



Milieu en Genetica, twee zijden van dezelfde natuurbeheermedaille

Foto 1. Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) is één van de vele soorten die in Nederland sterk achteruitgaat, onder andere door de negatieve gevolgen van verminderde habitatkwaliteit, toenemende habitatversnippering en genetische erosie (foto: P. Vergeer).

Philippine Vergeer & Joop Ouborg

Ecologie leert ons dat de aanwezigheid van een soort in een gebied een samenspel van milieufactoren en specifieke soortkenmerken is. Maar een soort is geen passieve speler: door evolutionaire processen kan een soort zich (genetisch) aanpassen aan veranderende omstandigheden. Ondanks dit samenspel van milieu en genetica, is de grootste aandacht van natuurbeheer traditioneel gericht op de milieukant, vaak specifiek op het herstel van habitatkwaliteit. In dit artikel willen we aan de hand van een studie van de Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) nagaan in welke mate milieuomstandigheden enerzijds en genetische factoren anderzijds bepalend zijn voor het succes van natuurlijke populaties.

Fitness

Natuurbeheer is doorgaans gericht op het beschermen, behouden en herstellen van terreinen en van populaties van al of niet bedreigde planten- en diersoorten. De doelen van natuurbeheer zijn vaak geformuleerd op het niveau van populaties, of hoger. De basis voor het bereiken van deze doelen ligt echter in essentie op het niveau van een individu. Alleen als er voldoende goed functionerende individuen zijn kan een populatie behouden worden en alleen

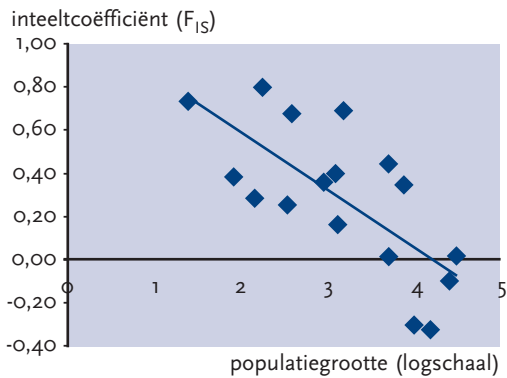
als een populatie behouden wordt kan een totale gemeenschap in zijn volle omvang behouden blijven. In de biologie wordt het functioneren van een individu vaak aangeduid met de term fitness (kader 1).

De som van de fitness van alle individuen in een populatie bepaalt het functioneren van de populatie. Dat functioneren wordt dan uitgedrukt in de groeisnelheid van de populatie. Die kan positief zijn (er komen per generatie individuen bij; de populatie groeit), negatief (de populatie wordt klei-

ner) en nul (de populatiegrootte blijft constant). Als de individuele fitness verandert, bijvoorbeeld omdat het milieu verandert, zal dat consequenties hebben voor de groeisnelheid van de populatie. En die groeisnelheid is uiteindelijk waar het bij natuurbeheer om gaat; een populatie met een negatieve groeisnelheid zal immers op den duur uitsterven. Hoewel het uiteindelijke doel van natuurbeheer is de groeisnelheid van populaties positief te beïnvloeden, zijn veel beheermaatregelen vooral gericht op de impact van habitatkwaliteit (milieu) op de individuele fitness.

Natuurbeheer en natuurherstel gericht op habitatkwaliteit

Tallose herstel- en beheermaatregelen zijn en worden uitgevoerd met het oog op herstel van lokale milieuomstandigheden. Maar helaas blijkt nog maar al te vaak dat ondanks de vele successen die deze herstelmaatregelen behalen, veel soorten niet



terugkeren of niet in aantallen toenemen (Jansen et al., 2010).
 Wat gaat er mis? Waarom zijn veel soorten niet 'fit' genoeg om zich in deze herstelde gebieden uit te breiden? Waarom zijn veel soorten niet meer in staat herstelde gebieden te (her)koloniseren? Het antwoord kan aan de genetische kant van fitness liggen: als een soort door versnippering en verslechterde habitatkwaliteit generaties lang in kleine populaties heeft geleefd, dan is het goed mogelijk dat de fitness van individuen niet alleen door een lage habitatkwaliteit, maar ook door genetische drift, inteelt en gebrek aan genetische uitwisseling met andere populaties is aangetast (voor een uitgebreide beschouwing over genetische drift, inteelt en de uitwisseling van genen zie Bijlsma et al., dit nummer).

Habitatkwaliteit en Genetica interacteren
 Processen als inteelt, genetische drift, beperkte dispersiemogelijkheden enz. kunnen de genetische variatie en aldus de fitness van een populatie sterk doen achteruitgaan. Een verlaagde genetische variatie betekent doorgaans een verminderde capaciteit om zich aan veranderingen in de omgeving aan te kunnen passen. In situaties waar populaties onder stress staan, of waar veranderingen in de directe omgeving plaatsvinden (denk hierbij aan bijvoorbeeld een nieuwe ziekte, verandering in bodemcondities, toevallige jaarlijkse verschillen in temperatuur, maar ook aan klimaatverandering), is het behoud van de mogelijkheid tot aanpassen aan de omgeving essentieel. Milieuproblemen en genetische problemen kunnen dan ook niet los van elkaar worden gezien. Beiden kunnen de fitness van planten en dieren direct beïnvloeden. Bovendien leidt een verlaagde genetische variatie niet alleen tot verlaagde fitness en beïnvloedt een verslechterd milieu niet alleen de fitness van populaties: beide factoren kunnen elkaar ook versterken (Vergeer et al., 2003, ook Bijlsma et al., dit nummer).

Blauwe knoop als voorbeeldsoort
 Overtuigende aanwijzingen voor de interactie tussen habitatkwaliteit en genetica zijn gevonden in een uitgebreid onderzoek aan Nederlandse populaties van Blauwe

Fig. 1. De inteeltcoëfficiënt gemeten in verschillende populaties van de in Nederland sterk achteruitgaande Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) uitgezet tegen de populatiegrootte. De inteeltcoëfficiënt geeft aan welk procent van de allelen van een individu, afkomstig van één of meer gemeenschappelijke voorouders, zich in homozygote toestand bevindt. Hoe hoger de inteeltcoëfficiënt, hoe meer inteelt er is in een populatie. Bij Blauwe knoop is duidelijk te zien dat kleinere populaties sterker zijn ingeteeld. Een negatieve inteeltcoëfficiënt (uiteelt) duidt op een overschot aan heterozygote individuen (meer dan verwacht op basis van toeval). Dit kan bijvoorbeeld optreden als heterozygote individuen fitter zijn dan homozygote individuen en heterozygote individuen dus een selectief voordeel hebben.

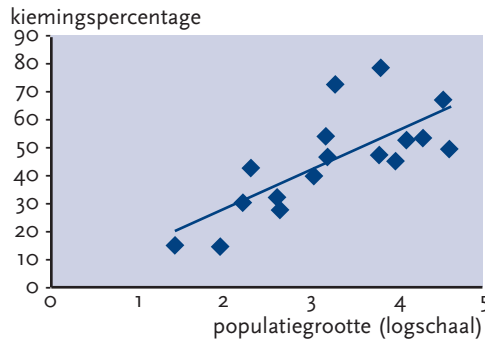


Fig. 2. Het kiemingspercentage van 17 Nederlandse Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) populaties uitgezet tegen de populatiegrootte. Bij Blauwe knoop is duidelijk te zien dat zaden afkomstig uit grotere populaties een hoger kiemingspercentage hebben.

knoop (*Succisa pratensis*; foto 1,2). Deze soort is in Nederland na 1980 sterk achteruitgegaan, vermoedelijk vooral door toenemende verdroging van natte graslanden, vermessing en versnippering. In 2003 zijn er 17 populaties over het gehele verspreidingsgebied in Nederland bemonsterd. Hiervoor werd van 30 exemplaren per populatie een klein stukje blad ingezameld. Dit heeft een verwaarloosbaar effect op de populatie. De populaties verschilden sterk in aantallen individuen: van enkele tientallen individuen in de kleinste populatie tot meer dan 100.000 individuen in de grootste populaties. Van elke populatie werd de fitness gemeten aan de hand van parameters zoals overleving en reproductie van de planten. Tevens werd in elke populatie van ongeveer 30 individuen een klein stukje blad meegenomen waaraan, met behulp van genetische markers, de genetische variatie werd vastgesteld. Tenslotte zijn in elke populatie bodemonsters genomen, die in het lab geanalyseerd zijn op zuurgraad en de concentraties van verschillende nutriënten, waaronder stikstof in de vorm van ammonium en nitraat.

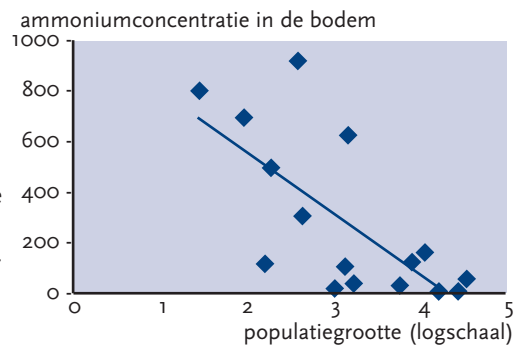


Fig. 3. De ammoniumconcentraties ($\mu\text{mol/kg}$ droge bodem) in de bodem uitgezet tegen de populatiegrootte van verschillende Nederlandse Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) populaties. Grote populaties werden uitsluitend aangetroffen op nutriëntarme bodems en kleine populaties vooral op geëutrofieerde bodems.

Vervolgens zijn deze populaties bestudeerd op correlaties tussen populatiegrootte, genetische diversiteit, de standplaatscondities (met name zuurgraad en nutriënten), en de gemeten fitnesskenmerken. De resultaten van deze metingen waren opmerkelijk. In de eerste plaats bleken zowel de hoeveelheid genetische variatie als de mate van inteelt per populatie

Kader 1. Fitness

De definitie van fitness, zoals die in de evolutiebiologie gangbaar is, is opgebouwd uit twee componenten. In de eerste plaats heeft fitness betrekking op de mate waarin een individu (in de evolutiebiologie wordt eerder over genotypen gesproken) bijdraagt aan de volgende generatie: een individu is fitter dan een ander individu wanneer hij of zij bijdraagt aan meer nakomelingen in de volgende generatie. In de tweede plaats is de overleving een belangrijke component (hoeveel van de nakomelingen overleven totdat zij zelf gaan reproduceren). Individuen zullen door hun specifieke genetische samenstelling verschillen in fitness. Daarnaast wordt fitness ook sterk bepaald door het milieu waarin een individu zich bevindt. Fitness is geen vaste, onveranderbare eigenschap van een individu, maar de gerealiseerde reproductie en overleving in een specifiek milieu. Een individu kan fitter zijn dan een ander individu wanneer het zich in een beter milieu bevindt. Fitness definiëren zonder daarbij aan te geven over welk milieu men spreekt is zinloos.

sterk te correleren met de grootte van de populatie: hoe kleiner de populatie, hoe minder genetische variatie en hoe meer inteelt er aanwezig was (fig. 1). Verder was er ook een relatie tussen de grootte van de populatie en fitnessfactoren als overleving en reproductie. In grote populaties hadden planten een hogere fitness (gemeten als een betere overleving en een hogere reproductie) vergeleken met kleine populaties (fig. 2). Deze twee relaties lijken aan te tonen dat genetica een belangrijke bijdrage levert aan de fitness van populaties. Maar daarnaast bleek ook dat kleine populaties hogere ammoniumconcentraties in de bodem hadden dan grote populaties en dus dat kleine populaties sterker zijn geëutrofeerd (fig. 3). Bovendien bleek de fitness van planten ook sterk gecorreleerd met deze ammoniumconcentraties: hoge concentraties aan ammonium in de bodem leidt tot lagere fitness van planten (fig. 4), vermoedelijk doordat ze in die situatie sterkere competitie ondervinden van andere soorten. De lagere fitness in kleine populaties zou dus ook het gevolg kunnen zijn geweest van de hogere eutrofiëeringsniveaus in die populaties. Daarmee was een dilemma geboren, want hoewel er weliswaar een groot aantal variabelen onderling sterk gecorreleerd zijn, weten we niet wat de causale verbanden zijn tussen al deze variabelen, en hoe deze de fitness van deze plant bepalen. In andere woorden, is het nu genetische variatie of de milieukwaliteit die de vitaliteit van de Blauwe knoop het sterkst beïnvloedt?

Om dit te onderzoeken is een statistische techniek ('structural equation modelling') gebruikt die in staat is de bijdrage van de verschillende factoren (genetische variatie, milieukwaliteit en de interactie tussen genetische variatie en milieukwaliteit) aan de fitness van Blauwe knoopplanten te kwantificeren.

Uit deze analyse blijkt dat populatiegrootte geen grote directe impact heeft op de fitness van Blauwe knoop (fig. 5; er gaat slechts een dunne pijl van populatiegrootte naar fitness), maar dat populatiegrootte wel de genetische variatie sterk beïnvloedt, welke vervolgens weer een grote impact heeft op de fitness (fig. 5; er gaat een dikke pijl van populatiegrootte naar genetische variatie en een dikke pijl van genetische variatie naar fitness). Ook bodemcondities beïnvloeden de populatiegrootte, enerzijds op indirecte wijze via

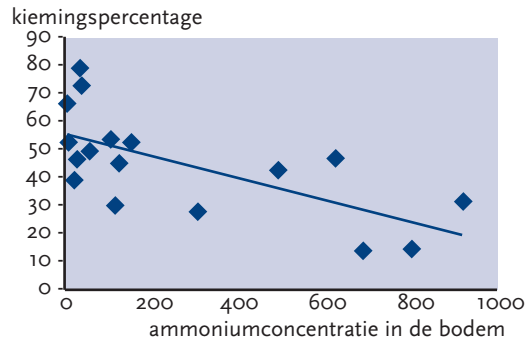


Fig. 4. Het gemiddeld kiemingspercentage gemeten in de verschillende Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) populaties uitgezet tegen de ammoniumconcentraties ($\mu\text{mol/kg}$ droge bodem) in de bodem. De zaden van planten afkomstig van nutriëntarme bodems bleken over het algemeen beter te kiemen dan zaden afkomstig van planten van nutriëntrijke bodems.

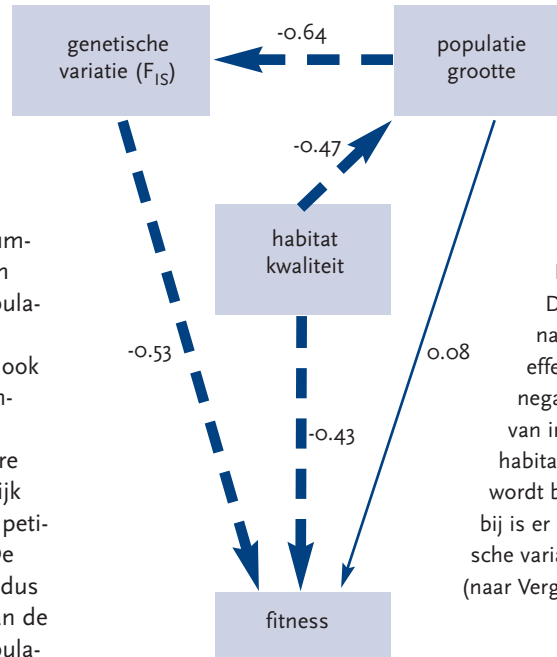


Fig. 5. De effecten van habitatkwaliteit en genetische variatie kunnen elkaar versterken bij hun effect op fitness. Weergegeven zijn de directe en indirecte effecten van habitatkwaliteit, populatiegrootte en genetische variatie (hier weergegeven als de inteeltcoëfficiënt, F_{IS}) op de fitness van Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) in 17 populaties in Nederland. De pijlen geven de richting van de effecten weer. De relatieve sterkte van het effect is weergegeven naast de pijl. Hoe hoger het getal, hoe sterker het effect en hoe dikker de pijl. Gestippelde pijlen geven negatieve effecten weer. Zichtbaar is dat de fitness van individuen niet alleen door directe effecten van habitatkwaliteit, populatiegrootte en genetische variatie wordt beïnvloed, maar ook door indirecte effecten. Daarbij is er een interactie tussen habitatkwaliteit en genetische variatie en kunnen beide processen elkaar versterken (naar Vergeer et al., 2003).

genetische effecten op de fitness en anderszits ook rechtstreeks, bijvoorbeeld door een direct effect te hebben op de kieming. Uiteindelijk blijken habitatkwaliteit en genetische variatie ongeveer gelijk bij te dragen aan het verlies van fitness en is er bovendien een duidelijke relatie tussen beiden (fig. 5; Vergeer et al., 2003 voor verdere toelichting).

Hiermee is aangetoond dat milieu en genetica twee zijden zijn van dezelfde natuurbeheermedaille. Herstel van habitatkwaliteit, maar ook herstel van de genetische samenstelling zijn dan ook noodzakelijk om deze soort voor verdere achteruitgang te behoeden.

Wat te doen

Het onderzoek naar de Blauwe knoop heeft het volgende inzicht ten aanzien van soortenbehoud opgeleverd:

1. ZICHT KRIJGEN OP DE OMVANG VAN GENETISCHE VARIATIE.

Het is van groot belang voor heel veel soorten, bedreigd of potentieel bedreigd, zicht te krijgen op de omvang van hun genetische variatie. Genetische variatie is niet alleen van direct belang voor het huidige functioneren van een populatie, het is ook de voorwaarde voor lange termijn-

behoud in een veranderend milieu. In het recente verleden was het vaststellen van genetische variatie, zelfs in een klein aantal soorten, een enorme taak en onbetaalbaar. Maar de genetische technieken zijn vernieuwd, efficiënter en goedkoper geworden. Deze nieuwe technieken maken het nu mogelijk voor grote aantallen soorten en populaties snel een overzicht te krijgen. Technisch gezien is het nu mogelijk om in een project van bijvoorbeeld vier jaar de genetische variatie van honderden soorten in kaart te brengen.

2. INZICHT KRIJGEN IN DE MATE VAN GENETISCHE DIFFERENTIATIE.

Versnippering isoleert populaties van elkaar. Door gebrek aan uitwisseling tussen populaties neemt de genetische differentiatie tussen populaties toe, als gevolg van neutrale genetische processen, zoals bijvoorbeeld genetische drift. Daarnaast kan natuurlijke selectie ervoor zorgen dat individuen aangepast raken aan zeer specifieke omgevingscondities. Informatie over de mate en specificiteit van adaptatie is uitermate relevant voor beheer, want zeer sterke lokale adaptatie kan leiden tot zeer slecht functioneren op plaatsen met sterk verschillende omstandigheden. Hierdoor kunnen we beter begrijpen waarom som-

mige introductieprogramma's falen en waarom natuurverbindingen niet altijd wenselijk zijn.

3. INZICHT KRIJGEN IN HOE SOORTEN ZULLEN REAGEREN OP KOMENDE BEDREIGINGEN ZOALS KLIMAATVERANDERING.

Klimaatverandering is helaas een gegeven. Hoeveel discussie er ook is over de precisie van voorspellende klimaatmodellen (IPCC, 2007), dat het klimaat verandert staat niet meer ter discussie. Maar welke soorten en populaties zullen in staat zijn deze nieuwe situatie het hoofd te bieden? Op welke wijze kunnen natuurbeheerders zich voorbereiden op het nemen van nieuwe maatregelen? Waar kunnen de beperkte middelen het best in worden geïnvesteerd, gezien de enorme omvang van de te verwachten effecten? Op al die vragen hebben we nu geen antwoord. Immers deze bedreiging is geheel nieuw en niemand heeft ervaring met de effecten, laat staan met maatregelen. Het is belangrijk om voor de verschillende klimaat-scenario's te kunnen inschatten wat de mogelijke effecten zijn op de biodiversiteit en hoe het beheer hierop in kan spelen.

Hiervoor is meer en gedetailleerder onderzoek nodig om te kunnen begrijpen hoe de effecten van milieu en genetica elkaar beïnvloeden.

4. INZICHT KRIJGEN IN DE EFFICIËNTIE VAN BESTAANDE MAATREGELEN.

Nederland zou ('zou', want de huidige Nederlandse regering heeft verdere ontwikkeling van de Ecologische Hoofdstructuur stopgezet) over de hele looptijd (2005-2017) rond de 17 miljard euro uittrekken voor het instellen van een Ecologische Hoofdstructuur (de Koeijer et al., 2008). De Ecologische Hoofdstructuur trachtte de gevolgen van versnippering te verhelpen door natuurgebieden met elkaar te verbinden. Een enorm bedrag, dat in een tijd waarin we een economische crisis het hoofd moeten bieden zwaar moest worden bevochten. Opvallend genoeg is er tot nu toe van dit enorme bedrag nauwelijks iets besteed aan het evalueren van de efficiëntie van de uitgevoerde maatregelen. Toch is dat nodig, niet alleen om te weten welke maatregelen nu het meest efficiënt zijn (zie ook Opdam, 2002), maar ook om te leren hoe we in de toekomst maatregelen

moeten bijsturen, of moeten vervangen door andere, meer efficiënte inspanningen, zodat het geld zo doeltreffend mogelijk wordt besteed.

Literatuur

IPCC. Climate change, 2007. Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Core Writing Team, R.K. Pachauri & A. Reisinger (ed.). IPCC, Geneve, Zwitserland.

Jansen, A.J.M., R.M. Bekker, R. Bobbink, J.H. Bouwman, R. Loeb, H. Van Dobben, G.A. van Duinen & M.F. Wallis de Vries, 2010.

De effectiviteit van de regeling Effectgerichte Maatregelen (EGM) voor Rode-lijstsoorten. Rapport DKI nr. 2010/dk137-O. Ede, Nederland.

Koeijer, T.J. de, K.H.M. van Bommel, J. Clement, R.A. Groeneveld, J.J. de Jong, K. Oltmer, M.J.S.M. Reijnen & M.N. van Wijk, 2008.

Kosteneffectiviteit terrestrische Ecologische Hoofdstructuur; Een eerste verkenning van mogelijke toepassingen. Wageningen, Wetenschappelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, 86 pagina's. WO-rapport 73. Wageningen.

Opdam, P.F.M., 2002. Natuurbeleid, Biodiversiteit en EHS: doen we het wel goed? Alterra, Resarch Instituut voor de Groene Ruimte. Wageningen Universiteit, Wageningen.

Vergeer, P., R. Rengelink, A. Copal & N.J. Ouborg, 2003. The interacting effects of genetic variation, habitat quality and population size on performance of *Succisa pratensis*. *Journal of Ecology* 91(1): 18-26.

Summary

Environment and Genetics, two sides of the same medal

The occurrence of species is determined by the interplay of environment and adaptation. A species is not passive in this process: a species can (genetically) adapt to suboptimal conditions. Despite the interacting roles of environment and genetics, management is traditionally focused on the environment and more specifically the restoration of the environment. In this manuscript we explain the role of genetics in the fitness of an individual and therewith the conservation of a species. We show by research on *Succisa pratensis* that environment and genetics are two sides of the same medal.

Dr. P. Vergeer & Dr. N.J. Ouborg
Section of Molecular Ecology
IWWR, Radboud Universiteit Nijmegen
Heyendaalseweg 135
6525 AJ Nijmegen, Nederland
p.vergeer@science.ru.nl
j.ouborg@science.ru.nl

Foto 2. Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) als voorbeeldsoort (foto: P. Vergeer).

