

Planten liften mee op Maas

Grensmaas
Genetisch onderzoek
Populatiodynamiek
(Her)kolonisatie
Genetische drift

Genetisch onderzoek en soortbescherming

Op de grens tussen België en Nederland wordt de Maas de komende jaren grondig herschapen. Over een lengte van 50 kilometer krijgt de rivier weer meer ruimte en worden de oevers natuurlijk ingericht. Of de natuur even snel zal reageren als verwacht, hangt af van de mogelijkheden die soorten hebben om vanuit de huidige, vaak ongunstige, omstandigheden te reageren op de veranderingen. Genetisch onderzoek biedt mogelijkheden om inzicht te krijgen in dit vraagstuk.

Door de hoge bevolkingsdruk en dynamiek van het landgebruik met als gevolg een sterke fragmentatie van natuurlijke habitats, kennen Vlaanderen en Nederland een uitzonderlijk groot aandeel bedreigde soorten (Oostermeijer & De Knecht, 2004; Honnay & Jacquemyn, 2007). Een zekere landschapsdynamiek kan evenwel ook gunstig zijn of zelfs vereist voor het herstel van bedreigde soorten, mits deze bijdraagt aan het behoud van de genetische diversiteit. Dit kan wanneer dynamische processen of verstoringen op landschapsschaal de mogelijke negatieve effecten van genetische drift en in-teelt teniet doen door het uitwisselen van genetisch materiaal. In de overdracht van genetisch materiaal ligt immers de sleutel tot overleven of uitsterven van populaties. De studie van de genetische structuur en diversiteit van populaties in combinatie met specifieke verspreidingspatronen van soorten kan een licht werpen op de overlevingsstrategieën en -kansen van soorten op landschapniveau (Freckleton & Watkinson, 2003).

De oevers van rivieren zijn dynamische landschappen bij uitstek. Hier liggen ook uitzonderlijke omstandigheden om de dynamiek van populaties te onderzoeken in relatie tot de processen van fragmentatie, kolonisatie en herstel. De Grensmaas is zo'n interessant onderzoeksgebied, mee omwille van de grootschalige natuur- en rivierherstelprojecten die er sinds kort in uitvoering zijn. Tevens is het een gebied met een zeer grote dynamiek zowel vanuit de rivier alsook in het landgebruik. Dit heeft directe effecten

op de plantensoortendiversiteit (Van Looy et al., 2006). Door jaarlijkse overstromingen stonden populaties tot voor 50 jaar nagenoeg permanent met elkaar in verbinding. Isolatie en fragmentatie van habitats als gevolg van de aanleg van zomer- en winterdijken, van grootschalige ontgravingen en door landbouwintensivering, vormen een sterke bedreiging voor het contact tussen de populaties in de Maasvallei (Van Looy & Meire, 2009). De verminderde mogelijkheid van transport via water – omwille van waterbeheerkundige werken – wordt in onze contreien als één van de belangrijkste oorzaken voor achteruitgang van plantensoorten in de afgelopen eeuw beschouwd (Ozinga et al., 2008). In 2004 is een onderzoek gestart naar de genetische en populatiodynamische kenmerken van een aantal plantensoorten in relatie tot de rivier- en landschapsdynamiek in de Maasvallei. Dit onderzoek heeft tot doel inzichten te leveren voor herstel van soorten in relatie tot het grotere Grensmaasproject en meer algemeen voor de ecologie van soorten in landschapstypes die onderhevig zijn aan fragmentatie en isolatie.

Onderzoeksopzet en methode

Op basis van de ligging van hun habitat op de gradiënt van jaarlijks overstromende grindbanken naar hoger gelegen graslanden die slechts eens in de vijf tot tien jaar overstromen, zijn voor deze studie drie soorten van het Maasstroombetal geselecteerd: gewone steenraket/*Erysimum chei-*

KRIS VAN LOOY,
OLIVIER HONNAY,
HANS JACQUEMYN,
PETER BREYNE,
KEVIN LAMBEETS,
BART PETERS & GIJS
KURSTJENS.

Dr. K. Van Looy Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Kliniekstraat 25, 1070 Brussel kris.vanlooy@inbo.be
Drs. P. Breyne INBO
Dr. O. Honnay Katholieke Universiteit Leuven, Laboratorium Plantenecologie
Dr. H. Jacquemyn Katholieke Universiteit Leuven, Laboratorium Plantenecologie
Dr. K. Lambeets Universiteit Gent, Vakgroep Terrestrische Ecologie
Drs. B. Peters Bureau Drift
Drs. G. Kurstjens Bureau Kurstjens

Foto NV De Scheepvaart/RWS Maaswerken

ranthoides, Maasraket/Sisymbrium austriacum en wilde marjolein/*Origanum vulgare* (Honnay et al., 2009; Jacquemyn et al., 2006; Van Looy et al., 2009). Doel van deze aanpak is om de verschillen in de (genetische) structuur van de metapopulaties in relatie te brengen met de aanwezige dynamiek en het rivier- en natuurbeheer in het gebied. Alle aanwezige populaties van genoemde soorten in het Grensmaasgebied zijn geïnventariseerd en van een twintigtal planten per populatie zijn bladstalen genomen voor de genetische analyse. De locaties van alle populaties is geïntegreerd in een Geografisch Informatiesysteem (GIS) waardoor de

geografische positie ten opzichte van de rivier en onderlinge isolatieafstanden op een gemakkelijke manier te bepalen zijn. Van de soort van de meest dynamische habitats (de éénjarige gewone steenraket) is ook de genetische diversiteit van de populaties in de tijd gevolgd. Voor de andere soorten is een ruimte-voor-tijd substitutie (chronosequentie) mogelijk aangezien de leeftijd van de verschillende populaties bekend is. De DNA-extractie van de bladstalen is uitgevoerd met Qiagen plant kits, de AFLP-analyse (Amplification Fragment Length Polymorphism) zoals beschreven door Vos et al. (1995). In eerste instantie zijn voor elke soort zestien willekeurige stalen geanalyseerd met acht verschillende primercombinaties. De primercombinaties die het beste resultaat gaven en meeste polymorfisme vertoonden, zijn in het vervolg gebruikt voor alle stalen. Voor Maasraket en gewone steenraket zijn respectievelijk vier en zes primercombinaties gebruikt; voor wilde marjolein vier.

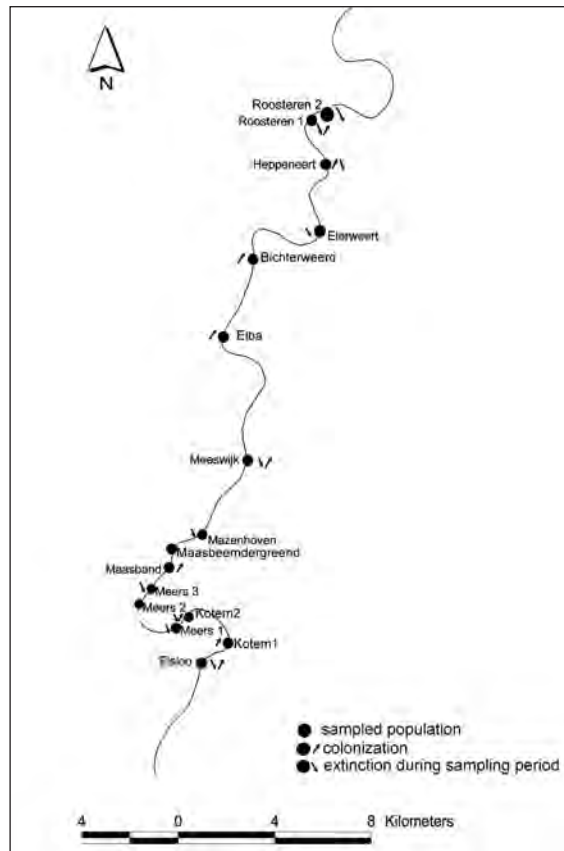
Bayesiaanse analyse van de genetische populatiestructuur geeft een maat voor de genetische differentiatie (F_{ST}) tussen de populaties. Op basis van Manteltesten is gekeken of er sprake is van genetische isolatie (isolation-by-distance). De genetische diversiteit binnen de populaties is ingeschat aan de hand van drie verschillende kenmerken: het aandeel polymorfe loci (PPL), Nei's index voor genetische diversiteit (H_j) en de bandrijkdom (Br). Voor de vergelijking van de analyses wordt hier verder enkel de algemeen gebruikte Nei's index weergegeven.

Ook is een verwantschapsanalyse op niveau van individuen uitgevoerd, de zogenaamde assignment test. Deze techniek laat toe om migratie van individuen tussen populaties vast te stellen op basis van genetische profielen van de populaties.

Voor elk van de soorten beschrijven we hier achtereenvolgens het vastgestelde kolonisatiepatroon, met het aandeel stroomop-/afwaartse kolonisaties, de verbondenheid van

Figuur 1 Steenraket-populaties in het Grensmaasgebied met kolonisatie en/of extinctie van de populatie gedurende de driejarige onderzoeksperiode.

Figure 1 *Erysimum cheiranthoides* populations along the Border Meuse, with marked colonization and extinction during the three year survey.



de populaties en de interactie tussen de rivierdynamiek en de genetische bagage. De analyse van genetische diversiteit en differentiatie tussen populaties, alsook de verwantschapsanalyse op individuniveau zijn de gebruikte technieken om het geanalyseerde genetische materiaal in relatie te brengen met de populatiedynamiek.

Gewone steenraket: dynamische metapopulatie

Gewone steenraket is een eenjarige pioniersoort van verstoorde bodems die frequent voorkomt op de grindbanken langs de Grensmaas. De Grensmaas met haar sterke dynamiek, haar grind en grove sediment vormt de uitgelezen habitat voor deze soort die z'n naam eer aan doet en open stenige banken tot plekken met grof zand uitkiest.

In 2005, 2006 en 2007 zijn alle grindbanken van het Grensmaastraject onderzocht en daarbij is een duidelijke metapopulatiedynamiek vastgesteld. In 2005 zijn twaalf populaties aangetroffen op grindbanken of oevers van de rivier, in 2006 slechts zes en in 2007 opnieuw elf, variërend in grootte van enkele exemplaren tot enkele honderden. Extinctie vindt dus in het eerste jaar (2005-2006) plaats bij de helft van de aanwezige populaties en in het tweede jaar (2006-2007) bij slechts één populatie, terwijl de kolonisatiegraad respectievelijk 14 en 53 procent bedraagt. Figuur 1 toont dat vrijwel alle grindbanken in het gebied gedurende de drie jaar van het onderzoek wel een extinctie en/of kolonisatie kennen. De metapopulatie van de soort bestaat uit een zestiental grindbanken die als geschikte habitatplek voor gewone steenraket fungeren langs de 40 kilometer lange Grensmaas.

Naburige populaties zijn genetisch niet meer gelijkend dan onderling ver verwijderde. Dit wijst op een belangrijk aandeel van langeafstandsverbreding, waarvoor als oorzaak de relatie met het optreden van overstromingen voor de hand ligt. Het meest markante resultaat van de ana-

soort	genetische diversiteit (Hj)	genetische differentiatie (Fst)
Gewone steenraket	0,22	0,06-0,17
Maasraket	0,34	0,07
Wilde marjolein	0,27	0,24

lyses is dat de genetische differentiatie in de metapopulatie verdriedubbelt van 0,06 in 2005 tot 0,17 in 2007 (tabel 1), terwijl de totale genetische diversiteit in de metapopulatie, tegen de verwachtingen in, ongeveer constant blijft. De sterke toename in de genetische differentiatie over de drie jaren kan verklaard worden aan de hand van het afvoerre-gime van de Maas (figuur 2). Het laatste hoogwater (2800 m³/s) dateert reeds van januari 2003. Bij sterke hoogwaters worden niet enkel zaden van bovenstroomse populaties aangevoerd, maar treedt binnen het gebied ook een maximale vermenging van zaden uit de aanwezige populaties op. Resultaat is een sterk gehomogeniseerde metapopulatie zoals we die aantreffen bij het begin van onze analyse in 2005 met een hoge genetische diversiteit zowel voor de metapopulatie als voor de deelpopulaties. Vanaf het hoogwater van 2003 is de Grensmaasmetapopulatie een gesloten geheel geweest voor de steenraket en trad uitwisseling enkel op tussen deelpopulaties. De toename in genetische differentiatie geeft aan dat vanaf het hoogwater van 2003 de deelpopulaties steeds meer op zichzelf zijn komen te staan door toenemende ruimtelijke isolatie. In 2007 werd een dergelijke significante isolatie in relatie tot de onderlinge afstand tussen de deelpopulaties, de zogenaamde *isolation by distance*, vastgesteld. Hoewel er nog uitwisseling optreedt tussen naburige populaties, groeien ze dus genetisch geleidelijk uit elkaar. Dit gaat door totdat er een volgend sterk hoogwater optreedt, dat zowel zaden van bovenstrooms kan aanvoeren alsook binnen de bedding erosie en sedimentatie op de grindbanken laat optreden. Op dat moment worden de aanwezige zaadbanken van de soort geactiveerd, wordt de metapopulatie

Tabel 1 Genetische kenmerken van de onderzochte populaties langs de Grensmaas. Gemiddelde genetische diversiteit binnen de populaties en gemiddelde differentiatie tussen populaties. Bij gewone steenraket en genetische differentiatie: cijfers over drie jaar.

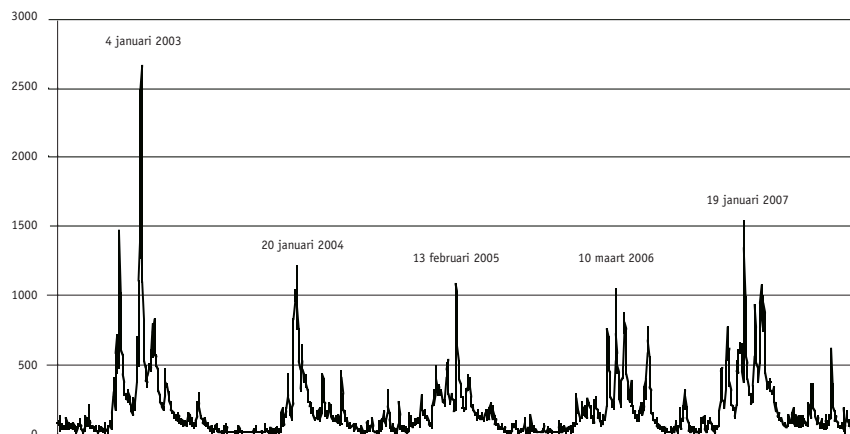
Table 1 Genetic diversity and differentiation measures for the studied plant species' populations along the Border Meuse.

aangevuld en treedt tegelijk een sterke vermenging over het gebied op.

Wanneer individuele planten worden toegewezen aan de populatie waarmee ze het meest verwant zijn, dan blijken de populaties samengesteld te zijn uit individuen die afkomstig zijn uit verschillende populaties. Deze sterke vermenging van individuen kan het best verklaard worden door migratie tussen populaties en door het ontstaan van nieuwe populaties. Van de bemonsterde individuen kon meer dan de helft onmiskenbaar genetisch toegewezen worden aan een specifieke deelpopulatie van het voorgaande jaar. De sterke extinctie-kolonisatiedynamiek en genetische uitwisseling tussen populaties duidt op een gezonde metapopulatie. De genetische diversiteit was tamelijk hoog voor een soort die hoofdzakelijk zelfbestuivend is. Mogelijk is een persistente zaadbank mee verantwoordelijk voor het behoud van de diversiteit gedurende de onderzoeksperiode (Honnay et al., 2008). De genetische bagage van de soort lijkt in het gebied ondanks de sterke dynamiek dus voldoende verzekerd te zijn.

Figuur 2 Afvoer (m³/s) over de periode 2002-2007 met de data van de hoogste afvoerpieken.

Figure 2 Discharge (m³/s) over the period 2002-2007 with dates of the highest peak discharges.



Maasraket: risicospreiding

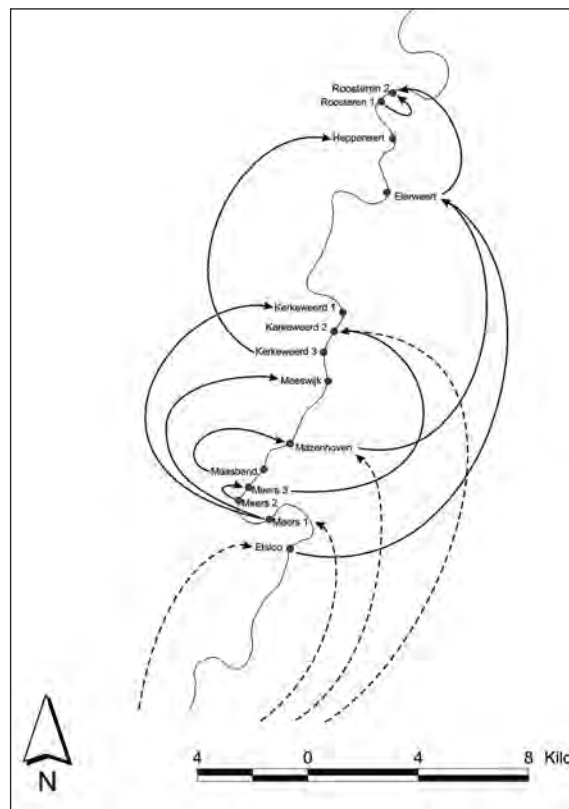
Maasraket (*Sisymbrium austriacum* subsp. *chrysanthum*) is van oorsprong een alpiene soort uit de Pyreneeën, die zich de afgelopen decennia vlot verbreid heeft langs de Maas. Het is een meerjarige pioniersoort van grind en zandafzettingen die aanwezig blijft tot in de graslandfase. Ze heeft meer succes op de hogere afzettingen langs de rivier, waar de successie weinig concurrentiekrachtige pioniers zoals gewone steenraket al na enkele jaren doet verdwijnen.

In 2004 zijn zestien populaties uit zowel de hogere delen van grindbanken als de grind- en zandige standplaatsen in het winterbed bemonsterd voor genetische analyses. De populaties verder van de rivier gelegen blijken genetisch te verschillen van die op de rivieroever. Ze zijn ontstaan bij extreme hoogwaters waarbij zich in het winterbed grind- en zandige sedimenten worden afgezet die optimale vestigingskansen bieden voor het meegevoerde zaad. Enerzijds ontstaat zo hoog in de overstromingsvlakte uit bovenstrooms zaad een groep van overwegend oudere populaties die genetisch verschillen tussen de verschillende hoogwatervestigingen. Daarnaast is er in lager gelegen zones, binnen het zomerbed en op de zomerdijk van de rivier, een sterk genetisch verwante groep van jonge populaties aanwezig, waartussen frequenter uitwisseling van genetisch materiaal optreedt. De verwantschapsanalyse toont migraties aan tussen de populaties, maar ook van bovenstrooms zaad (figuur 3). De uitwisseling en dynamiek tussen de Maasraketpopulaties (5% migranten) zijn echter niet vergelijkbaar met die van de gewone steenraket (56% migranten). Migratie vindt ook meer geconcentreerd in stroomafwaartse richting plaats, waarbij een maximumafstand van twintig kilometer wordt overbrugd tussen populaties in het gebied. Tevens is er bij deze migraties 40% toevoer vanuit bovenstroomse populaties, wat wijst op een continue instroom van zaden in het studiegebied.

Maasraket weet zich dus over grote afstanden te verspreiden langs de rivier, en tegelijkertijd aan risicospreiding te doen doordat de genetische diversiteit is veilig gesteld op de hogere delen van het rivierdal. De grote risico's die de populaties lopen in de dynamische oeverzone worden getemperd dankzij een genetisch reservoir in het winterbed, waarop zij kunnen terugvallen. De hoge genetische diversiteit in alle populaties (tabel 1) geeft aan dat er geen problemen van stichtereffecten aanwezig zijn. Het is een aanwijzing dat bij de vestiging van de populaties steeds een voldoende gemengde bron van zaden en genetisch materiaal uit verschillende (bovenstroomse) populaties als startmateriaal aanwezig is. Het uit elkaar groeien van populaties door een gebrek aan genetische uitwisseling (isolatie of genetische drift), wat bij een exoot die zich zo sterk ruimtelijk verspreid verwacht mag worden, valt niet uit het genetisch materiaal af te leiden. Maasraket is duidelijk een opportunist die vlot verspreidt langs de rivier en als standplaatsgeneralist profiteert van de gevarieerde dynamiek in het gebied.

Wilde marjolein: succesvol herstel

Een soort die zich sterk herstelt, dankzij het natuurherstel in het Grensmaasgebied, is wilde marjolein (*Origanum vulgare* L.). Het is een langlevende soort van graslanden en zomen, tot een tiental jaar geleden in de Maasvallei nog bedreigd als gevolg van intensief agrarisch landgebruik en de toenemende fragmentatie van natuurlijke standplaatsen, in het bijzonder van de stroomdalgraslanden. De soort is typerend voor kalkrijke stroomdalgraslanden die aan Vlaamse zijde beschermd zijn onder Natura 2000. We bestudeerden de populaties van de soort over een riviertraject van 65 kilometer vanaf het gebied ten zuiden van Maastricht (Eijsder Beemden) tot het meest noordelijke punt van de Grensmaas (Koningssteen bij Kessenich/Thorn). De populaties langs de rivier verschillen gene-



Figuur 3 Onderzochte populaties van Maasraket in het gebied en migraties tussen populaties in het gebied (volle pijlen) en vanuit bovenstroomse bronnen (stippellijn), Jacquemyn *et al.* (2009).

Figure 3 Surveyed *Sisymbrium austriacum* populations along the Border Meuse with detected migrations among populations in the survey (full arrows) and from upstream source populations (dashed lines), Jacquemyn *et al.* (2009).

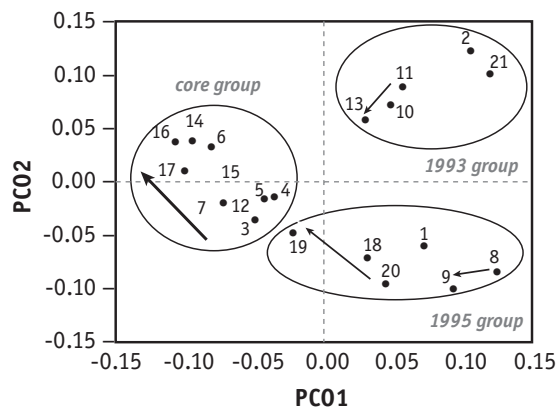
tisch duidelijk van elkaar (tabel 1) maar uit deze verschillen valt niet onmiddellijk een ruimtelijk patroon op te maken. Wel zijn er duidelijk twee groepen te onderscheiden die het resultaat zijn van kolonisations bij de extreme hoogwaters van 1993 en 1995. Een derde groep wordt gevormd door de hoofdgroep van populaties uit het gebied zelf, die reeds aanwezig waren vóór de extreme hoogwaters. Enkele van de verst verwijderde populaties blijken genetisch het meest verwant (figuur 4). De populaties van Kanne en Koningssteen (figuur 5) vestigden zich met het hoogwater van 1993 op 50 kilometer van elkaar, vanuit zaden die vermoedelijk uit eenzelfde bovenstroomse bron

Figuur 4 Resultaat van de clustering van genetische gelijkentis (*genetical distances*) van de marjoleinpopulaties langs de Maas, stroomafwaarts genummerd. De pijltjes binnen de groepen tonen de nieuwe kolonisaties na 1995 die ten opzichte van de bronpopulaties opschuiven in de richting van de 'kerngroep' wat wijst op genetische uitwisseling met deze groep.

Figure 4 Result of the genetical distances clustering for the *Origanum vulgare* populations along the Border Meuse, numbered from upstream to downstream. Small arrows indicate recent colonisations, with a direction towards the core group, indicating gene flow between the groups.

afkomstig zijn. Hetzelfde gebeurde in 1995 met de populaties van Eijsder Beemden en Dilkensweerd. Vermits de kolonisaties bij de hoogwaters van 1993 en 1995 zeer verspreid over het Grensmaasgebied optraden, vinden we geen ruimtelijk patroon terug langs de rivier.

De genetische uitwisseling is in beeld gebracht met de verwantschapsanalyse. Zo'n 4% van de bemonsterde individuen blijkt afkomstig uit een andere populatie dan waartoe zij nu behoort. Gezien de soortstrategie gaat het hierbij om gevallen van zaaddispersie. Deze treedt overwegend op in de recent gekoloniseerde populaties vanuit bovenstroomse bronnen. Drie procent van deze bronpopulaties ligt binnen het Grensmaasgebied, 1% daarbuiten en de dispersieafstanden binnen het gebied variëren tussen 100 meter en 31 kilometer met een gemiddelde van 12,45 kilometer. Het optreden van deze migraties – hoewel vrij beperkt – laat toch toe om genetische drift tengevolge van isolatie uit te sluiten. Het sterke 'stichtereffect' van de kolonisaties in het gebied verklaart de grote genetische differentiatie. Kolonisaties gebeuren door een zeer beperkt aantal individuen, wat ook is vastgesteld in enkele zeer jonge marjoleinpopulaties. Bovendien wordt de leeftijd van de populaties duidelijk gereflecteerd in de ruimtelijke genetische structuur.



De recente kolonisaties binnen de groepen die ontstaan zijn met de hoogwaters van 1993 en 1995 tonen in de verwantschapsanalyse, zowel op niveau van individuen als van populaties (clustering van genetische gelijkentis), een uitwisseling met de hoofdgroep van de Maasvallei (figuur 4). Ze zijn afhankelijk van de inbreng van genetisch materiaal uit deze groep om zich succesvol te vestigen en anderzijds zorgt deze groep er ook voor dat de genetische drift beperkt blijft. Er treedt dus een positieve wisselwerking op vanuit langeafstandsdispersie, hoewel er traditioneel overwegend een risico wordt toegedacht aan uitzonderlijke toevoer van extern genetisch materiaal (Bohrer et al., 2005).

De genetische diversiteit van de populaties is eveneens opvallend hoog (tabel 1) en toont geen relatie met de grootte of leeftijd van de populaties. Dit geeft aan dat er nog geen effect van verarming ten gevolge van de fragmentatie merkbaar is. Blijkbaar is de periode van fragmentatie nog niet lang genoeg, of zorgt, zoals eerder aangehaald, de instroom van genetisch materiaal vanuit nieuwe kolonisaties ervoor dat de genetische diversiteit op peil blijft.

Discussie

De technieken van genetische analyse laten toe een aantal populatiedynamische aspecten te doorgronden. Daarnaast levert de genetica ook belangrijke inzichten op voor een aantal fundamentele vraagstukken omtrent strategieën van populaties en soorten in gestructureerde en/of gefragmenteerde landschappen.

Drift langs de rivier

Aangezien (zaad)verbreiding langs de rivier overwegend in stroomafwaartse richting optreedt, kan de genetische diversiteit in bovenstroomse delen geleidelijk afnemen. Dit fenomeen wordt aangeduid als de drifthythese. Deze drift kan enkel tegengegaan worden door een voort-



Foto **Kris van Looy**,
Inzet **Jan van der Straaten**
saxifraga.nl. Maasraket,
Sisymbrium austriacum

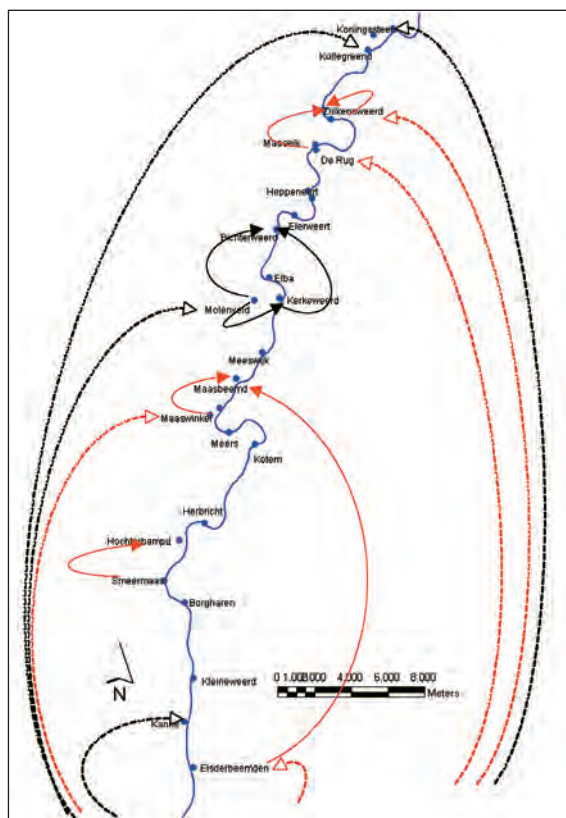
durende inbreng van genetisch materiaal (kolonisatie) vanuit bovenstrooms gelegen delen van het stroomgebied of door stroomopwaartse verbreiding, wat voor veel organismen weinig plausibel is. Voor de onderzochte soorten is evenwel geen verminderde genetische diversiteit in de meest stroomopwaartse populaties waarneembaar. Tijdens de onderzoeksperiode was voor de gewone steenraket kolonisatie vanuit bovenstroomse rivierdelen onwaarschijnlijk, maar toch wordt geen stroomafwaartse diversiteitsverschuiving vastgesteld. Dit kan enkel verklaard worden uit stroomopwaartse migratie. De assignment tests bevestigen dit: veel individuen kunnen worden toegekend aan stroomafwaarts gelegen populaties. De vastgestelde stroomopwaartse migraties bij alle onder-

zochte soorten – hoe beperkt ook in aantal – blijken te volstaan om de genetische diversiteit langs de rivier op peil te houden. Zelfs een sporadische stroomopwaartse dispersie kan volstaan om de leefbaarheid van populaties op peil te houden (Anholt, 1995). Een verklaring voor het fenomeen is moeilijker te vinden. Mogelijk spelen vogels hier een belangrijke rol. Sommige bronnen (Tero et al., 2003) geven vissers aan als mogelijke actieve verbreiders langs rivieroeveren. Voor de waterplant kleine egelskop (*Sparganium emersum*) zijn zelfs bewijzen voor stroomopwaartse verbreiding door vissen verzameld, resulterend in een vergelijkbare genetische populatiestructuur langs de rivier als voor de hier onderzochte terrestrische soorten (Pollux et al., 2009). Voor deze soorten hebben we even-

Figuur 5

Marjoleinpopulaties en kolonisatiepatroon met de hoogwaters van 1993 en 1995 (respectievelijk rode en zwarte lijnen) met migratie vanuit bovenstroomse populaties (stippellijn) of aange-toonde migratie vanuit de aanwezige populaties (volle lijnen).

Figure 5 *Origanum vul-gare* populations and colonization pattern with the floods of 1993 (red arrows) and 1995 (black arrows) with migration from upstream populations (dashed lines) or from populations within the region (full arrows).



wel geen concrete aanwijzingen voor de stroomopwaartse verbredingsagentia gevonden. In het recente Maas in Beeld onderzoek van de nieuwe natuur langs de rivier is voor een aantal andere plantensoorten, zoals gewone agrimonie en grote pimperl, eveneens een stroomopwaarts herstel vastgesteld (Peters & Kurstjens, 2008). Mogelijk speelt de driftbeperking voor plantensoorten in het algemeen een minder grote rol (Tero *et al.*, 2003) dan voor sommige insecten en bijvoorbeeld wolfspinnen. Voor deze laatste groep soorten van de Grensmaasoever is een stroomafwaartse drift van populaties vastgesteld (Lambeets *et al.*, 2006) waarbij stroomopwaartse populaties verloren gingen. Voor deze soorten met een beperkte

mogelijkheid voor stroomopwaartse verbreiding zijn isolatie en herstel van natuurlijke oevers in een aaneengesloten geheel belangrijke aandachtspunten (Lambeets *et al.*, 2008).

Belang lokale uitwisseling

Voor een succesvol herstel van soorten op minder dynamische standplaatsen blijkt de aanwezigheid van een voldoende aantal populaties in het gebied – meer specifiek in de onmiddellijke nabijheid van nieuwe koloniaties – van belang. Zo'n succesvol herstel zien we bij soorten als wilde marjolein, beemdkronee en gulden sleutelbloem die zich regionaal sterk kunnen uitbreiden in de nieuwe natuurterreinen. Een aantal andere soorten van de droge stroomdalgraslanden zoals veldsalie, grote tijm en ruige weegbree weten zich soms nog wel te verbreiden met hoogwaters, maar een duurzame kolonisatie blijkt op vele plekken vooralsnog niet te lukken. Dit fenomeen, dat figuur 6 illustreert, is mogelijk te wijten aan een gebrek aan nabije populaties voor een uitwisseling van genetisch materiaal, waardoor de kleine koloniaties wegwijnen door inteelt of een gebrek aan bestuiving. Deze geïsoleerde populaties lijken 'op slot' te zitten en profiteren niet mee van habitatherstel in de omgeving (zie ook Hegland *et al.*, 2001; Ouborg, 1993).

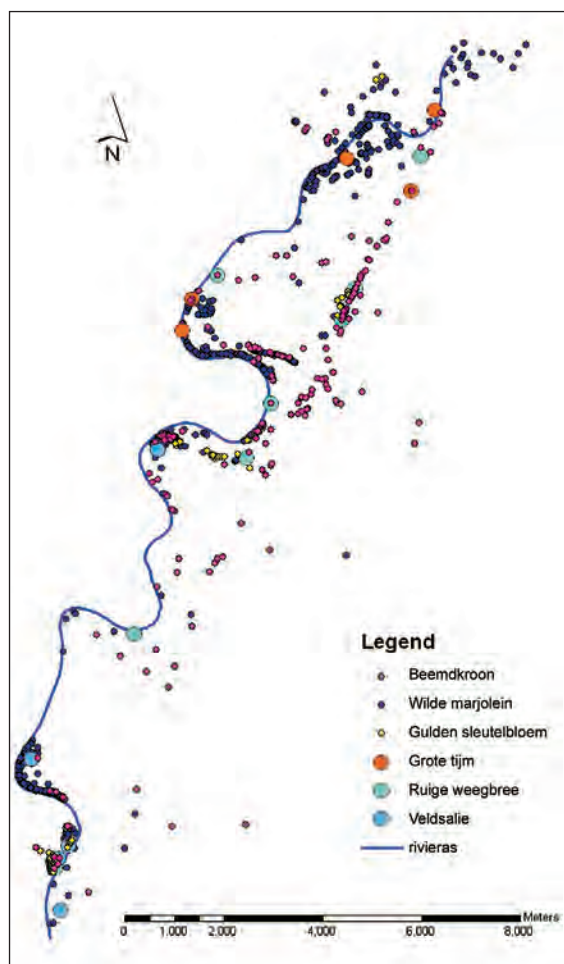
Conclusies

De resultaten tonen hoe planten de natuurlijke dynamiek in het rivierlandschap benutten. De onderzochte gradient in rivierdynamische invloed weerspiegelt zich in de populatiedynamiek. Waar gewone steenraket een sterke metapopulatie-dynamiek en uitwisseling toont binnen de Grensmaasoever, is Maasraket op de hogere oevers meer afhankelijk van langeafstandsverbreiding en 'satellietpopulaties' als reservoirs in het overstromingsgebied. Wilde marjolein laat juist een gecombineerde genetische uitwis-

seling op lange en korte afstand zien. Enerzijds zien we dat er voor de onderzochte plantensoorten geen patroon zit in verandering van de genetische diversiteit langs de rivier, en dat daarmee de drifthythese niet opgaat voor deze plantensoorten. Anderzijds komen bij de verschillende soorten wel verschillende elementen naar voren in de interactie tussen landschapsprocessen en soortendynamiek.

De resultaten brengen ook enkele cruciale aspecten aan het licht voor het herstel van soorten in geïsoleerde leefgebieden in ons versnipperde landschap. Zo zien we langs de Maas eveneens soorten die momenteel nog niet kunnen profiteren van het herstel. Redenen hiervoor kunnen zijn het gebrek aan verbreidingsmogelijkheden door het ontbreken van riviercontact of het gebrek aan uitwisseling van genetisch materiaal tussen te ver uit elkaar gelegen populaties. Daarnaast kan ook nog een gebrek aan voldoende areaal van een specifieke biotoop, bijvoorbeeld droge zand- of grindafzettingen, een rol spelen. Een gebrek aan uitwisseling kan op termijn resulteren in het uitsterven van populaties. De in beeld gebrachte populatiedynamiek maakt duidelijk dat de bescherming van een soort niet strikt vanuit de aanwezigheid en sterkte van een (sub)populatie bekeken moet worden, maar dat de volledige ‘metapopulatie’ in tijd en ruimte in beeld moet zijn. Tot besluit kunnen enkele algemene conclusies geformuleerd worden:

1. het genetisch onderzoek biedt niet enkel een bevestiging van vastgestelde of veronderstelde patronen in populaties, het kan belangrijke inzichten bieden die niet louter uit verspreiding en sterkte van populaties zijn af te leiden;
2. de landschapsdynamiek kan vastgesteld worden binnen de populatiedynamiek. Vaak zijn uitzonderlijke fenomenen – overstromingen, klimatologisch uitzonderlijke jaren enzovoorts – van zeer groot belang



Figuur 6 Verspreidingskaart van profiterende soorten (wilde marjolein, beemdkroon en in mindere mate ook gulden sleutelbloem) en soorten die nog ‘op slot’ zitten (grote tijm, ruige weegbree en veldsalie) in het noordelijk deel van de Grensmaas. Gegevens Peters & Kurstjens, 2008.

Figure 6 Distribution maps of species that take benefit of nature development (*Origanum vulgare*, *Knautia arvensis* and *Primula vulgaris*) and species that are unable to react (*Thymus vulgaris*, *Plantago media* and *Salvia pratensis*) in the present situation of isolation and fragmented habitats. Data Peters & Kurstjens, 2008.

3. voor de populatiedynamiek en het succes (of het ontbreken daarvan) van soorten;
4. soorten profiteren niet alleen van de natuurlijke dynamiek van landschappen, veelal zijn ze er ook van afhankelijk voor een duurzame instandhouding;
4. kennis van genetische en populatiestructuur laat toe beschermingsstrategieën uit te tekenen.

Foto **Jan van der Straaten**
saxifraga.nl. Wilde mar-
jolein (*Origanum vulgare*)
Foto rechts **Kris van Looy**
Gewone steenraket
(*Erysimum cheiranthoides*)



Summary

Genetic research and species conservation at the Grensmaas region

Kris van Looy, Olivier Honnay, Hans Jacquemyn, Peter Breyne, Kevin Lambeets, Bart Peters & Gijs Kurstjens

Grensmaas, genetic studies, population dynamics, re colonization, gene flow

Study of the genetical material of populations in riverine landscapes offers the opportunity to investigate population dynamics and general theory of species and population strategies in fragmented and/or structured landscapes.

On the Flemish-Dutch border chances are created for threatened species to re colonize the area with the River Meuse restoration project. In this respect, knowledge of how species can recover and their potential to spread and build strong populations can be gathered from genetic

studies. We examined genetic and population structure of three species along the River Meuse; *Erysimum cheiranthoides*, an annual species of ephemeral habitats on gravel bars, *Sisymbrium chrysanthum*, a pioneer species of sand and gravel deposits of banks and overbank sediment deposits in the alluvial plain, and *Origanum vulgare*, a long living herb of tall grasslands. We discovered complex interactions between the species' populations and the river dynamics, indicating the necessity of the flood regime with high and intermediate flood dynamics, important for the gene flow between upstream and downstream populations as well as between local populations of the reach.

Strong differentiation and interaction between populations based on this relationship with the river dynamics, is an inherent aspect of the riverine landscape and a crucial element in the conservation and restoration of riparian species and their populations.

Literatuur

- Anholt, B. R., 1995. Density-Dependence Resolves the Stream Drift Paradox. *Ecology*, 76, 2235-2239.
- Bohrer, G., R. Nathan & S. Volis, 2005. Effects of long-distance dispersal for metapopulation survival and genetic structure at ecological time and spatial scales. *Journal of Ecology* 93: 1029-1040.
- Freckleton, R.P. & A.R. Watkinson, 2003. Are all plant populations metapopulations? *Journal of Ecology* 91: 321-324.
- Hegland, S.J., M. Van Leeuwen & J.G.B. Oostermeijer, 2001. Population structure of *Salvia pratensis* in relation to vegetation and management of Dutch dry floodplain grasslands. *Journal of Applied Ecology* 38: 1277-1289.
- Honnay, O. & H. Jacquemyn, 2007. Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* 21: 824-831.
- Honnay, O., B. Bossuyt, H. Jacquemyn, A. Shimono & K. Uchiyama, 2008. Can the seedbank maintain the genetic variation in the above ground plant population? *Oikos* 117: 1-5.
- Honnay, O., H. Jacquemyn, K. Van Looy, K. Vandepitte & P. Breyne, 2009. Temporal and spatial genetic variation in a metapopulation of the annual *Erysimum cheiranthoides* on stony river banks. *Journal of Ecology* 97: 131-141.
- Jacquemyn, H., O. Honnay, K. Van Looy & P. Breyne, 2006. Spatio-temporal structure of genetic variation of a spreading plant metapopulation on dynamic riverbanks along the Meuse River. *Heredity* 96: 471-478.
- Jacquemyn, H., K. Van Looy, P. Breyne & O. Honnay, 2009. The Meuse River as a corridor for range expansion of the plant species *Sisymbrium austriacum*: evidence for long-distance seed dispersal. *Biological Invasions*, accepted.
- Lambeets, K., D. Bonte, K. Van Looy, F. Hendrickx & J.P. Maelfait, 2006. Synecology of spiders (Araneae) of gravel banks and environmental constraints along a lowland river system, the Common Meuse (Belgium, the Netherlands). In: C. Deltshv & P. Stoev (eds.). *European Arachnology 2005 - Acta Zoologica Bulgarica Suppl.* 1: 137-149.
- Lambeets, K., F. Hendrickx, S. Vanacker, K. Van Looy, J.P. Maelfait & D. Bonte, 2008. Assemblage structure and conservation value of spiders and carabid beetles from restored lowland river banks. *Biodiversity and Conservation* 17: 3133-3148.
- Looy, K. Van, O. Honnay, B. Pedrolí & S. Muller, 2006. Order and disorder in the river continuum: The contribution of continuity and connectivity to floodplain meadow biodiversity. *Journal of Biogeography* 33:1615-1627.
- Looy, K. Van, H. Jacquemyn, P. Breyne & O. Honnay, 2009. Effects of flood events on the genetic structure of riparian populations of the grassland plant, *Origanum vulgare*. *Biological Conservation* 142: 870-878.



Foto Kris van Looy

- Looy, K. Van & P. Meire, 2009. A conservation paradox for riparian habitats and river corridor species. *Journal for Nature Conservation* 17: 33-46.
- Oostermeijer J.G.B. & B De Knegt, 2004. Genetic population structure of the wind pollinated, dioecious shrub *Juniperus communis* in fragmented Dutch heathlands. *Plant Species Biology* 19 175-184.
- Ouborg, N.J., 1993. Isolation, population size and extinction: the classical and metapopulation approaches applied to vascular plants along the dutch Rhine-system. *Oikos* 66, 298-308.
- Ozinga, W.A., C. Römermann, R.M. Bekker, A. Prinzing, W.L.M. Tamis, J.H.J. Schaminée, S.M. Hennekens, K. Thompson, P. Poschlod, M. Kleyer, J.P. Bakker & J.M. van Groenendael, 2008. Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology letters*.
- Peters, B. & G. Kurstjens, 2008. Maas in Beeld : Succesfactoren voor een natuurlijke rivier. Projectgroep Maas in Beeld. Berg en Dal/Beek-Ubbergen. Bureau Drift/Kurstjens Ecol. Advies.
- Pollux, B.J.A., A. Luteijn, J.M. van Groenendael & N.J. Ouborg 2009. Gene flow and genetic structure of the aquatic macrophyte *Sparganium emersum* in a linear unidirectional river. *Freshwater Biology* 54: 64-76.
- Tero, N., J. Aspi, P. Siikamäki, A. Jäkäläniemi & J. Tuomi, 2003. Genetic structure and gene flow in a metapopulation of an endangered plant species, *Silene tatarica*. *Molecular Ecology* 12: 2073-2085.
- Vos, P., R. Hogers, M. Bleeker, M. Reijns, T. van de Lee, M. Hornes, A. Frijters, J. Pot, J. Peleman, M. Kuiper & M. Zabeau, 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23: 4407-4414.