

Biodiversiteit staat in toenemende mate bloot aan antropogene stressfactoren zoals klimaatverandering, chemische vervuiling en habitatvernietiging. Om dit soort stressvolle omstandigheden te overleven moeten organismen voldoende tolerantie en aanpassingsvermogen hebben. Echter, door vergaande versnippering van natuurlijke habitats zijn veel (veelal bedreigde) soorten, onderhevig aan genetische erosie: verlies van genetische diversiteit en een reductie in fitness als gevolg van inteeltdepressie. Aan de hand van laboratorium-populaties van de fruitvlieg onderzoeken we hier of en in welke mate genetisch geïsoleerde populaties extra te lijden hebben van stress en een verlaagd (evolutionair) aanpassingsvermogen bezitten en of ze hierdoor sterk in hun voortbestaan worden bedreigd.

Hoe fragmentatie en genetische erosie het aanpassingsvermogen en de overlevingskans van populaties ondermijnen: experimentele evidentie

Kuke (R.) Bijlsma,
Joke Bakker,
Désirée Joubert &
Marielle van Rijswijk

De mens heeft een steeds grotere invloed op het milieu dat hierdoor sterk en vaak zeer abrupt verandert en verslechtert. Industriële vervuiling, het gebruik van pesticiden e.d., maken het milieu van veel soorten steeds minder leefbaar. De uitstoot van broeikasgasen leidt tot klimaatveranderingen waardoor plaatselijk relatief extreme temperaturen kunnen voorkomen. Populaties en soorten komen hierdoor steeds vaker bloot te staan aan temperaturen die gevaarlijk dicht komen bij de grens waarbuiten ze niet meer kunnen overleven. Parallel hieraan breiden sommige warmteminnende soorten hun leefgebied sterk uit (Chown et al., 2010). Dit leidt weer tot verandering in de complexe interacties tussen individuen en soorten. Al deze antropogene veranderingen van het milieu hebben tot gevolg dat organismen in toenemende mate te maken krijgen met verslechterende en stressvolle omstandigheden die hun voortbestaan bedreigen. Daarom zullen populaties en soorten zich voortdurend moeten aanpassen.

Hoe kunnen organismen zich aan deze veranderingen aanpassen?

Naast het vermijden van stress, bijvoorbeeld door te migreren, kunnen organismen zich als volgt aanpassen.

1) FYSIOLOGISCHE AANPASSING. Organismen bezitten een uitgebreid arsenaal van fysiologische mechanismen om schade te voorkomen en te functioneren onder extreme(re) milieumomstandigheden. Een bekend voorbeeld zijn bijvoorbeeld de 'heat shock' eiwitten die in de meeste organismen voorkomen. Deze eiwitten hebben als functie andere eiwitten, die dreigen hun werkzame functie te verliezen bij extreme temperaturen, te stabiliseren en functioneel te houden (Sørensen et al., 2003). Fysiologische

aanpassingen beperken daardoor de reductie in tolerantie voor de desbetreffende stress, maar brengen vaak hoge biologische kosten met zich mee. Hierdoor hebben ze veelal een negatieve invloed op de algehele fitness van een organisme (bijvoorbeeld verlaging van de reproductie). Daarom is fysiologische aanpassing vaak een meer korte termijn oplossing. Om de overleving ook op langere termijn te waarborgen is een genetische respons nodig.

2) GENETISCHE AANPASSING (EVOLUTIONAIRE ADAPTATIE). Onder invloed van selectie kunnen er genetische veranderingen in een populatie plaatsvinden, waarbij het aandeel van meer resistente individuen in de populatie toeneemt. Welbekende voorbeelden zijn zware metaaltolerantie bij planten en pesticide-resistentie bij insecten (Bishop & Cook, 1981). Meer recent zijn in verband met klimaatveranderingen snelle genetische veranderingen waargenomen bij verschillende organismen

(Bradshaw & Holzapfel, 2006). Belangrijk is zich te realiseren dat deze genetische aanpassingen niet zo zeer het gevolg zijn van nieuwe voordelige mutaties, maar van een toename in frequentie van voordelige varianten die al in een populatie aanwezig waren. Dus de stressrespons van een populatie of soort hangt direct af van de hoeveelheid genetische variatie die aanwezig is (Bijlsma & Loeschcke, 2005; Bell & Gonzalez, 2009).

Fragmentatie van populaties en genetische erosie

Er is nog een ander probleem dat door de mens veroorzaakt wordt. Op grote schaal vindt vernietiging van natuurlijke habitats plaats, waardoor het leefgebied van veel soorten veel kleiner en vaak sterk versnipperd wordt. Er ontstaan kleine lokale populaties die veelal sterk van elkaar geïsoleerd zijn. Dit heeft naast ecologische en demografische

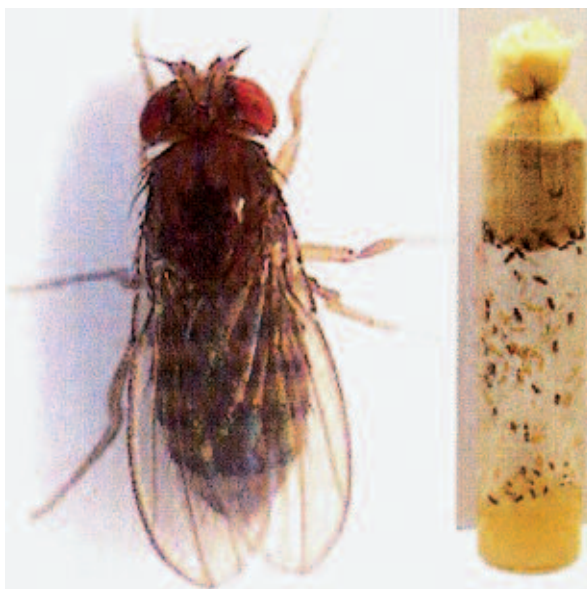


Foto 1. *Drosophila melanogaster* vrouwtje (links) en een kleine *Drosophila* populatie (rechts). Een kleine populatie bevat maximaal zo'n 100 individuen (foto: Corneel Vermeulen).

consequenties, ook belangrijke genetische gevolgen, omdat kleine geïsoleerde populaties sterker onderhevig zijn aan genetische drift*. Dit leidt tot verlies van genetische variatie*. Ook neemt in kleine populaties de verwantschap tussen individuen toe en hiermee de mate van inteelt (weergegeven door de inteeltcoëfficiënt F^* , die varieert van 0 voor niet ingeteelde populaties tot 1 bij volledige ingeteelde populaties). Voor soorten die onder normale omstandigheden niet intelen, gaat dit meestal gepaard met een sterke reductie in fitness: inteeltdepressie*. De combinatie van verlies aan genetische varia-

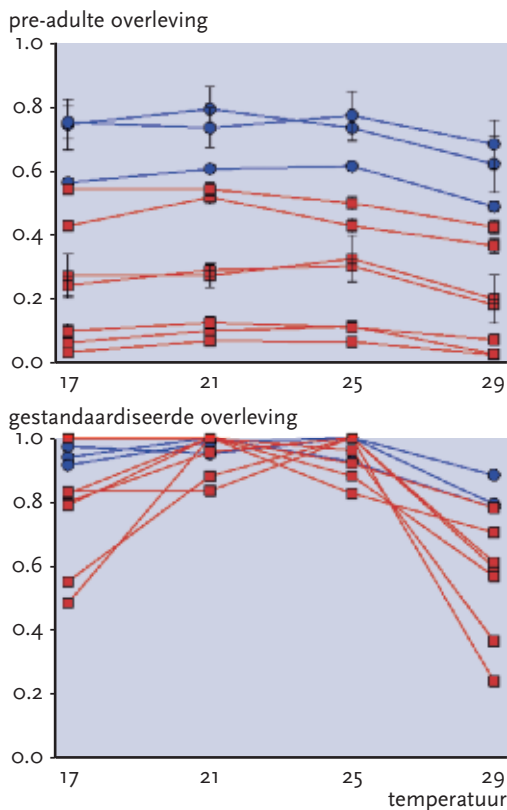
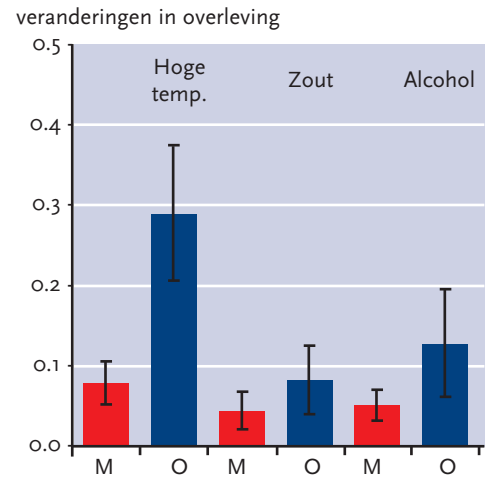


Fig. 1. Overleving van ei tot volwassen fruitvlieg van drie niet-ingeteelde (blauw) en zeven ingeteelde populaties (rood) bij vier temperaturen.

Boven: fractie overleving bij vier verschillende temperaturen. **Onder:** gestandaardiseerde fractie overleving per temperatuur voor elke afzonderlijke populatie relatief ten opzichte van de overleving bij die temperatuur waarbij deze de maximale overleving heeft. Voor elke populatie is de overleving bij de temperatuur die de hoogste overleving gaf voor deze populatie op één gesteld. Deze methodiek corrigeert voor de verschillen in inteeltdepressie tussen populaties die al bij optimale temperaturen aanwezig zijn en geeft beter het effect van de temperatuur stress alleen weer (bron: Joubert & Bijlsma, 2010).

Fig. 2. Gemiddelde verandering in de overleving na adaptatie aan drie verschillende stressmilieus (hoge temperatuur, zout en alcohol) voor gefragmenteerde (M, rood) en niet-gefragmenteerde (O, blauw) populaties voor elk van de stressmilieus. De adaptatieve respons (verandering/toename in overleving) is voor elke populatie berekend als de overleving van aangepaste vliegen minus die van niet-aangepaste vliegen (bron: Bakker et al., 2010).



tie en achteruitgang in fitness wordt ook wel aangeduid met de term genetische erosie. Dus in een sterk versnipperd landschap kunnen populaties sterk genetisch geërodeerd raken (Frankham et al., 2010). Vooral kwetsbare soorten worden hierdoor nog sterker in hun bestaan bedreigd. Het is dus cruciaal het effect van genetische erosie nader te onderzoeken.

Rol van modelsoorten voor het natuur-beheer

Om dit te onderzoeken zijn uitgebreide experimenten nodig. Omdat dit vrijwel onmogelijk, zo niet verboden is met bedreigde soorten, hebben wij *Drosophila melanogaster* (fruitvlieg, foto 1) gebruikt als model-organisme. *Drosophila*'s zijn klein, gemakkelijk in het laboratorium te kweken, hebben een korte generatieduur en zijn bij uitstek geschikt voor evolutionaire experimenten. Hoewel zelf geen bedreigde soort kan *Drosophila* uitstekend dienen om de mogelijke effecten van genetische erosie op de overleving van bedreigde kleine populaties onder stress te analyseren. *Drosophila* wordt als zodanig dus gebruikt als een biologische simulatie van de genetische processen om na te gaan of en in welke mate genetische erosie de tolerantie voor stress en het aanpassingsvermogen aantast. In het volgende nemen we een aantal (deel)vragen onder de loep.

In hoeverre beïnvloedt inteelt de tolerantie voor stress?

Joubert & Bijlsma (2010) onderzochten dit door de reactie van ingeteelde en niet-ingeteelde populaties bij verschillende temperaturen te vergelijken: twee temperaturen dicht bij de optimumtemperatuur voor *Drosophila* (21 & 25 °C) en twee meer extreme temperaturen (17 & 29 °C). De overleving van ei tot adult van alle ingeteelde populaties blijkt lager dan van de niet-ingeteelde populaties voor alle temperaturen (fig. 1, boven). Deze reductie in overleving (gemiddeld 64%) van de inge-

teelde populaties kan grotendeels verklaard worden als resultaat van inteeltdepressie. De grote verschillen in overleving tussen de ingeteelde populaties onderling worden verklaard door het feit dat genetische drift een toevalsproces is: in sommige populaties vindt fixatie van vooral schadelijke allelen plaats, terwijl in andere juist gunstige allelen gefixeerd worden (bijv. Bijlsma et al., 2010). Daarnaast heeft de opgroei-temperatuur een significant effect op de overleving: deze is lager voor de meer extreme temperaturen en toont aan dat 17 & 29 °C stress veroorzaken. Door voor elke populatie de gestandaardiseerde overleving uit te zetten (fig. 1, onder) is duidelijk te zien dat de reductie in overleving bij stressvolle temperaturen (17 & 29 °C) groter is voor de ingeteelde populaties dan voor de niet-ingeteelde. Uit deze resultaten kunnen we dus niet alleen de conclusie trekken dat inteelt een reductie in fitness veroorzaakt, maar belangrijker is dat ingeteelde populaties meer te lijden hebben van stresscondities dan niet-ingeteelde populaties en dus een lagere stresstolerantie hebben.

In hoeverre beïnvloedt genetische erosie het evolutionair aanpassingsvermogen?

Als de hoeveelheid genetische variatie bepalend is voor het evolutionair aanpassingsvermogen zou men verwachten dat gefragmenteerde populaties een verminderd aanpassingsvermogen vertonen. Bakker et al. (2010) onderzochten dit door een zestal gefragmenteerde 'grote' populaties (metapopulatie, foto 2) na te bootsen die elk weer bestaan uit zes kleine *Drosophila* populaties (subpopulaties). Als controle dienen zes ongefragmenteerde populaties (elk met ongeveer hetzelfde aantal individuen als een totale metapopulatie). Alle populaties werden na 40 generaties getest op hun aanpassingsvermogen voor drie verschillende stressmilieus. Daartoe werden alle (sub)populaties zowel zes generaties gekweekt op elk van de stressmilieus

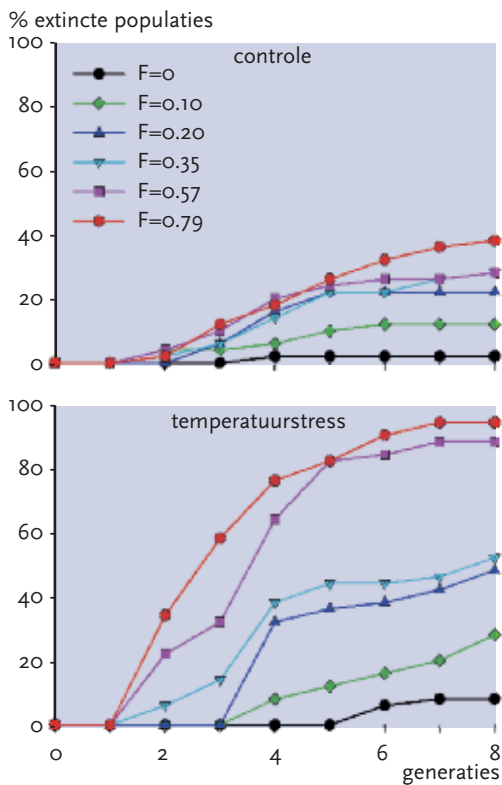
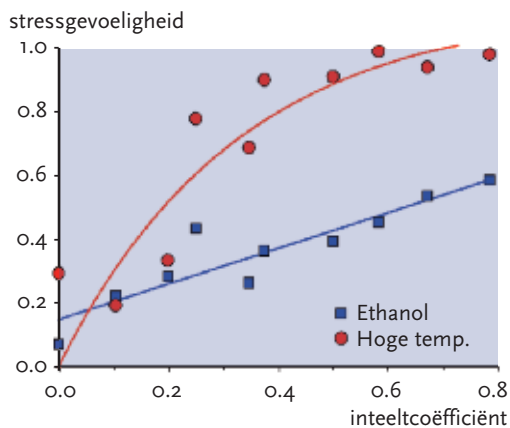


Fig. 3. Extinctie-experiment.

Boven en midden: Cumulatieve percentage uitgestorven populaties gedurende 8 generaties van kleine *Drosophila* populaties met een verschillende inteeltcoëfficiënt F (van niet ingeteeld, $F=0$, tot zeer sterk ingeteeld, $F=0,79$) onder optimale omstandigheden (controle, boven) en hoge temperatuurstress (midden). **Onder:** Stressgevoeligheid van populaties in relatie tot hun inteeltcoëfficiënt voor twee onderzochte stressmilieus. Stressgevoeligheid is hier de extra extinctie die onder stresscondities wordt gevonden, gecorrigeerd voor de sterfte die zulke populaties onder optimale condities al vertoonden (naar Bijlsma et al., 2000).



waaraan ze zich moesten aanpassen (aangepaste populaties), alsook zes generaties op controlemilieu (niet-aangepast). Na deze zes generaties werd de overleving van ei tot adult van zowel aangepaste als niet-aangepaste populaties op de drie stressmilieus bepaald.

Door voor elke populatie de overleving van aangepaste vliegen met die van niet-aangepaste vliegen te vergelijken, kunnen we de mate van adaptatie bepalen. In figuur 2 is te zien dat de gefragmenteerde metapopulaties gemiddeld een kleinere toename in overleving vertonen dan de ongefragmenteerde populaties voor elk van de drie stressmilieus. Daaruit blijkt dat populaties die gedurende enige tijd gefragmenteerd geweest zijn een duidelijk verlaagd evolutionair aanpassingsvermogen hebben.

Heeft dit consequenties voor de overlevingskans van populaties?

Bijlsma et al. (2000) hebben de extinctiekans van kleine *Drosophila* populaties die meer of minder ingeteeld waren onderzocht onder zowel optimale- (controle) als twee stresscondities (hoge temperatuurstress en alcoholstress). In figuur 3 zien we voor verschillende inteelt-niveaus hoeveel kleine populaties er cumulatief uitstierven gedurende acht generaties onder zowel optimale condities (boven) als onder hoge temperatuurstress (midden). Er zijn twee belangrijke conclusies te trekken uit deze figuren:

- 1) Onder beide milieumomstandigheden neemt de extinctie toe met toenemende mate van inteelt.
- 2) Onder hoge-temperatuurstress is de extinctiekans veel hoger dan onder optimale condities (voor alcoholstress werden vergelijkbare resultaten gevonden). Dit is niet zo verbazingwekkend, omdat men mag verwachten dat er meer individuen sterven als de omstandigheden verslechteren, waardoor de extinctiekans van een populatie toeneemt.

Inteelt vergroot dus op dramatische wijze de kans op extinctie van een populatie onder stress. Bovendien lijkt een zelfde stress stressvoller naarmate de populaties meer ingeteeld zijn. Dit is gekwantificeerd in figuur 3 (onder), waarin voor de verschillende inteelt-niveaus de extra sterfte die optreedt onder stressomstandigheden ten opzichte van de sterfte onder optimale omstandigheden is weergegeven (Bijlsma et al., 2000). Voor zowel hoge temperatuur- als alcoholstress zien we dat de gevoeligheid hoger wordt naarmate de

inteeltcoëfficiënt toeneemt. Dus voor beide stressmilieus geldt dat populaties steeds meer te lijden hebben van stress naarmate ze meer ingeteeld zijn. Maar de relatie tussen inteelt en stressgevoeligheid is duidelijk anders voor de beide stressmilieus. Hieruit kunnen we concluderen dat inteelt op zich niet de oorzaak is van verhoogde stressgevoeligheid, maar dat dit een gevolg is van het samenspel van de aard van de stress en de genetische samenstelling van een populatie (interactie tussen genotype en milieu) (zie ook Bijlsma et al., 2010).

Wat kunnen we hier van leren?

Fragmentatie van natuurlijke habitats veroorzaakt kleine populaties die onderling weinig migranten uitwisselen waardoor ze onderhevig worden aan genetische erosie. Voor menig bedreigde soort zijn in Nederland aanwijzingen gevonden dat ze blootgesteld zijn aan dit proces, o.a. voor Korhoen (*Tetrao tetrix*), Noordse woelmuis (*Microtus oeconomus*), Hamster (*Cricetus cricetus*), Duifkruid (*Scabiosa columbaria*), Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) (zie ook Vergeer & Ouborg, dit nummer). Onze experimenten laten zien dat genetische erosie uiteindelijk leidt tot een sterk verhoogde gevoeligheid voor omgevingsstress (fig. 1) en een verlaagd evolutionair aanpassingsvermogen (fig. 2) wat zich vertaalt in een sterk verhoogde extinctiekans (fig. 3). Aangezien bedreigde soorten veelal moeten leven onder stressvolle milieumomstandigheden (vaak de primaire oorzaak dat ze bedreigd zijn) en een beperkte populatiegrootte hebben, hebben deze met name te lijden onder dit 'verwoestende' proces. Als zodanig mag verwacht worden, dat soorten die zeldzaam zijn anders op antropogene stress zullen reageren dan veelvoorkomende soorten. Daarom is het van belang dat bij onderzoek naar de gevolgen van klimaatverandering e.d. voor de globale biodiversiteit ook rekening gehouden wordt met de genetische gevolgen van versnippering.

Als insect staat *Drosophila* direct model voor zo'n 50% van de bekende globale biodiversiteit, maar de negatieve effecten van genetische erosie die we in dit artikel aangetoond hebben zijn relevant voor alle organismen die inteeltdepressie vertonen. Hoewel hoge-temperatuurstress misschien minder relevant is voor warmbloedige dieren, hebben andere vormen van stress vergelijkbare effecten. Zo is waargenomen dat verlies van genetische diversiteit gepaard

* zie Begrippenlijst op p.91

gaat met verhoogde gevoeligheid voor virusinfecties en andere ziekten (Ross-Gillespie et al., 2007).

Het is dan ook cruciaal om bij beheerplannen naast ecologische, ook rekening te houden met de genetische aspecten. Voor genetisch geïsoleerde populaties is het belangrijk de hoeveelheid genetische variatie te verhogen en inteeltdepressie ongegaan te maken. Dit kan door het uitvoeren van translocaties tussen populaties of door het verbeteren van migratiemogelijkheden. Het uiteindelijke doel zou moeten zijn dat (meta)populaties zodanig groot worden dat genetische drift geen rol van betekenis speelt en genetische erosie niet optreedt. In hoeverre dit realiseerbaar is in het huidige landschap is een prangende vraag die geen universeel antwoord kent. Het onderhavige onderzoek zal ons echter zeker helpen in het stellen van prioriteiten in dit verband.

Literatuur

Bakker, J., M.E.C. van Rijswijk, F.J. Weissing & R. Bijlsma, 2010. Consequences of fragmentation for the ability to adapt to novel environments in experimental *Drosophila* metapopulations. *Conservation Genetics* 11: 435-448.

Bell, G. & A. Gonzalez, 2009. Evolutionary rescue can prevent extinction following environmental change. *Ecology Letters* 12: 942-948.

Bijlsma, R., J. Bundgaard & A.C. Boereman, 2000. Does inbreeding affect the extinction risk of small populations? Predictions from *Drosophila*. *Journal of Evolutionary Biology* 13:502-514.

Bijlsma, R. & V. Loeschcke, 2005. Environmental stress, adaptation and evolution: an overview. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 744-749.

Bijlsma, R., M.D.D. Westerhof, L.P. Roukx & I. Pen, 2010. Dynamics of genetic rescue in inbred *Drosophila melanogaster* populations. *Conservation Genetics* 11: 449-462.

Bishop, J. & L. Cook, 1981. Genetic consequences of man-made change. Academic Press, London.

Bradshaw, W.E. & C.M. Holzapfel, 2006. Evolutionary responses to rapid climate change. *Science* 312: 1477-1478.

Chown, S.L., A.A. Hoffmann, T.N. Kristensen, M.J. Angilletta, N.C. Stenseth & C. Pertoldi, 2010. Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research* 43: 3-15.

Frankham, R., J.D. Ballou & D.A. Briscoe, 2010. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Joubert, D. & R. Bijlsma, 2010. Interplay between habitat fragmentation and climate

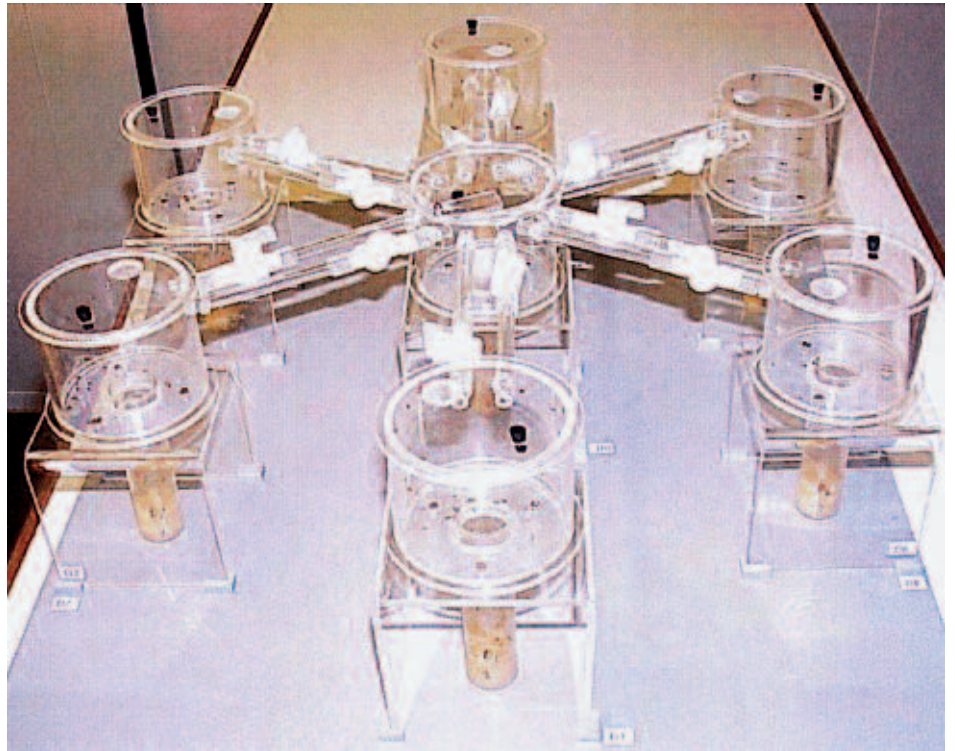


Foto 2. Experimentele metapopulatie die bestaat uit zes kleine *Drosophila* populaties (buisje onder elk compartiment). Migratie vindt plaats via de slangetjes als de kraantjes hierin open waren. Dit werd zodanig geregeld dat het aantal migranten beperkt was en tussen de 0,5 en 1 individu per generatie bedroeg (foto: Joke Bakker).

change: inbreeding affects the response to thermal stress in *Drosophila melanogaster*. *Climate Research* 43: 57-70.

Ross-Gillespie, A., M.J. O'Riain & L.F. Keller, 2007. Viral epizootic reveals inbreeding depression in a habitually inbreeding mammal. *Evolution* 61: 2268-2273.

Sørensen, J.G., T.N. Kristensen & V. Loeschcke, 2003. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecology Letters* 6: 1025-1037.

Summary

How fragmentation and genetic erosion undermine the adaptive potential and persistence of populations: experimental evidence

Biodiversity is increasingly subject to human induced stresses like climate change, chemical pollution and habitat destruction. To cope with such stressful conditions organisms should be sufficiently tolerant and able to adapt to these challenges. However, due to extensive fragmentation of habitats many, often endangered, species are subjected to genetic erosion: loss of genetic variation and a decrease in fitness. This might impair their tolerance and adaptive responses considerably. Using *Drosophila melanogaster* as model organism we investigated the consequences of fragmentation and genetic erosion in this respect. We observed that: 1) Inbreeding does not only cause decreased fitness but inbred populations also suffer significantly more from stress than non-inbred populations. 2) Populations that have a history

of fragmentation show a lower evolutionary adaptive response than non-fragmented populations. 3) As a result, genetically eroded populations have a significantly more increased extinction probability under stress than non-eroded populations. In conclusion, due to genetic erosion, fragmented populations (of endangered species) are expected to be even less able to cope with changing and deteriorating environments.

Dankwoord

Het onderzoek werd financieel ondersteund door de Nederlandse Organisatie van Wetenschappelijk onderzoek (NWO): en door een subsidie van het Wetenschapsgebied Aard en Levenswetenschappen (ALW, 805.33.362P) en door een subsidie van WOTRO Science for Global Development in het kader van het NWO Prioriteitsprogramma 'Biodiversiteit in verstoorde ecosystemen'. Verder werd financiële ondersteuning ontvangen van de Onderzoekschool Functionele Ecologie als onderdeel van het Breedtestrategie Programma 'Dispersal and Adaptation'.

Prof. dr. R. Bijlsma^{1,2}, Dr. J. Bakker^{1,2},
Dr. D. Joubert¹ & Drs. M.E.C. van Rijswijk^{1,2}
¹Population & Conservation Genetics en
²Theoretische Biologie,
Rijksuniversiteit Groningen
Postbus 11103
9700 CC Groningen
Nederland