnvloeden (**inteeltdepressie**).

**Microsatellietmarker:** Korte stukjes niet-coderend DNA die veelvuldig herhaald worden binnen een individu. Aangezien microsatellieten hypervariabel zijn tussen individuen van dezelfde soort kunnen ze gebruikt worden als genetische vingerafdruk bij het uitvoeren van een **ouderschapsanalyse**. Bij dergelijke analyses worden de genetische profielen van adulte individuen en nakomelingen naast elkaar geplaatst en wordt de kans berekend dat een bepaalde boom de pollen- (vader) of zaaddonor (moeder) is van een zaailing.

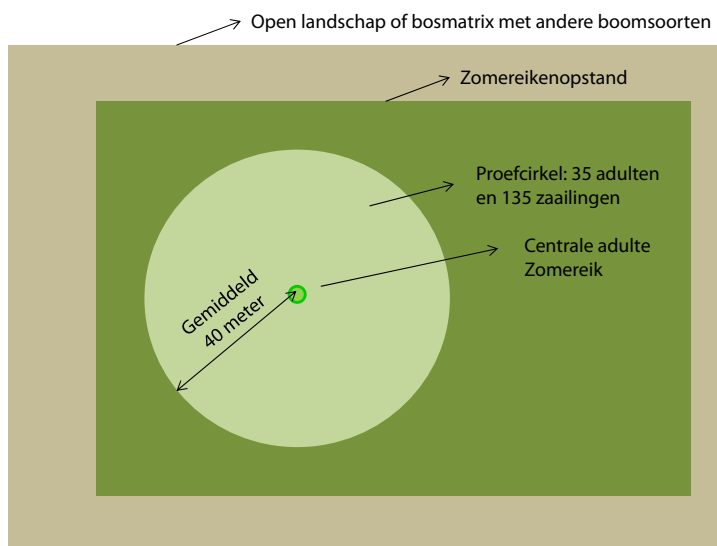
**Pollenlimitatie:** Proces dat optreedt wanneer het aantal pollendonoren dat bijdraagt tot de lokale pollenwolk te beperkt is om tot een genetisch kwalitatieve zaadsetting te komen na bestuiving. Een sterke uitwisseling van pollen van buiten een opstand (pollenimmigratie) kan de diversiteit aan pollen verhogen wanneer het aantal lokale reproductieve partners te klein is.

populaties impliceren dat recent gefragmenteerde populaties van bomen en struiken nog een deel van hun genetische diversiteit kunnen verliezen in de komende decennia. Ze moeten de zogenaamde genetische 'extinctieschuld' nog afbetalen in de jaren volgend op de fragmentatie.

### De Vlaamse zomereikenopstanden onder de loep

De voorgaande analyses geven dus duidelijk weer dat populaties van bomen en struiken vatbaar zijn voor genetische erosie na habitatfragmentatie. Met deze resultaten in het achterhoofd waren we dan ook benieuwd of soortgelijke relaties kunnen teruggevonden worden in onze eigen Vlaamse zomereikenbossen. In Vlaanderen is Zomereik *Quercus robur* de meest voorkomende inheemse loofboomsoort, met monoculturen die bijna 5% van de totale Vlaamse bosoppervlakte bestrijken en met een geschatte totale houtvoorraad van

3.605.000 m<sup>3</sup> (Waterinckx 2001). Daarnaast komt deze economisch belangrijke boomsoort veelvuldig voor in gemengde opstanden en wordt ze vaak gebruikt (> 40%) bij bebossing en herbebossing (Coart et al. 2001). Net zoals de meeste bossen in Vlaanderen ondergingen ook zomereikenbossen doorheen hun geschiedenis verschillende golven van ontbossing en herbebossing (zie **Box 2**). Dit heeft er niet enkel toe geleid dat het overgrote deel (85%) van de bossen in Vlaanderen klein (< 5 ha) en versnipperd is (Van Coillie et al. 2007), maar ook dat nagenoeg al onze zomereikenbossen bestaan uit aanplantingen. Toch wordt de afgelopen jaren in het licht van een duurzaam en natuurgericht bosbeheer meer en meer gestreefd naar natuurlijke verjonging van opstanden. Het is echter de vraag in welke mate de genetische diversiteit van de, al dan niet aangeplante, adulte Zomereiken reeds in evenwicht is met de kenmerken (grootte, dichtheid en isolatiegraad) van de te verjongen bosopstand en hoeveel van deze genetische



*Figuur 2. Schematische voorstelling van de staalnameplaats. Een proefcirkel van gemiddeld 0,5 ha met daarin 35 adulte Zomereiken en 135 zaailingen (donkergroen) werd centraal afgebakend in iedere zomereikenopstand (licht groen), die op zijn beurt ruimtelijk geïsoleerd was van andere Zomereiken door het open landschap of een bosmatrix bestaande uit andere boomsoorten.*

diversiteit tijdens natuurlijke verjonging wordt doorgegeven naar de volgende generatie. Het blijft met andere woorden onduidelijk of de zomereikenopstanden gelegen in het gefragmenteerde Vlaamse boslandschap belast zijn met een genetische extinctieschuld. Om dit te evalueren gebruikten we genetische merkers (microsatellieten, zie **Box 1**) om de genetische diversiteit van de adulte generatie te vergelijken met die van de verjonging.

In een eerste fase van het onderzoek werd de genetische diversiteit vergeleken tussen adulte individuen en de reeds gevestigde verjonging (kiemplanten en zaailingen) in vier opstanden met een oppervlakte kleiner dan 5 ha. Deze opstanden lagen geïsoleerd in het open landschap of in een ruimere bosmatrix gedomineerd door andere boomsoorten, waardoor ze kunnen beschouwd worden als afgeïsoleerde zomereikenpopulaties. Centraal in iedere zomereikenopstand bakenden we een cirkelvormige plot (gemiddeld 0,5 ha) af bestaande uit 35 adulte Zomereiken en 135 zaailingen (**Figuur 2**). De microsatellietprofielen van de onderzochte individuen werden daarbij gebruikt als genetische vingerafdrukken om naast de genetische diversiteit ook de vader- en moederboom van elke zaailing te identificeren (ouderschapsanalyse, zie **Box 1**). In tegenstelling tot de resultaten van onze meta-analyse werd er op het eerste zicht geen duidelijk verlies van genetische diversiteit tussen generaties waargenomen (Vranckx et al. 2014a). Toch bleek het aantal adulte Zomereiken dat effectief bijdroeg aan de volgende generatie (maat voor de effectieve populatiegrootte, zie **Box 1**) in de onderzochte plots relatief beperkt (22,6 tot 58,4 adulte Zomereiken). Vooral zeldzame allelen (zie **Box 1**), die essentieel zijn voor het aanpassingsvermogen van een populatie aan nieuwe omgevingsomstandigheden, kunnen bij dergelijke kleine populatiegroottes relatief snel (enkele generaties) verloren gaan (Kimura & Ohta 1969). Daarnaast toonde onze studie aan dat het overgrote deel van de bestuivingen plaatsvond tussen naburige bomen. Net zoals andere door de wind bestoven soorten wordt het meeste pollen van Zomereik in de onmiddellijke nabijheid van de

moederplant verbreid en kan maar een beperkt aantal pollen zich over grote afstanden verbreiden. Men spreekt in dit verband ook wel eens van een 'leptokurtische' pollendistributie waarbij de hoeveelheid verbroede pollen snel afneemt in functie van de afstand. De lokale pollenwolken bestonden dus voornamelijk uit pollen van de onderzochte proefcirkels, aangevuld met een relatief kleine hoeveelheid pollen afkomstig van buiten de plots. Het resultaat is een natuurlijke verjonging die bestaat uit sterk verwante bomen, meer verwant met elkaar dan de adulten waren. Niet alleen het totaal aantal adulte bomen in een opstand, maar ook andere kenmerken zoals de plantdichtheid en de isolatiegraad kunnen de genetische diversiteit binnen een pollenwolk beïnvloeden. Die pollen-diversiteit is belangrijk, aangezien een weinig diverse lokale pollenwolk zal leiden tot meer inteelt bij de nakomelingen. In bijkomend onderzoek in acht zomereikenopstanden in Vlaanderen gingen we na welke kenmerken een invloed hadden op de pollenuitwisseling bij Zomereik. De resultaten toonden aan dat opstanden met weinig adulten (< 250 bomen) en bijgevolg weinig effectieve pollendonoren aan de verjonging, en opstanden met een lage dichtheid aan adulten (< 75 bomen/ha) gekenmerkt werden door een lage pollendiversiteit, wat zich uitte in een hogere verwantschap bij de nakomelingen (Vranckx et al. 2014b). De verminderde pollendiversiteit, veroorzaakt door het beperkte aantal lokale reproductieve partners, werd in de kleinere en lage-densiteitsopstanden dus niet volledig gecompenseerd door pollenimmigratie van buitenaf, waardoor de kans op inteelt en het verlies van genetische diversiteit in de volgende generaties verhoogd werd.

## Genetische diversiteit als wapen tegen klimaatverandering

Een beheerder kan zich afvragen waarom hij aandacht moet besteden aan het behoud van de genetische diversiteit in zijn bosopstanden. Bomen en struiken worden immers gekenmerkt door een van de hoogste niveaus van genetische diversiteit binnen de plantenwereld (Hamrick 2004) en het verlies van genetische diversiteit zal zich niet onmiddellijk uiten in drastische veranderingen van bepaalde plantenkenmerken, laat staan dat hele populaties van bomen en struiken direct lokaal zullen uitsterven. Daarnaast is het volledig benutten en het behoud van de genetische diversiteit voor veel bosbeheerders nog een 'ver-van-mijn-bos-show'. In het licht van klimaatverandering is deze diversiteit echter cruciaal aangezien ze een soort de mogelijkheid levert om zich aan te passen aan veranderende omgevingsomstandigheden (Willi et al. 2006). Wanneer een populatie een groot aantal allelen bezit van een gen dat bijvoorbeeld codeert voor het watergebruik van een boomsoort, dan is het meer waarschijnlijk dat bepaalde allelen aanwezig zullen zijn in de populatie die een individu meer bestand maken tegen bijvoorbeeld droogtestress. Onder normale klimaatcondities zijn deze allelen misschien nog zeldzaam, maar wanneer door klimaatveranderingen droogtestress steeds vaker optreedt, zal de frequentie van deze allelen toenemen in de populatie. Natuurlijke selectie zorgt er immers voor dat individuen met deze allelen een hogere kans hebben om te overleven en om zich succesvol voort te planten. Op deze manier kan de hele populatie zich geleidelijk aan aanpassen aan droogtestress, op voorwaarde dat er reeds bij de start van het selectieproces de nodige allelen aanwezig waren.

## BOX 2: Het Vlaamse boslandschap door de eeuwen heen

Bos is een schaars en bedreigd goed in Vlaanderen en dit sinds lange tijd. De eerste grote ontbossingsgolven in Vlaanderen dateren van de pre-Romeinse periode en leidde tot een eerste dieptepunt van het Vlaamse bosareaal (12%) net voor de val van het Romeinse rijk. Tussen 1000 en 1350 n.C. groeide Vlaanderen uit tot een van de dichtstbevolkte regio's van Europa. Om al deze extra mensen te kunnen voeden en huisvesten werden bossen omgezet naar landbouwgrond en stonden de overgebleven bossen onder druk door begrazing en houtwinning. Rond 1300 werd een minimum bosoppervlakte van 10% bereikt, een twijfelachtig record dat pas tijdens de industriële revolutie (1775-1880) opnieuw zou verbroken worden. Toen kromp het Vlaamse bosareaal naar een dieptepunt van 6% (Tack et al. 1993, Hermy & Verheyen 2007). Het gebruik van hout als primaire energiebron en het aanplanten van aardappelvelden voor het bestrijden van de heersende hongersnoden waren de belangrijkste bosdoeners. Pas toen vanaf het einde van de 19de eeuw fossiele brandstoffen de plaats innamen van hout als primaire energiebron, nam de bosoppervlakte in Vlaanderen opnieuw toe. Dit was voornamelijk toe te schrijven aan de grootschalige herbebossingen met naaldhout in de Kempen voor gebruik in de mijnbouw. Naast een afname van het bosareaal deed er zich ook een belangrijk verschuiving voor van bos in Vlaanderen. Waardevolle boscomplexen verdwenen in Oost- en West-Vlaanderen, terwijl in Antwerpen en Limburg nieuwe dennenbossen werden aangeplant in de heidegebieden. In het licht van een multifunctioneel bosbeheer wordt de laatste jaren de bebossing van verlaten landbouwgronden verder gestimuleerd door regionale en nationale overheden.

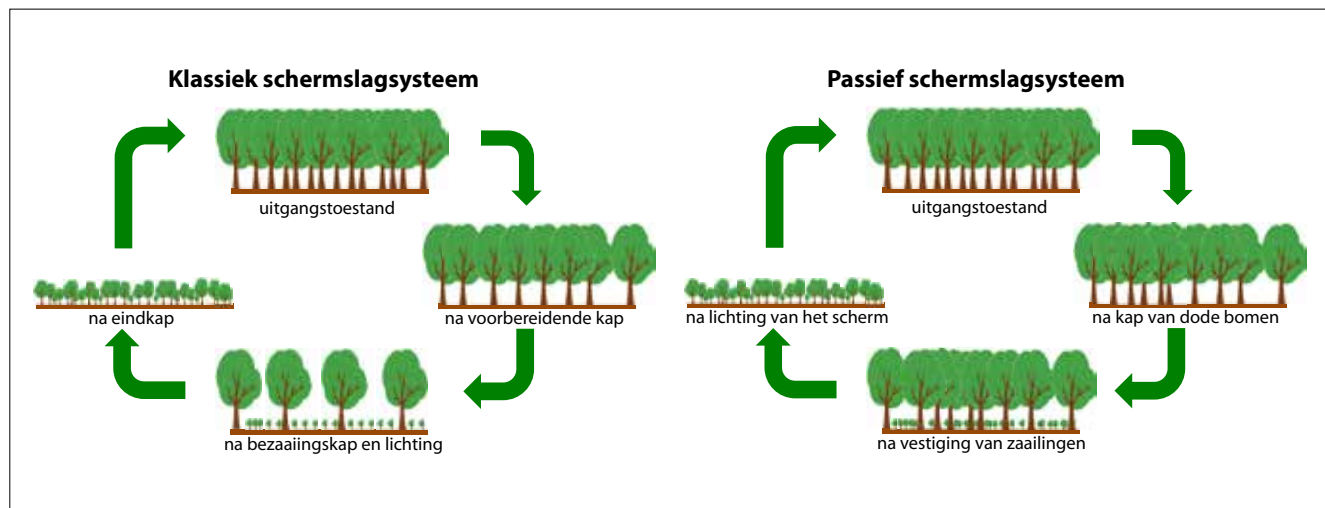


Het verlies en de fragmentatie van het West-Vlaamse boslandschap door de eeuwen heen. Het totale bosareaal daalde van meer dan 20% bos in 1000 n.C. tot amper 2,3% in 1999 (Tack et al. 1993).

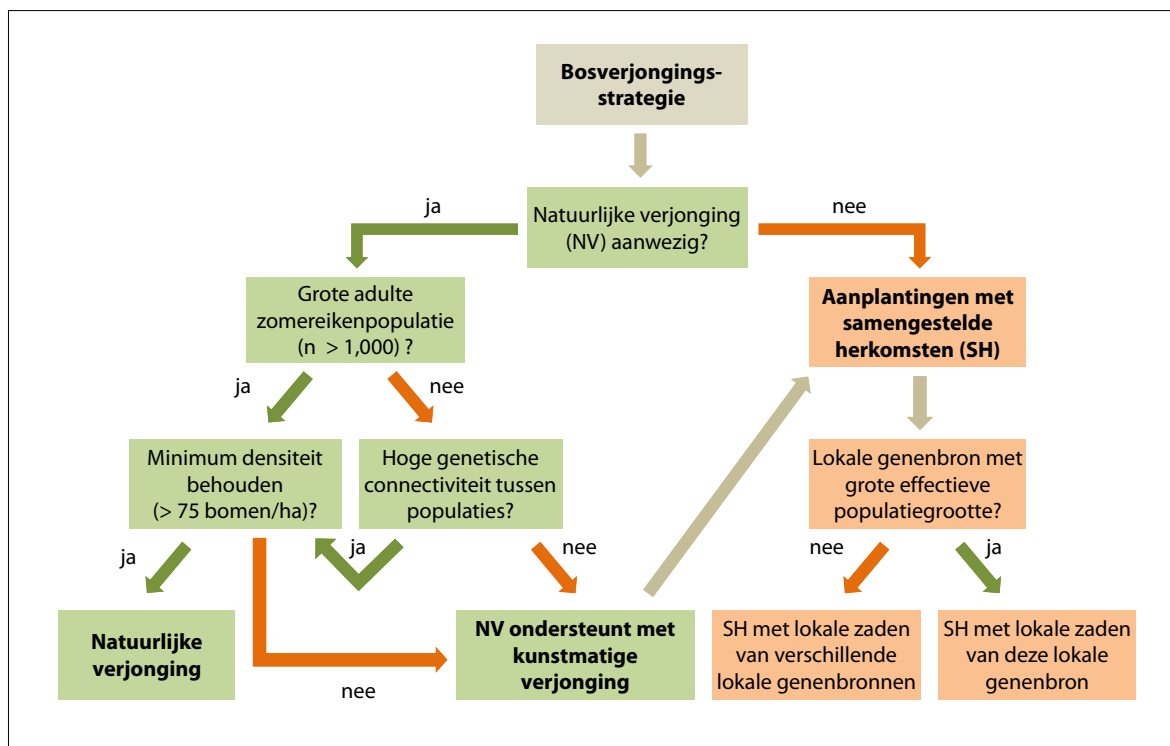
Maar ook op korte termijn kunnen de effecten van een lage genetische diversiteit zich laten voelen binnen een populatie. Zo kunnen door het kruisen van verwante individuen (inteeft), nadelige recessieve allelen die coderen voor biochemische of fysische afwijkingen met elkaar gecombineerd worden (homozygote toestand, zie *Box 1*). In tegenstelling tot een heterozygoot individu, waar het effect van een nadelig recessief allel nog gecompenseerd wordt door een correct coderend of voordelig allel, is dit in een homozygoot individu niet het geval en zullen de nadelige effecten tot expressie komen. Dit kan zich vervolgens uiten in een verminderde kiemkracht, vitaliteit of groeisnelheid van een individu (Husband & Schemske 1996). Dit onderzochten we in een serre-experiment waarin de relatie tussen de heterozygositeit en de groei en vitaliteit van zaailingen van Zomereik werd nagegaan. Onze resultaten gaven weer dat meer heterozygote zaailingen (lage inteeltcoëfficiënt) een significant hogere transpiratie en groeisnelheid vertoonden (Vranckx et al. 2014c). Bovendien was onze studie een van de eerste die een effect van droogtestress op de sterkte van de relatie tussen heterozygositeit en transpiratie kon aantonen. Zaailingen met een lage inteeltcoëfficiënt waren in staat om hun huidmondjes tijdens droogtestress langer open te houden, waardoor fotosynthese bevorderd werd en er meer biomassa kon aangemaakt worden. Het bestaan van de hierboven beschreven relaties toont aan dat een verlaagde genetische diversiteit (hier een verhoogde homozygositeit) kan resulteren in een suboptimale biomassa-productie. De voorspelde temperatuurstijging van 2,0 tot 3,1 °C in de komende eeuw voor centraal Europa (CMIP5 model, scenario RCP4.5, Stocker et al. 2013) zou dit verlies aan biomassa door lage genetische diversiteit zelfs kunnen versterken, wat de noodzaak voor het behoud van de individuele heterozygositeit en genetische diversiteit ook in de bosbouw aangeeft.

## Aangepast natuurlijk verjongingsbeheer ter bevordering van het adaptief vermogen

Om de mogelijke negatieve genetische gevolgen van natuurlijke verjonging in kleine en geïsoleerde opstanden te beperken, zijn beheerpraktijken nodig die de overdracht van de genetische diversiteit naar toekomstige generaties maximaliseren. De wijze van opstandsverjonging (natuurlijk,



Figuur 3. Schematische voorstelling van de verschillende stappen in een klassiek en passief schermslagsysteem.



Figuur 4. Beslissingsschema voor de verjongingsstrategie in zomereikenopstanden. De uiteindelijk gekozen verjongingswijze hangt nauw samen met de kenmerken van de opstand waarin het reproductief materiaal geproduceerd wordt. N: census populatiegrootte, NV: natuurlijke verjonging, SH: samengestelde herkomsten.

kunstmatig, of een combinatie van beide) speelt hierbij een belangrijke rol, aangezien een beheerder tijdens deze fase de genetische samenstelling van een bosgemeenschap het sterkst kan beïnvloeden. In het kader van een duurzaam en natuurgericht bosbeheer was natuurlijke verjonging de afgelopen jaren de verjongingswijze bij uitstek. Bovendien biedt natuurlijke verjonging ook op evolutionair vlak voordelen. Zo worden bij Zomereik grote aantallen eikels geproduceerd tijdens mastjaren, waardoor natuurlijke selectie een brede basis heeft om op in te werken, wat de kans op goed aangepaste nakomelingen verhoogt. Natuurlijke verjonging is echter geen garantie tegen het verlies van genetische diversiteit. Cruciaal hierbij is het aantal reproductieve partners dat effectief bijdraagt aan de volgende generatie (Sork & Smouse 2006). Uit onze resultaten bleek al dat wanneer het aantal beschikbare pollendonoren beperkt was, dit aanleiding gaf tot meer verwante individuen in de nakomelingengroep, waardoor de kans op inteelt in de volgende generaties stijgt. Daarnaast lopen zeldzame allelen die belangrijk kunnen zijn voor een snelle klimaatadaptatie het risico om op een relatief korte termijn verloren te gaan in de onderzochte opstanden.

Om onze Vlaamse zomereikenbossen weerbaarder te maken tegen klimaatverandering, is het aangewezen om de effectieve populatiegrootte zo groot mogelijk te houden in de zaailingengeneratie. Op basis van ons onderzoek is in grote zomereikenopstanden (> 1.000 adulte bomen) met een minimale densiteit aan bomen (> 75 Zomereiken per hectare) het gebruik van natuurlijke verjonging nog steeds te rechtvaardigen. Wel kunnen er in dergelijke opstanden bijkomende beheermaatregelen genomen worden zodat een zo groot mogelijke fractie van adulte bomen genetisch bijdraagt tot de volgende generatie. Zo kan het klassieke schermstagsysteem (Figuur 3), waarin de opstandsverjonging wordt voorafgegaan door een

reeks kappingen, beter omgevormd worden tot een passiever systeem, waarbij het kappen van adulte bomen (voorbereidende en bezaaiingskap) en dus mogelijke pollendonoren, voor een deel wordt uitgesteld tot na de zaadproductie. Door de reservestoffen in hun zaden kunnen zaailingen van Zomereik zich immers vestigen onder een gesloten bladerdek en zal licht pas na het eerste levensjaar als een beperkende factor voor hun groei optreden. Ongeacht het verwijderen van enkele dode Zomereiken voordat de zaailingen zich vestigen, kunnen de overige kappingen in het passieve schermstagsysteem dus perfect plaatsvinden enkele maanden na de vestiging van de natuurlijke verjonging (Figuur 3).

Aangezien grote zomereikenopstanden in Vlaanderen eerder de uitzondering zijn dan de regel (85% van de opstanden is < 5 ha), is het daarnaast ook cruciaal om de genetische connectiviteit tussen kleine en gefragmenteerde eikenpopulaties te verzekeren. Kleine opstanden, maar ook andere landschapselementen met een minimale densiteit aan Zomereiken, kunnen in dit opzicht fungeren als stapstenen die de uitwisseling van genetisch materiaal tussen opstanden toelaten. Het creëren van stapstenen is echter niet altijd realistisch in het sterk gefragmenteerde landschap in Vlaanderen. Daarom zijn aangepaste beheermaatregelen nodig om de genetische diversiteit te behouden.

## Dan toch maar kunstmatige verjonging?

Wanneer zomereikenpopulaties te klein zijn (< 1.000 adulte bomen), te geïsoleerd zijn of een te lage densiteit hebben (< 75 Zomereiken per hectare), kan het aangewezen zijn om de natuurlijke verjonging in een vroeg stadium van de verjongingscyclus (net na vestiging van de zaailingen) aan te vullen met zaden verzameld van lokale en niet-lokale bronnen





*Zaailingen van Zomereik opgekweekt onder optimale licht- en watercondities in een serre. Onder beperkte lichtintensiteiten (gesloten bladerdek) zullen zomereikzaailingen stoppen met groeien en kan er een zaailingenbank gevormd worden. (foto: Guy Vranckx)*

(*Figuur 4*). Ook hier geldt dat het gebruikte bosplantsoen afkomstig moet zijn van grote opstanden. Dit heeft als groot voordeel dat het verzamelde zaadmateriaal minder of niet te lijden heeft onder inteelt en genetische verarming en dus een grotere kans heeft op overleving. Daarnaast zijn zaailingen die opgekweekt werden onder de optimale omstandigheden van een serre alvast geen goede kandidaten om aangeplant te worden. Deze zaailingen werden tijdens hun vroege ontwikkeling immers niet blootgesteld aan de natuurlijke selectiedruk in het bos, waardoor problemen met de levensvatbaarheid die een gevolg zijn van een suboptimale genetische samenstelling van de zaailingen pas tot uiting komen onder veldomstandigheden na het uitplanten (Keller & Waller 2002). De zaden worden dus best in de opstand zelf uitgezaaid, in

densiteiten die afhankelijk zijn van het aantal adulte Zomereiken dat effectief bijdroeg aan de natuurlijke verjonging. Zo zal bijvoorbeeld slechts een lage densiteit aan kunstmatige verjonging gebruikt moeten worden wanneer al een groot aantal volwassen in de opstand zijn genen doorgaf aan de volgende generatie.

Ook kan er aanbevolen worden om het materiaal van lokale herkomsten aan te vullen met een kleine bijmenging van zuidelijkere herkomstgebieden. Op dit moment ligt in Vlaanderen nog steeds de focus op het gebruik van lokale herkomsten bij kunstmatige verjonging, wat in overeenstemming is met de EU richtlijn van 2000 omtrent het verhandelen van bosplantsoen (De Kort et al. 2015). Lokale herkomsten worden immers verondersteld beter aangepast te zijn aan de lokale groeiplaatscondities (klimaat en bodem) omdat ze zich gedurende vele generaties hebben kunnen aanpassen aan hun standplaats door natuurlijke selectie (lokale adaptatie). Om gelijke tred te kunnen houden met de in sneltempo veranderende omgeving en gezien de lange levensduur van boomsoorten, kan het gebruik van samengestelde herkomsten (lokaal en een kleine fractie niet-lokaal materiaal) de aanpassing van onze bossen aan een toekomstige klimaatverandering versnellen. Voor het niet-lokaal materiaal zou de keuze dan gaan naar herkomstgebieden met een klimaat dat vergelijkbaar is aan ons toekomstig klimaat. Door het kruisen van lokaal en niet-lokaal materiaal kunnen zo in de volgende generaties nieuwe gencomplexen ontstaan die de prestaties van de oorspronkelijke oudergeneratie onder de gewijzigde omgevingsomstandigheden overtreffen (Erikson & Fenster 2006). Daarnaast zal door slechts een beperkte bijmenging van niet-lokaal materiaal te gebruiken het risico op maladaptatie en het percentage falende verjonging op populatieschaal beperkt worden. Het netto effect bij een lage fractie niet-lokaal materiaal is dus ofwel amper merkbaar negatief (in geval van maladaptatie), ofwel positief door het verhoogde evolutionair potentieel en ontstaan van nieuwe gencomplexen die door natuurlijk selectie bevoordeeld worden. Verder onderzoek in een Vlaamse context is hier absoluut noodzakelijk. Toch zijn onze hierboven gepresenteerde resultaten al een eerste indicatie dat het voeren van een gepast verjongingsbeheer onontbeerlijk is om de genetische diversiteit en het hiermee verbonden evolutionair potentieel van onze zomereikenbossen op lange termijn te behouden en deze zo beter te wapenen tegen huidige en toekomstige omgevingsveranderingen. In *Figuur 4* doen we alvast een voorstel voor een beslissingsschema voor de verjongingsstrategie in zomereikenopstanden.



**AUTEURS:**

Guy Vranckx behaalde in 2014 zijn doctoraat in de biologische wetenschappen en werkt op dit moment als postdoctoraal onderzoeker aan de KU Leuven. Dit artikel kwam tot stand naar aanleiding van zijn doctoraat 'Genetic diversity, gene flow and inbreeding in Pedunculate Oak *Quercus robur* in fragmented forest stands'. Hans Jacquemyn is professor aan de KU Leuven (Departement Biologie, Labo voor plantendiversiteit en populatiebiologie). Karen Cox en Joachim Mergeay zijn respectievelijk senior onderzoekster en hoofd van de onderzoeksgroep Genetische Diversiteit op het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. Bart Muys is hoogleraar bosecologie en bosbeheer aan de Afdeling Bos, Natuur en Landschap van de KU Leuven en was copromotor van het doctoraat. Olivier Honnay is hoogleraar conservatiebiologie aan de KU Leuven en was promotor van het onderzoek.

**CONTACT:**

Guy Vranckx, Departement Biologie, Plant Conservation and Population Biology, KU Leuven, Kasteelpark Arenberg 31, Box 2435, 3001 Heverlee.  
E-mail: guy.vranckx@gmail.com

**Dank**

Met dank aan Kasper Van Acker, Eric Van Beek, Poi Verwilt, Vincent Kint en de bodemkundige dienst van België voor hun hulp tijdens de staalnames en het serre-experiment. Ook zijn we het Agentschap voor Natuur en Bos (ANB) dankbaar voor het verlenen van onderzoeksvergunningen en het Instituut voor Natuur en Bosonderzoek (INBO) voor de genetische analyses van de stalen van de Zomereiken.

**Summary:**

VRANCKX G., JACQUEMYN H., COX K., MERGEAY J., MUYS B. & HONNAY O. 2015. ARE FLEMISH OAK FORESTS READY FOR CLIMATE CHANGE? THE IMPACT OF FOREST FRAGMENTATION ON THE GENETIC DIVERSITY OF PEDUNCULATE OAK *QUERCUS ROBUR*. NATUUR.FOCUS 14(4): 128-135 [IN DUTCH]

Deforestation and fragmentation of once large and continuous forests are probably one of the most important and wide-spread human-induced changes that have been made to forests worldwide. Small forest fragments will contain small tree populations, which are more prone to extinction and to losses of genetic variation through increased random genetic drift, selfing and mating among closely related individuals. Even in wind-pollinated tree species which are presumed to have extensive pollen flow, we found evidence for pollen limitation and genetic losses, which were similar to those observed in insect-pollinated species. When we compared these results (meta-analysis) with what was found in our in-depth study on Pedunculate Oak, no clear losses of genetic diversity were observed across generations in the studied oak stands. Nevertheless we found that an important fraction of mating events occurred at short distances between neighboring trees. Especially in small and low-density forest stands this may increase the likelihood of inbreeding in subsequent generations due to a restricted number of local mating partners. The inbreeding coefficient should however be minimized in natural oak populations, as we detected a significant relationship between the level of inbreeding and tree performance, which was exacerbated by increased drought stress. In this respect conservation resources should be directed to establish genetic connectivity across small and fragmented oak populations to increase the effective population size. However this is not always realistic in the highly fragmented Flemish forest landscapes. Selecting an appropriate regeneration strategy is therefore crucial to maintain and increase genetic diversity in small and fragmented oak stands and to enlarge the evolutionary potential to current and future environmental changes.

**Referenties**

Bacles C.F. & Jump A.S. 2011. Taking a tree's perspective on forest fragmentation genetics. *Trends in Plant Science* 16(1): 13-18.

Coart E., De Vreese R. & De Cuyper B. 2001. Studie van Vlaamse relictbestanden van inlandse eik. Genetische diversiteit en situering in Europese migratiestromen. VLINA 00/09, Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap.

De Kort H., Vander Mijnsbrugge K., Mergeay J., Vandepitte K. & Honnay O. 2015. Hoe zinvol is de huidige indeling in herkomstgebieden voor bosplantsoen? Een genetische test voor Zwarte els en Sporkehout. *Natuur.focus* 14(2): 58-63.

Erikson D.L. & Fenster C.B. 2006. Intraspecific hybridization and the recovery of fitness in the native legume *Chamaecrista fasciculata*. *Evolution* 60: 225-233.

Hamrick J.L. 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management* 197: 323-335.

Hermly M. & Verheyen K. 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecology Resources* 22: 361-371.

Honnay O. & Jacquemyn H. 2007. Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* 21: 823-831.

Husband B.C. & Schemske D.W. 1996. Evolution of the magnitude of inbreeding depression in plants. *Evolution* 50: 54-70.

Keller L.F. & Waller D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 230-241.

Kimura M. & Ohta T. 1969. The average number of generations until fixation of a mutant gene in a finite population. *Genetics* 61(3): 763-771.

Kramer A.T., Ison J.L., Ashley M.V. & Howe H.F. 2008. The paradox of forest fragmentation genetics. *Conservation Biology* 22: 878-885.

Kramer A.T., Fant J.B. & Ashley M.V. 2011. Influences of landscape and pollinators on population genetic structure: examples from three *Penstemon* (Plantaginaceae) species in the Great Basin. *American Journal of Botany* 98: 109-121.

Pautasso M. 2009. Geographical genetics and the conservation of forest trees. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11(3): 157-189.

Sork V.L. & Smouse P.E. 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology* 21(6): 821-836.

Stocker T.F. et al. 2013. The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.

Tack G., Van den Bremt P. & Hermly M. 1993. Bossen van Vlaanderen, een historische ecologie. Davidsfonds, Leuven.

Vranckx G., Jacquemyn H., Muys B. & Honnay O. 2012. Meta-analysis of susceptibility of woody plants to loss of genetic diversity through habitat fragmentation. *Conservation Biology* 26: 228-237.

Vranckx G., Jacquemyn H., Mergeay J., Cox K., Kint V., Muys B. & Honnay O. 2014a. Transmission of genetic variation from the adult generation to naturally established seedling cohorts in small forest stands of Pedunculate Oak *Quercus robur*. *Forest Ecology and Management* 312: 19-27.

Vranckx G., Jacquemyn H., Mergeay J., Cox K., Janssens P., Gielen B., Muys B. & Honnay O. 2014b. The effect of drought stress on heterozygosity-fitness correlations in Pedunculate Oak *Quercus robur*. *Annals of Botany* 113(6): 1057-1069.

Vranckx G., Mergeay J., Cox K., Muys B., Jacquemyn H. & Honnay O. 2014c. Tree density and population size affect pollen flow and mating patterns in small fragmented forest stands of Pedunculate Oak *Quercus robur*. *Forest Ecology and Management* 328: 254-261.

Waterinckx M. 2001. De bosinventarisatie van het Vlaamse Gewest. Deel 2: Bosbouwkundige resultaten. Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, afdeling Bos & Groen.

Willi Y., Van Buskirk J. & Hoffmann A.A. 2006. Limits to the adaptive potential of small populations. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 433-458.