

Advies over genetische verschillen in zaadmengsels van inheemse planten

Adviesnummer:	<u>INBO.A.3497</u>
Datum advisering:	17 november 2016
Auteurs:	Joachim Mergeay
Contact:	Niko Boone (niko.boone@inbo.be)
Kenmerk aanvraag:	e-mail op datum van 13 oktober 2016
Geadresseerden:	Provincie West-Vlaanderen T.a.v. Olivier Dochy Koning Leopold III-laan 41 8200 Brugge olivier.dochy@westvlaanderen.be

Aanleiding

De provincie West-Vlaanderen start met een campagne om particulieren in het buitengebied die beschikken over een grote tuin, te stimuleren bloemrijk grasland aan te leggen. Dit moet zorgen voor meer leefgebied voor bestuivers en andere doelsoorten zoals geelgors en kamsalamander.

Om op de beoogde locaties binnen een redelijke termijn van minder dan tien jaar resultaten te boeken, is inzaaien van graslanden mogelijk een geschikte methode. De provincie wil daarvoor gebruik maken van zaadmengsels van inheemse planten. De soorten die ze wil gebruiken zijn: gewone rolklaver, gewoon biggenkruid, kleine klaver, knoopkruid, margriet, scherpe boterbloem, smalle weegbree, veldzuring, smalle wikke, wilde peen, kamgras, reukgras en rood zwenkgras.

Er is slechts een beperkt aantal producenten van zaadmengsels van inheemse planten. In Vlaanderen is geen producent aanwezig, wel in Nederland, Duitsland en Wallonië. De Waalse producent gebruikt planten afkomstig uit de kalkstreek, waardoor ze mogelijk minder geschikt zijn voor toepassing in West-Vlaanderen.

Vraag

Zijn er belangrijke genetische verschillen tussen de populaties van de doelsoorten van dit project uit Nederland, Noordwest-Duitsland en Vlaanderen?

Toelichting

1 Situatieschets

Genetische verschillen tussen populaties van planten zijn op verschillende manieren te kwantificeren. Je kan enerzijds de zogenaamde neutrale genetische diversiteit of de genetische differentiatie meten binnen populaties en tussen populaties. Deze genetische diversiteit houdt geen verband met kenmerken die onder natuurlijke selectie staan. Ze geeft louter een idee van de gemiddelde genetische uitwisseling tussen populaties, op lange termijn gemeten, en toont de invloed van toevallige processen. Dit werkt over het hele genoom, het geheel van genen verdeeld over alle chromosomen. Neutrale genetische verschillen kunnen ook aanleiding geven tot fenotypische verschillen: verschillen in de uiterlijke verschijningsvorm van planten.

Anderzijds heb je adaptieve genetische differentiatie. Dat zijn genetische verschillen tussen populaties die het resultaat zijn van natuurlijke selectie als gevolg van verschillen in de omgeving. Dit werkt niet in op het gehele genoom, maar uitsluitend op die regio's in het genoom die reageren op de selectiedruk. Adaptieve en neutrale genen liggen gemengd door elkaar op het gehele genoom.

Bij kruidachtige planten zijn er tal van manieren waarop natuurlijke selectie kan inwerken. Dat kan gaan om droogteresistentie, adaptaties aan bodemtypes, verschillen in de fenologie (timing van bloei, kieming van zaden, uitlopen van scheuten ...) die gelinkt zijn aan daglengte of het lokale klimaat, maar ook om adaptaties aan lokale biotische interacties, bijvoorbeeld met schimmels, insecten of andere planten.

Het is dus mogelijk om sterke neutrale genetische differentiatie te hebben als gevolg van langdurige isolatie tussen populaties, en zwakke adaptieve genetische differentiatie als gevolg van een gelijkaardige omgeving en parallelle evolutie van de adaptatie. Daarnaast

kan je ook een zwakke neutrale genetische differentiatie hebben en sterke adaptieve differentiatie. Dit komt voor tussen populaties die regelmatig in contact staan met elkaar, maar die in sterk verschillende omgevingen voorkomen.

2 Welke risico's zijn verbonden aan vermenging van populaties, en onder welke condities?

2.1 Neutrale genetische verscheidenheid

Kenmerken die het resultaat zijn van neutrale genetische processen, zijn niet bepalend voor het voortbestaan van een populatie op een bepaalde locatie. Het zijn geen aanpassingen van de soort aan de lokale omstandigheden. Sommige fenotypische verschillen vinden hun oorsprong in dergelijke louter neutrale processen. Zo is in West-Vlaanderen de dominantie van knoopkruid (*Centaurea jacea*) zonder lintbloemen mogelijk het gevolg van toeval. Vermenging met populaties met andere kenmerken kan deze eigenheid verzwakken. Indien je ervoor kiest dergelijke regionale eigenheid van plantenpopulaties te behouden, gebruik je in zaadmengsels best materiaal afkomstig uit die populaties. Er is voor de doelsoorten in dit project echter nog geen onderzoek gedaan naar de regionale eigenheid van de West-Vlaamse populaties.

2.2 Adaptieve genetische verscheidenheid

Wanneer twee populaties vermengd worden die sterk verschillende adaptaties vertonen aan hun omgeving, is er een risico dat de nakomelingen ervan lijden aan zogenaamde uitteeltdepressie. Dit wil zeggen dat de ouders genetisch te verschillend zijn aangepast, waardoor de nakomelingen aan geen van de beide ouderomgevingen goed zijn aangepast. Door complexe interacties tussen meerdere genen die allen betrokken zijn bij de adaptatie aan een bepaalde selectiedruk, is het zelfs mogelijk om door vermenging een ineenstorting van de populatie te veroorzaken (Frankham *et al.*, 2010). De praktijk leert evenwel dat zulke fenomenen uiterst zeldzaam zijn (Frankham *et al.*, 2011). Het omgekeerde wordt veel vaker waargenomen, namelijk dat de vermenging van populaties uit verschillende omgevingen in eerste instantie leidt tot een sterke toename van de genetische variatie. Daarop kan dan natuurlijke selectie inwerken. In tweede instantie kan dit zelfs leiden tot een expansie van de populatie op die locatie. Door een betere aanpassing aan de lokale omstandigheden, kan de soort een omgeving koloniseren en bezetten die ze daarvoor niet of slechts beperkt kon exploiteren (bv. Kolbe *et al.*, 2004; Vellend *et al.*, 2007).

Beide mechanismen zijn ook tegelijk mogelijk. In eerste instantie kan je uitteeltdepressie krijgen. Door de toegenomen genetische variatie kan de populatie zich nadien herstellen als gevolg van natuurlijke selectie, die de individuen met lage fitness minder kansen geeft op voortplanting.

Frankham *et al.* (2011) geven het risico op uitteeltdepressie weer in een beslisboom. Ze stellen dat het risico op uitteeltdepressie klein is wanneer het gaat om een kruising binnen dezelfde soort, met hetzelfde aantal chromosomen, er genetische uitwisseling was gedurende de laatste 500 jaar en de omgeving van oorsprong gelijkaardig is. Gesteld dat we met zekerheid werken met dezelfde soort in de zaadmengsels, lijkt aan die voorwaarden te worden voldaan bij kruisingen met individuen van de betreffende soorten uit Nederland, Noordwest-Duitsland of zelfs Wallonië. Hoe je 'een gelijkaardige omgeving' moet interpreteren, wordt niet verduidelijkt. Wat wel of geen gelijkaardige omgeving van oorsprong voorstelt is evenwel moeilijk te bepalen. Er zijn wel degelijk verschillen in bodemtype en klimatologische condities tussen de West-Vlaamse en Nederlandse, Duitse of Waalse standplaatskenmerken. Of die voldoende sterk zijn om te leiden tot onoverbrugbare verschillen in adaptatie is evenwel twijfelachtig.

Het is in elk geval van belang om te vermijden dat een inheemse populatie die mogelijk lokaal is aangepast aan de heersende condities, numeriek overspoeld wordt door individuen die niet aangepast zijn aan die omgeving, het zogenaamde massa-effect. Bij algemene soorten, zoals hier het geval is, is dat risico echter beperkt. Er is weinig kans dat het inzaaien van bloemenzaadmengsels uit een andere omgeving hier zou leiden tot een volledige vermenging van populaties op regionale schaal.

2.3 De ruimtelijke schaal van lokale adaptatie

De ruimtelijke schaal waarop populaties lokaal aangepast zijn aan hun omgeving, is van groot belang in een beslissing om al dan niet zaden van buiten de doelregio te gebruiken. Deze vraag vertoont overeenkomsten met de indeling van houtige planten naar herkomstgebieden op basis van adaptieve verschillen. Uit een grootschalige studie op zwarte els (*Alnus glutinosa*) blijkt dat we herkomstgebieden in Vlaanderen te nauw beschouwden en dat deze best vergroot mogen worden (De Kort *et al.*, 2014). Bovendien blijkt dat populaties zwarte els vooral aangepast zijn aan zeer lokale standplaatskarakteristieken (het bos waar ze in staan), terwijl adaptatie aan regionale condities veel zwakker is dan verwacht. Gelijkaardige resultaten werden gevonden voor spork (*Frangula alnus*) (De Kort *et al.*, 2015). Met andere woorden, regionale verschillen in de omgeving zijn niet noodzakelijk belangrijker dan zeer lokale verschillen.

Door de kortere generatieduur van kruidachtige planten is dit voor kruiden waarschijnlijk nog belangrijker. De reden dat regionale adaptatie niet duidelijk sterker is dan lokale adaptatie, ligt waarschijnlijk in natuurlijke ruimtelijke en temporele heterogeniteit van de omgeving. De ruimtelijke heterogeniteit in standplaatscondities die bijvoorbeeld planten uit eenzelfde grasland waarnemen, is immers al zeer groot: verschillen in beschaduwing door bomen, verschillen in oppervlakkige hydrologie, lokaal dagzomen van bepaalde geologische lagen, toevallige nutriëntentoevoer door een grote grazer ... Zo is het mogelijk dat binnen één grasland planten van de dezelfde soort op droge tot natte, zure tot eerder basische of kleiachtige tot zandige bodems staan, op slechts enkele tientallen meters van elkaar. Jaarlijkse verschillen in neerslag kunnen bovendien maken dat een standplaats het ene jaar nat is het andere jaar relatief droog. Als gevolg van deze temporele en ruimtelijke heterogeniteit, is de overlap in standplaatscondities binnen regio's in West-Europa waarschijnlijk zeer groot, hoewel de gemiddelde waarden sterk kunnen verschillen. Veel planten hebben dan ook een hoge fenotypische plasticiteit: ze kunnen met heel wat standplaatscondities omgaan en passen hun voorkomen navenant aan. Snelle adaptatie aan zeer lokale condities is hierdoor waarschijnlijk zeer algemeen. Het is immers ook van nature noodzakelijk.

Bedenk ook dat de mens al eeuwen zijn stempel drukt op het landschap en op soortensamenstellingen. Door antropogeen transport van zaden, bijvoorbeeld via handel in hooi, grondverzet of als verstekeling in scheepvaart- of spoorwegtransporten, zijn honderden plantensoorten over grote afstanden verspreid. Dat maakt dat genetische uitwisseling op grotere geografische schaal dan wat je normaal zou verwachten, toch relatief algemeen is. Voor zover we weten heeft dit niet geleid tot nadelige effecten voor die soorten.

2.4 De temporele schaal van lokale adaptatie

Verscheidende studies geven aan dat er heel wat flexibiliteit bestaat bij planten om zich aan te passen aan veranderende condities. Dit kan gaan om verandering van standplaatscondities (bv. verdroging of temperatuursverhoging), maar ook om adaptaties tijdens een areaalexpanse. Voor de maasraket (*Sisymbrium austriacum*), een soort die van oorsprong voorkomt in de Pyreneeën maar via woltransporten in België geraakt is, vond men dat, ondanks een verarmde genetische basis, aanpassing aan een andere fenologie (daglengte) zich zeer snel heeft afgespeeld (Vandepitte *et al.*, 2014). Bij de zwarte els vonden De Kort *et al.* (2016a) een hoog potentieel voor adaptatie aan klimaatverandering. Ook bij Spork en

look-zonder-look (*Alliaria petiolata*) is waargenomen dat adaptatie aan nieuwe standplaatscondities snel kan gebeuren (Lankau *et al.*, 2009; De Kort *et al.*, 2016b).

Aangezien kruidachtige planten grotere populaties vormen met meer genetische diversiteit en doorgaans een kortere generatieduur hebben dan houtige planten, kan je verwachten dat lokale adaptatie aan nieuwe condities nog sneller verloopt dan bij houtige planten. Het gevolg hiervan is dat het waarschijnlijk weinig kwaad kan om populaties van algemene kruidachtige planten uit West-Europa met elkaar te vermengen.

Conclusie

Er is nog geen onderzoek verricht naar eventuele verschillen in neutrale of adaptieve kenmerken tussen populaties van kruidachtige planten uit West-Vlaanderen, Wallonië, Nederland en Noordwest-Duitsland. Het risico dat het inzaaien met zaden uit deze regio's in West-Vlaanderen met zich meebrengt, lijkt echter beperkt. Het klimaat in de betrokken regio's is gelijkaardig. Bovendien gaat het om algemene soorten die grote populaties vormen en een ruime verspreiding kennen. Het door de mens bewust of onbewust verspreiden van zaden tussen deze regio's gebeurt al zeer lang.

Sommige fenotypische verschillen tussen populaties vinden hun oorsprong in neutrale processen. Het zijn geen aanpassingen van de soort aan de lokale omstandigheden. Vermenging met populaties met andere kenmerken kan deze eigenheid verzwakken. Indien je ervoor kiest dergelijke regionale eigenheid van plantenpopulaties te behouden, gebruik je in zaadmengsels best materiaal afkomstig uit die populaties. Er is voor de doelsoorten in dit project echter nog geen onderzoek gedaan naar de regionale eigenheid van de West-Vlaamse populaties.

De ruimtelijke en temporele schaal waarop we typisch lokale adaptatie zien in de literatuur, geeft aan dat het risico op maladaptatie van ingezaaide populaties (zaden uit West-Europese populaties) en hun interacties met inheemse populaties klein lijkt, zeker wanneer ze uit een gelijkaardig klimaat komen en het gaat om algemene soorten met grote residente populaties. Bovendien verplaatst de mens al eeuwen zaden en planten over grote afstanden. Daarom achten we de kans klein dat het gebruik van zaadmengsels van de doelsoorten van dit project uit naburige regio's (zelfs de Waalse kalkstreek) zal leiden tot nadelige gevolgen voor de autochtone populaties.

Referenties

- De Kort H., Mergeay J., Vander Mijnsbrugge K., Decocq G., Maccherini S., Kehlet Bruun H.H., Honnay O. & Vandepitte K. (2014). An evaluation of seed zone delineation using phenotypic and population genomic data on black alder *Alnus glutinosa*. *J Appl Ecol* 51:1218-1227.
- De Kort H., Mijnsbrugge K.V., Vandepitte K., Mergeay J., Ovaskainen O. & Honnay O. (2016a). Evolution, plasticity and evolving plasticity of phenology in the tree species *Alnus glutinosa*. *J Evol Biol* 29:253-264.
- De Kort H., Mergeay J., Jacquemyn H. & Honnay O. (2016b). Transatlantic invasion routes and adaptive potential in North American populations of the invasive glossy buckthorn, *Frangula alnus*. *Annals of Botany*.
- De Kort H., Vandepitte K., Mergeay J., Vander Mijnsbrugge K. & Honnay O. (2015). The population genomic signature of environmental selection in the widespread insect-pollinated tree species *Frangula alnus* at different geographical scales. *Heredity* 115:415-425.
- Frankham R., Ballou J.D., Eldridge M.D.B., Lacy R.C., Ralls K., Dudash M.R. & Fenster C.B. (2011). Predicting the probability of outbreeding depression. *Conserv Biol* 25:465-475.
- Frankham R., Balloux J.D. & Briscoe D.A. (2010). *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 618 p.
- Kolbe J.J., Glor R.E., Schettino L.R.G., Lara A.C., Larson A. & Losos J.B. (2004). Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431:177-181.
- Lankau R.A., Nuzzo V., Spyreas G. & Davis A.S. (2009). Evolutionary limits ameliorate the negative impact of an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:15362-15367.
- Vandepitte K., de Meyer T., Helsen K., van Acker K., Roldán-Ruiz I., Mergeay J. & Honnay O. (2014). Rapid genetic adaptation precedes the spread of an exotic plant species. *Mol Ecol* 23:2157-2164.
- Vellend M., Harmon L.J., Lockwood J.L., Mayfield M.M., Hughes A.R., Wares J.P. & Sax D.F. (2007). Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends Ecol Evol* 22:481-488.