



# Het vermengen van populaties: steuntje in de rug of duwtje de afgrond in?

Onlangs verscheen een inzichtelijke, goed onderbouwde beslisboom, om het risico in te schatten van uitteeltdepressie. Dat is de vermindering van prestaties die op kan treden na vermenging van populaties. Wij willen deze beslisboom graag met enige toelichting voorleggen aan de Nederlandse natuurbeheerders en beleidsmakers.

— Gerard Oostermeijer, Yorike Hartman, Sheila Luijten & Hans den Nijs (Stichting Science4Nature)

> HET SUCCESVOLLE HERSTEL van abiotische omstandigheden in natuurterreinen, zoals verzuurde en verdroogde natte en droge heiden, leidt gelukkig vaak tot herstel van populaties van doelsoorten. Er zijn echter ook veel planten- en diersoorten die er nauwelijks op reageren. Bij veel bedreigde soorten heeft habitatversnippering de levensvatbaarheid van de restpopulaties te sterk aangetast. Inteeltdepressie, verlies van genetische diversiteit en voortplantingsproblemen eisen in kleine, geïsoleerde populaties immers hun tol. Het idee dat soorten zichzelf wel kunnen redden als het leefgebied geschikt is (zie recent advies Raad voor de Leefomgeving en Infrastructuur) gaat dus helaas niet op. Omdat het natuurbeleid vooral inzet op het herstel van leefgebieden dreigt de genoemde groep soorten tussen wal en schip te vallen. Specifieke soortherstelplannen zijn noodzakelijk om ze er weer bovenop te helpen en 'zelfredzaam' te maken. In extreme gevallen vereist het herstel van genetisch verarmde, ingeteelde populaties versterking met individuen uit andere populaties. Hierop rust echter een taboe, met name omdat onderzoekers waarschuwen voor uitteeltdepressie. Desondanks komt genetische

vermenging van populaties van soms sterk verschillende herkomst in de praktijk steeds vaker voor, omdat er veelvuldig met soorten wordt 'geslept'. Denk bijvoorbeeld aan het uitzaaien van bloemenmengsels voor honingbijen, het uitzetten van Zweedse korhoenders en het uitleggen van hooi uit al dan niet naburige terreinen tijdens natuurontwikkeling.

## Inteelt en uitteelt

Waar zijn we precies bang voor? Uitteeltdepressie kan ontstaan wanneer de vermengde ouderpopulaties genetisch verschillen en/of aangepast zijn aan sterk verschillende milieuomstandigheden. De eerste generatie 'vermengde' nakomelingen heeft erfelijke eigenschappen van beide ouders, en is dus noch aan het milieu van de ene noch aan dat van de andere ouderpopulatie aangepast. In latere generaties beginnen de genen zich te vermengen. Daarbij kunnen allerlei samenwerkingsverbanden tussen de genen, die tijdens aanpassing aan een leefgebied zijn ontstaan, worden verstoord. Ook dát kan leiden tot een vermindering van overleving, groei en/of voortplanting die we uitteeltdepressie noemen. Het probleem is dat veldstudies naar uitteeltde-

pressie zelden lang genoeg duurden om prestatieverlies in latere generaties te kunnen meten. Meestal werd alleen de eerste generatie getest, omdat de organismen simpelweg te lang leven. Hierdoor ontstond nog een ander probleem. Wanneer de ouderpopulaties al ingeteeld waren (bij bedreigde soorten vaak het geval) wordt er in de eerste generatie al zóveel genetische variatie gecombineerd dat de inteelt minimaal is. Dat zien we als een enorme toename in de prestaties (heterosis genoemd). De conclusie luidde hierop doorgaans “er is geen uitteeltdepressie, maar die zou in latere generaties alsnog kunnen optreden”. Het gevolg is dat we de risico’s op problemen in latere generaties nog steeds niet goed in kunnen schatten, en dankzij heterosis een positief gekleurd beeld hebben van populatievermenging. Voor beheerder en beleidsmaker betekent het gebrek aan langjarig onderzoek vooral dat er een ‘theoretische angst’ is dat het vermengen van verder uit elkaar gelegen populaties onverstandig is. Ook wordt het argument gebruikt dat populaties genetisch uniek zijn (denk bijvoorbeeld aan de Nederlandse korhoenpopulatie) en ook uniek moeten blijven. Nou zal uit onderzoek met DNA-merkers meestal blijken dat individuele populaties van zeldzame soorten door de toegenomen isolatie genetisch van elkaar verschillen, en in die zin dus uniek zijn. Als we dit als argument gebruiken om populaties niet te vermengen blijven ze weliswaar genetisch uniek, maar is de kans groot dat ze ten gevolge van inteeltdepressie uiteindelijk roemloos ten

onder gaan. Habitatherstel ten spijt. De keuze is dus tussen een genetisch niet meer oorspronkelijke, maar levensvatbare populatie of een genetisch unieke populatie die gedoemd is uit te sterven...

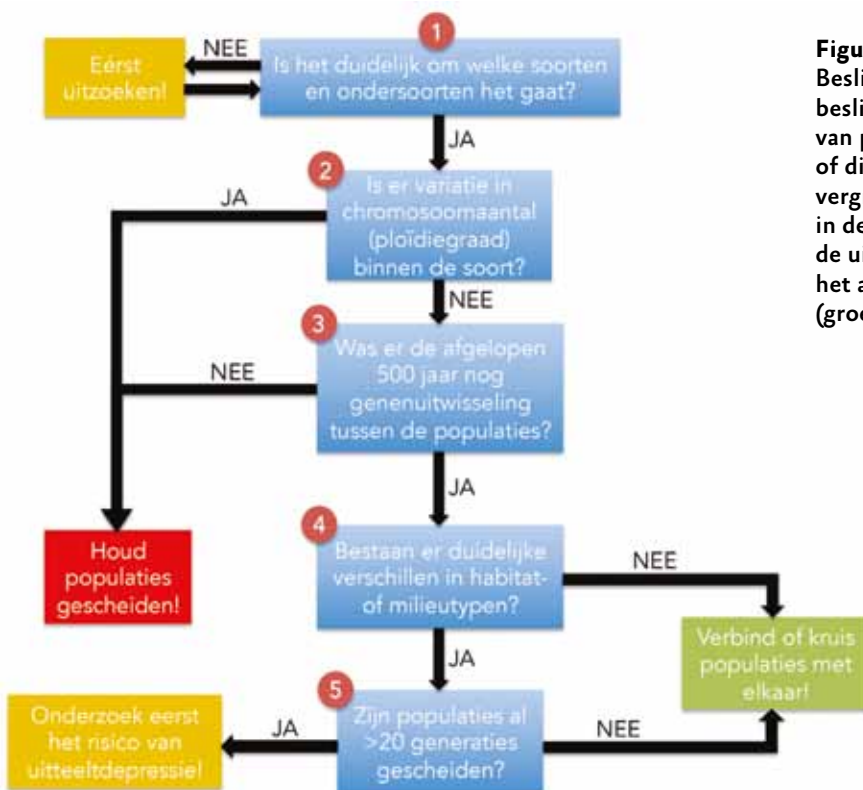
### Dilemma

Het nadelige effect van inteelt op de levensvatbaarheid is al vaak en bij allerlei soorten aangetoond. Hiertegenover staan maar weinig voorbeelden van uitteeltdepressie die het herstel van een vermengde populatie tegenhoudt. Onderzoek laat echter wel degelijk zien dat vermengde populaties door uitteeltdepressie na enkele generaties slechter kunnen gaan presteren. Dat kán tot lokaal uitsterven leiden, hoewel dat in de praktijk nooit is waargenomen. Wanneer de versterkte populatie flink groeit, zijn er goede voorwaarden voor natuurlijke selectie. Van het grote aantal genotypen dat door de vermenging kan ontstaan zullen uiteindelijk de best aangepaste individuen overblijven en zich voortplanten. Daardoor zal de populatie zich weer optimaal aanpassen aan de heersende milieuomstandigheden. Dat selectieproces duurt doorgaans enkele tientallen generaties (hoeveel is afhankelijk van de sterkte van de selectie), en is dus vooral bij traag reproducterende organismen niet zo gemakkelijk waar te nemen. De nieuwe populatie zal na het selectieproces vrijwel zeker genetisch afwijken van de oorspronkelijke. Het dilemma voor de natuurbeheerder is duidelijk. Aan de ene kant is vermenging van popu-

laties soms de enige mogelijkheid om populaties een kans op herstel te bieden. De meeste populaties van het rozenkransje in Nederland bestaan bijvoorbeeld alleen nog uit vrouwelijke planten, een extreem voorbeeld van verlies van essentiële genetische variatie. Inbreng van mannetjes uit andere populaties is noodzakelijk om lokaal uitsterven te voorkomen. Aan de andere kant dreigt dan een verlies van prestaties door uitteeltdepressie, vooral wanneer de ingebrachte individuen genetisch teveel afwijken van de ‘thuispopulatie’. De keuze van geschikte bronpopulaties wordt echter steeds beperkter bij soorten die sterk in verspreiding zijn afgenomen, zoals het rozenkransje.

### Beslisboom

Hoe kunnen we de risico’s van uitteeltdepressie na genetisch herstelbeheer inschatten? Kiezen we als ‘genendonoren’ simpelweg de populaties die geografisch het dichtst bij liggen, moeten we letten op ecologische overeenkomsten, of moeten we eerst de genetische verschillen tussen de te vermengen populaties meten? Om te helpen bij dit soort beslissingen hebben Frankham et al. (2011, zie referentie onderaan dit artikel) een beslisboom ontworpen (Figuur 1). Deze bestaat uit vijf vragen die inzicht geven in de kans op uitteeltdepressie na vermenging van populaties. De antwoorden nopen tot verder soortspecifiek onderzoek óf leiden tot een duidelijke uitspraak: je kunt populaties veilig vermengen of je kunt ze beter gescheiden houden. We behandelen de vijf vragen één voor



**Figuur 1**  
Beslisboom voor het nemen van beslissingen over het al of niet vermengen van populaties van bedreigde planten of dieren om hun levensvatbaarheid te vergroten. De vijf vragen (blauw) worden in de tekst besproken. Afhankelijk van de uitkomst van de vraag of vragen luidt het advies “NIET DOEN” (rood), “DOEN” (groen) of “ONDERZOEK NODIG” (geel).

één, en illustreren ze met Nederlandse voorbeelden.

**Vraag 1 betreft de taxonomie.** Het risico van uitteeltdepressie is namelijk groter wanneer je twee ondersoorten of variëteiten met elkaar vermengt. Dat komt doordat taxonomische variatie binnen een soort doorgaans te maken heeft met aanpassingen aan verschillende omstandigheden die gedurende een lange periode zijn ontstaan. Er zijn ondanks onze goede taxonomische kennis nog steeds actuele probleemgevallen op dit gebied. Zo weten we bijvoorbeeld niet tot welke (onder)soort de bijna uitgestorven blauwgraslandpopulatie van de grote muggenorchis in de provincie Utrecht behoort. Daar luidt het antwoord op vraag 1 dus "NEE: DUS EERST UITZOEKEN!"

Vraag 2 gaat over de variatie die binnen veel soorten (met name planten) bestaat in het aantal chromosomen (ploëdiegraad). Parnassia is in Nederland aan de kust diploïd, dus met één dubbele set chromosomen, en in het binnenland tetraploïd dus met twee dubbele sets chromosomen. Ook de eerder genoemde grote muggenorchis heeft verschillende chromosoomrassen. Kruisingen tussen verschillende chromosoomrassen leveren meestal geen levensvatbare nakomelingen op, dus die wil je

niet vermengen. Voor Parnassia zegt de beslisboom dus: "HOUD KUST- EN BINNENLANDSE POPULATIES GESCHIEDEN".

Vraag 3 gaat over de historische situatie en het aantal generaties dat populaties al gescheiden zijn geweest. Hoe langer die scheiding heeft geduurd, des te groter de kans dat er genetische verschillen zijn ontstaan die tot uitteeltdepressie kunnen leiden. De auteurs geven met 500 jaar een orde van grootte aan, maar die hangt mede af van de generatieduur van de betreffende soort. Als populaties een zeer lange periode (tientallen tot honderden generaties) geen uitwisseling hebben gehad, kunnen alleen door toeval al genetische verschillen zijn ontstaan, ook wanneer de milieumomstandigheden vergelijkbaar waren. Denk hierbij aan de korhoenpopulaties uit Zweden en Nederland. Meer dan 500 jaar geleden kunnen er ook milieuverschillen geweest zijn die nu niet meer duidelijk zijn, maar die ooit genetische verschillen hebben veroorzaakt. Dit kan mogelijk blijken uit historische collecties. Een voorbeeld hiervan is de stengelloze sleutelbloem in Drenthe: alle collectie- en literatuurgegevens (die teruggaan tot 1636) wijzen erop dat de tegenwoordig kwijnende Drentse populaties al lange tijd geïsoleerd zijn van de andere Nederlandse populaties, die grotendeels zijn aangeplant op

landgoederen. Bij het zoeken naar bronmateriaal voor versterking van de Drentse restpopulaties geeft de beslisboom dus aan: "POPULATIES BUITEN DRENTHES NIET GEBRUIKEN", al liggen die voor de hand omdat ze het beduidend beter doen.

Vraag 4 gaat over de habitatverschillen binnen een soort, bijvoorbeeld klokjesgentiaanpopulaties in natte heide en in blauwgrasland. Ook zonder taxonomische verschillen kunnen habitatverschillen of zelfs verschillen in terreinbeheer genetisch vastgelegde aanpassingen hebben veroorzaakt, die na uitkruising voor uitteeltdepressie kunnen zorgen. Dit geldt ook voor dagvlinderpopulaties die verschillen vertonen in waardplantkeuze: oranjetipje op look-zonder-look in binnenduinbos, maar op ruige scheefkelk in het open duin. Voor deze situaties zegt de beslisboom "NIET VERMENGEN". Dit advies voelen we allemaal wel op onze klompen aan.

Toch kunnen aanpassingsverschillen tussen populaties minder voor de hand liggen. Zweedse korhoenders lijken uiterlijk en qua habitat sterk op de Nederlandse, maar leven in een totaal ander klimaat. Hierdoor zou de respons op temperatuur of licht van nakomelingen uit kruisingen tussen Zweedse en Nederlandse dieren zo in de war kunnen raken dat ze een



Grote muggenorchis



Parnassia



lagere overlevingskans hebben. Dit voorbeeld is hypothetisch, maar vergelijkbare factoren zouden eigenlijk onderzocht moeten worden voordat Zweedse individuen ter versterking in de Nederlandse populatie worden losgelaten. Nu voldeed de bronpopulatie korhoenders uit Zweden ook al niet aan vraag 3, dus eigenlijk was het antwoord al “NEE: GESCHEIDEN HOUDEN”. Bij afwezigheid van alternatieve donorpopulaties en een op de rand van uitsterven verkerende, zeer waarschijnlijk sterk ingeteelde, populatie in Nederland is de recente keuze voor Zweedse korhanen echter begrijpelijk.

Vraag 5 gaat over de duur van een eventuele recentere scheiding tussen populaties; die bijvoorbeeld door habitatfragmentatie ontstaan kan zijn. Als deze nog niet lang genoeg geduurd heeft om sterke genetische verschillen door aanpassing te laten ontstaan (de auteurs gebruiken op grond van computermodellen en onderzoeksgegevens 20 generaties als richtlijn) dan levert vermenging een relatief klein risico van uitteeltdepressie op. Als populaties waarschijnlijk al langer gescheiden zijn geweest, bijvoorbeeld een populatie van Rozenkransje op Schiermonnikoog van een populatie op het vasteland in Drenthe, dan zegt de beslisboom: “HET RISICO EERST ONDERZOEKEN”. Dat moet dan het liefst experimenteel gedaan

worden, door populaties enkele generaties met elkaar te kruisen en hun prestaties vervolgens te vergelijken.

Bij deze vraag moeten we ons realiseren dat habitatversnippering voor lang levende organismen, zoals het rozenkransje, nog zo recent is dat de isolatie die daardoor is veroorzaakt meestal minder dan 20 generaties heeft geduurd. Voor soorten met een generatieduur van minder dan een jaar, zoals dagvlinders en andere insecten, kan isolatie van populaties inmiddels al meer dan vijftig generaties hebben geduurd. Dat is in combinatie met verschillen in beheer of milieuomstandigheden lang genoeg voor het ontstaan van genetische verschillen die tot uitteeltdepressie kunnen leiden.

### Zorgvuldige afweging

Het vermengen van populaties, of het uitzetten van dieren of planten buiten hun natuurlijke verspreidingsgebied, vraagt om zorgvuldige afweging. Deze beslisboom biedt daarvoor een goede uitgangsbasis. In het huidige natuurbeheer wordt vermenging van populaties enerzijds principieel afgewezen, terwijl anderzijds met allerlei soorten planten en dieren wordt gesleept zonder dat men zich druk maakt om eventueel nadelige gevolgen of geringe kansen op succes. Gedegen monitoring van de effecten vindt bovendien onvoldoende of helemaal niet

plaats.

Wij delen de mening van Frankham et al. dat populatievermenging een geschikte maatregel is om de levensvatbaarheid van kwijnende populaties van bedreigde soorten te herstellen. De angst voor het optreden van nadelige effecten is zeker niet ongegrond, maar hindert momenteel in te sterke mate het nemen van belangrijke beslissingen over het wel of niet vermengen van populaties. Wanneer de beslisboom zo goed mogelijk wordt doorlopen, waar nodig ondersteund door toegepast genetisch onderzoek, kan in elk specifiek geval worden besloten wat voor het herstel van soort of populatie het beste is. Stichting Science4Nature wil beheerders en beleidsmakers hierbij graag van dienst zijn.<

*Stichting Science4Nature,  
www.science4nature.nl,  
info@science4nature.nl*

Besproken artikel: Frankham R, Ballou JD, Eldridge MDB, Lacy RC, Ralls K, Dudash MR en Fenster CB (2011) Predicting the probability of outbreeding depression. *Conservation Biology* 25(3): 465-475.



Klokjesgentiaan



Rozenkransje