

Conservatiegenetische aspecten van roofvissen

Gregory Maes, Jeroen Van Houdt en Filip Volckaert

Katholieke Universiteit Leuven
Laboratorium voor Aquatische Ecologie
Ch. Deberiotstraat 32
3000 Leuven

Inleiding

West-Europese **zoetwatervissen** hebben sterk te lijden gehad onder de degradatie van het milieu, zoals een verslechterde waterkwaliteit, eutrofiëring, het rechtekken van rivieren en de aanleg van kunstwerken (Ormerod, 2003). In België zijn 11 van de 57 zoetwatervissoorten uitgestorven, 19 zijn niet bedreigd en de overige soorten zijn zeldzaam, kwetsbaar of met uitsterven bedreigd (Vandelannoote *et al.*, 1998). Door het toenemend verlies aan geschikte habitatten raakten soorten bedreigd en populaties geïsoleerd, met een mogelijk verlies aan genetische diversiteit en bijgevolg een verhoogde kans op uitsterven (Frankham, 1995).

Samen met het herstel van onze riviersystemen, wordt in het kader van natuurbehoud en -ontwikkeling een groot belang gehecht aan het herstel van de ecologische en genetische diversiteit. **Natuurbehoud** behelst namelijk het behoud van biologische diversiteit op alle niveaus, gaande van de populatie, over soorten tot ecosystemen. Vanuit het perspectief van het (sport)visserijbeheer wordt genetisch natuurbehoud veeleer omschreven als het behoud van het genetisch potentieel zonder dat de beheersmaatregelen aanleiding geven tot vermijdbaar en onomkeerbaar verlies aan genetische diversiteit (Ryman, 1991). Genetische diversiteit bepaalt de mogelijkheid van een individu om te evolueren, wat toelaat te reageren op veranderingen in selectie omstandigheden zoals extreme klimaatsverandering, ziekten en parasieten (Frankham, 1995; Laikre *et al.*, 1999).

In deze problematiek heeft de **mens** een niet te onderschatten rol gespeeld. Naast verloederen van het milieu, vormen (over)bevissing en het uitzetten van vis belangrijke bedreigingen voor de genetische diversiteit van vispopulaties. Onder **verloederen van het milieu** verstaat men zowel rechtstreekse, fysische vernieling van de habitat (zoals de aanleg van dammen en het kanaliseren van beddingen) als indirecte degradatie ondermeer ten gevolge van pollutie (zoals de verzuring van het milieu). Pollutie bepaalt in grote mate de waterkwaliteit en kan tot op grote afstand nefast zijn. Veranderingen in de soortensamenstelling (zoals de invasie van exoten en het uitsterven van samenlevende soorten) worden ook als degradatie van het milieu beschouwd. **Overbevissing** veroorzaakt een vermindering van de genetische diversiteit door een vermindering van de populatiegrootte en het daaropvolgend gevaar voor inteelt. **Het uitzetten van vis**, afkomstig van kwekerijen of van vreemde populaties, wordt als een efficiënte manier beschouwd om natuurlijke populaties in stand te houden, maar heeft vaak een tegenovergestelde resultaat. De lokale 'wilde' genenpoel komt in de verdrukking door de genenpoel van de massaal uitgezette vis. Een andere mogelijke oorzaak is de verhoogde kans op ziekten of parasieten voor de natuurlijke populatie terwijl de kweekpopulatie er juist resistent tegen is (Laikre *et al.*, 1999). Hierdoor is het van belang om lokale populaties te gebruiken als broedstock en de oorsprong van uitgezette vis op te volgen. Naast het belang van genetische diversiteit (Frankham, 1995), mag ook het belang van **demografische factoren** niet worden onderschat. Vele individuen vertonen een verlaagde reproductie zonder dat dit genetisch kan worden verklaard (Lande, 1988). Zo kan bijvoorbeeld het vinden van een geschikte partner bemoeilijkt worden in minder dense populaties (zoals toppredatoren). Bovendien neemt de kans op uitsterven van kleine populaties dramatisch toe omwille van bijvoorbeeld ziekte of predatie.

Definiëring van conservatie-eenheden

Voor nagenoeg alle soorten geldt dat de typische dispersieafstanden van individuen veel kleiner zijn dan het geografisch bereik waarin de organismen voorkomen. Bijgevolg is het haast vanzelfsprekend dat er binnen de soort een **ruimtelijke structuur** bestaat tussen de subpopulaties die naar afkomst van elkaar verschillen. Naargelang de aard van genetische diversiteit en het evolutionair potentieel worden er verschillende types van eenheden onderscheiden, elk met zijn beheersprioriteiten (Avisé, 2000).

Evolutionair significante eenheden (ESE) - Een evolutionair significante eenheid wordt omschreven als een aantal populaties van eenzelfde soort die een **gemeenschappelijke evolutionaire geschiedenis delen** en van andere evolutionaire eenheden gescheiden zijn (Ryder, 1986). Om als een ESE beschouwd te worden moet aan volgende criteria beantwoord worden: (1) een groep populaties moet geografisch en reproductief geïsoleerd zijn van andere conspecificke eenheden. De isolatie hoeft daarbij niet te strikt worden opgevat, ze moet gewoon sterk genoeg zijn om toe te laten dat er evolutionaire veranderingen optreden tussen de verschillende eenheden. (2) Ze moeten een belangrijk aandeel van het evolutionair erfgoed van de soort herbergen (Waples, 1991). Het genetisch criterium is kwalitatief: het is gebaseerd op de verdeling van de allelen gerelateerd tot hun fylogenetische afkomst. De genetische diversiteit van ESE's, gemeten aan de hand van mtDNA en nucleaire merkers, moet een overeenkomstig resultaat opleveren. Een ESE moet monofyletisch (laatste gemeenschappelijke voorouder en afstammelingen van alle tot die groep behorende organismen behoren zelf ook tot de groep) zijn voor mtDNA allelen en een significante divergentie van allelfrekventies vertonen voor nucleaire loci (Moritz, 1994).

Beheerseenheden (BE) - In werkelijkheid onthullen genetische analyses verschillen in allelfrekventie tussen populaties. Populaties die geen monofylie vertonen voor mtDNA allelen maar wel **reeds gedifferentieerd zijn in allelfrekventie** zijn van belang vanuit een beheersstandpunt. Ze vertegenwoordigen populaties die zo een geringe genmigratie kennen dat ze eigenlijk als aparte entiteiten worden aanzien. Dergelijke populaties worden beheerseenheden (BE) genoemd en moeten voldoen aan een kwantitatief criterium: enkel de informatie over de allelfrekventie is relevant met betrekking tot het definiëren van beheerseenheden, zonder rekening te houden met de fylogenetische relaties tussen de allelen. Binnen een ESE kunnen derhalve verschillende BE's worden onderscheiden (Moritz, 1994). Sommige auteurs gaan ervan uit dat naast de genetische kenmerken van ESE' en BE's, ook ecologische en fenotypische kenmerken in rekening horen gebracht te worden (Laikre *et al.*, 1999).

Uitzetting als beheersmaatregel - Bepoting (het vrijzetten van gekweekte of elders gevangen vis) mag niet onvoorwaardelijk worden beschouwd als de belangrijkste methode om populaties in stand te houden. Een onjuiste toepassing kan net een grote bedreiging vormen voor het handhaven van een populatie. Uitzetting kan via zijn invloed op de genetische diversiteit leiden tot het uitsterven van lokale populaties (bv: inteelt, ontbreken van lokale adaptatie en introductie van parasieten en infecties). In bepaalde gevallen kan uitzetting wel zijn nut bewijzen: het kan een oplossing vormen voor populaties die acuut bedreigd zijn. Een speciale vorm hiervan is **ondersteunende kweek**: hierbij zet men vis uit die rechtstreeks afstamt van de lokale populatie. Dit is een tijdelijke oplossing. Veranderingen in het habitat zoals de aanleg van dammen en het vernielen van paaiplaatsen, kunnen resulteren in een afname van de populatiegrootte. Indien enkel onmogelijkheid tot natuurlijke rekolonisatie de drijvende kracht vormt achter het uitsterven, is het aangewezen om de populatie aan te vullen tot ze weer zelfonderhoudend is. Bovendien zijn vissen uit naburige populaties hiervoor het meest geschikt. Uitzetting op zich is geen oplossing, daar de oorzaken van de afname in populatiegrootte prioritair dienen aangepakt te worden (Laikre *et al.*, 1999).

Genetisch natuurbehoud van roofvissen

Roofvissen vormen een speciale categorie in de zoetwaterfauna, vermits ze een **hoog trofisch niveau** bezetten en over het algemeen **kleinere populaties** in stand houden. Densiteitsafhankelijke effecten spelen een belangrijke rol bij hun natuurbehoud. Toppredatoren zijn van belang op ecosysteem niveau, vermits piscivore vissen de **ecologische kwaliteit** van wateren kunnen verbeteren. Toppredatoren vereisen welbepaalde ecologische **randvoorwaarden**, zoals voldoende afgeschermd oeverzones voor reproductie, een goede waterkwaliteit en voldoende migratiemogelijkheid. Een goede **connectiviteit** van populaties is van groot belang, zodat individuen kunnen migreren en kleinere populatie kunnen herkoloniseren. Hierdoor wordt het verlies aan genetische diversiteit beperkt en zullen lokale populaties zich in stand kunnen houden. Een slechte waterkwaliteit, habitatdegradatie en -fragmentatie, overbevinging en bepotingen kunnen zeer nefaste gevolgen hebben op toppredatoren. **Genetische kenmerken** van toppredatoren zijn over het algemeen een lage genetische diversiteit, lage effectieve populatiegrootte, met het gevaar voor inteelt (lage fitness), lage genmigratie en connectiviteit, hoge differentiatie, en het gevaar voor uitteeltdepressie bij uitzettingen van uitheems broed. Verlies aan genetische variabiliteit heeft niet enkel **gevolgen op korte termijn** door een verlaging van fitness, maar belemmert eveneens hun **aanpassing aan toekomstige veranderende condities** (evolutie). Hierbij denken we vooral aan de nodige respons bij introductie van exoten (competitoren), klimaatsveranderingen, nieuwe ziekten en parasieten. Vlaanderen investeert sinds eind jaren 90 in natuurbehoudprogramma's die de genetische oorsprong, samenstelling en gezondheid van inheemse bedreigde vissoorten in kaart brengen. Zulk onderzoek heeft geholpen tot een betere uitzet en beheerstrategie van soorten en tot de juiste keuze van ouderstocks in kwekerijen. Ter illustratie, stellen we twee voorbeelden voor van conservatiegenetische studies op toppredatoren, namelijk snoek en kwabaal.

Casus 1: Snoek in Europa en Vlaanderen

Snoek (*Esox lucius* L.) is een zoetwatervis die bij voorkeur leeft in vegetatierijke wateren. Omwille van zijn status als toppredator komt hij meestal voor in kleine geïsoleerde populaties (enkele exemplaren per 100 meter). Deze kenmerken in combinatie met het gegeven van een verminderde waterkwaliteit en habitatverkleining (oa door de aanwezigheid van stuwen en schaars begroeide oeverzones) leiden tot een vermindering van de populatiegrootte. De meeste populaties in Vlaanderen kunnen slechts voortbestaan door uitzettingen, waardoor levenskrachtige populaties moeilijk in stand te houden zijn en deze soort geïsoleerd raakt. Dit leidt mogelijk tot een toenemende verlaging aan genetische diversiteit van de populaties en mogelijks tot inteelt, zodat een gepast beheer zich opdringt. Hiertoe is vooreerst een grondige kennis vereist van de genetische diversiteit van Europese populaties en van de genetische differentiatie tussen populaties aanwezig in de omliggende regio's van Vlaanderen. Dit laatste is van uiterst belang bij ondersteunende uitzettingen, waarbij individuen van verwante populaties gebruikt worden. Tenslotte is een systematische opvolging van kwekerijstalen van cruciaal belang om de lokale genenpool niet in gevaar te brengen door inkruising met uitheemse lijnen of inteelt.

Met het oog op het beheer van snoek, is het prioritair over voldoende informatie te beschikken en dit zowel op het vlak van de huidige genetische structuur (populatiegenetica), maar ook inzake de historische verspreiding en evolutionaire geschiedenis van de soort (fylogeografie). Aangezien snoek een verspreiding kent over gans de noordelijke hemisfeer en niet zuidelijker dan 40° NB voorkomt, hebben de jongste IJstijden een grote invloed gehad op zijn verspreiding en genetische kenmerken. Het is van belang om te weten welke historische genetische lijnen voorkomen in het gehele verspreidingsgebied en wat de populatiegenetische kenmerken zijn van de Vlaamse snoekpopulaties. Vragen die een antwoord dienen te krijgen handelen over de **genetische diversiteit** (geeft een aanduiding voor de mate van inteelt van een populatie), over de **genetische**

structuur (zijn er gelijkenissen waar te nemen in de genetische samenstelling van naburige populaties?) en over het **genetisch natuurbehoud** (welke lijnen worden gebruikt bij uitzet?).

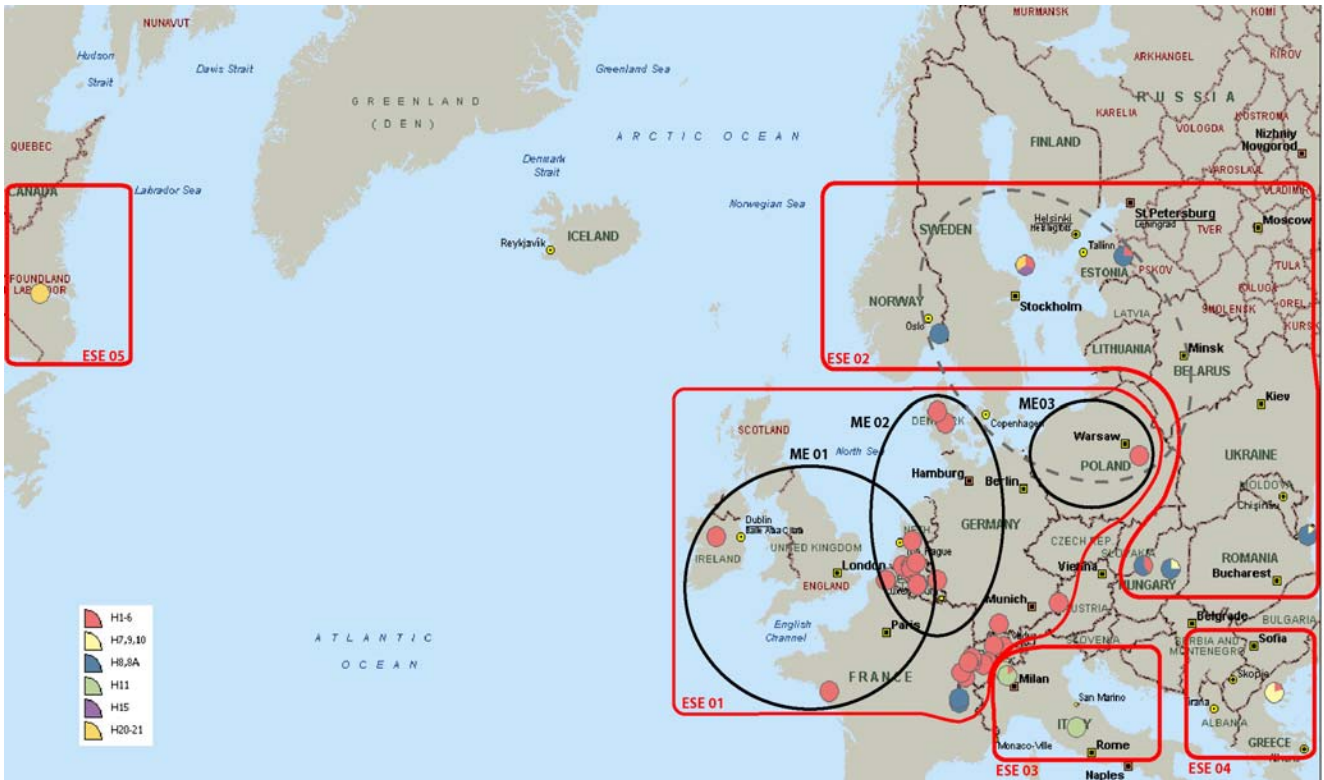
Fylogeografie van snoek

Fylogeografie is de studie aangaande de **historische verspreiding van een soort** waarbij de nadruk wordt gelegd op de invloed van de omgevingscondities bij het scheppen van de huidige ruimtelijke verspreiding (Avice, 2000). De klimaatsschommelingen gedurende de afgelopen drie miljoen jaren, met als hoogtepunt de IJstijden (tot 10.000 jaar geleden), leidden tot grote veranderingen in de verspreiding van organismen. De periodieke verschuivingen van de ijskappen resulteerden in uitstervingen, dispersie en terugtrekken van soorten in uitwijkplaatsen (refugia), van waaruit ze zich achteraf opnieuw konden verspreiden (postglaciale expansie) (Hewitt, 2000). Genetisch leidt dit proces tot een afname van de genetische diversiteit (minder heterozygositeit) en eventueel zelfs tot een stichterseffect, dit is een doorgedreven vorm van verlies aan genetische variabiliteit (Hedrick, 2000). Fylogeografie geeft op die manier een idee van de mogelijke evolutiescenario's van een soort, die gekoppeld zijn aan de geografische geschiedenis van het betrokken gebied. Recente informatie over de fylogeografie van snoek, doet hetvolgend evolutiescenario naar voren komen. Het ontstaan van de voorouder van snoek situeert zich waarschijnlijk in Noord-Amerika. Vandaaruit zou hij zich via de Beringstraat, die gedurende het Tertiair Noord-Amerika en Eurazië verbond, over Eurazië verspreid hebben. In Noord-Amerika leven namelijk nog steeds vier van de vijf soorten van het geslacht *Esox*, in tegenstelling tot Europa dat door slechts één soort wordt bewoond (Senanan en Kapuscinski, 2000). Gedurende de IJstijden werd snoek aan een flessenhals onderworpen, die gevolgd werd door herkolonisaties. In Amerika heeft snoek slechts een geringe hoeveelheid genetische diversiteit weten te behouden, mogelijk door een kleiner aantal refugia, een sterkere flessenhals en de ecologische concurrentie met andere snoekachtigen (Senanan en Kapuscinski, 2000; Miller en Senanan, 2003). In Europa heeft snoek echter een grotere diversiteit behouden dankzij betere leefomstandigheden en meer mogelijkheden tot verbindingen tussen stroombekkens (Miller en Senanan, 2003). De geringe genetische verschillen tussen Canada en Europa, evenals binnen Europa over een breed geografisch gebied, duiden op een snelle expansie vanuit een beperkte refugia (Maes *et al.*, 2003).

Conservatiegenetica van snoek

Tijdens recente projecten omtrent genetische aspecten van het natuurbehoud van snoek in Europa en het Vlaamse Gewest, werden natuurlijke en gekweekte Vlaamse populaties genetisch opgevolgd (Figuur 1). Hierbij werden individuen afkomstig van populaties uit België, Europa en Canada geanalyseerd (Maes *et al.*, 2003; Maes *et al.*, 2004). In het onderzoek werden naast binnenlandse populaties, eveneens een ruim aanbod aan buitenlandse populaties onderzocht, om zo verwantschappen met andere regio's te vergelijken (van belang voor uitzettingen). Daarnaast werden stalen van kwekerijen en uitzetmateriaal in deze studies opgenomen.

Over het algemeen werd een **hoge genetische diversiteit** waargenomen binnen de verschillende populaties. De hoogste genetische diversiteit werd waargenomen in één van de grotere Europese stroombekkens (Donaubekken), meer bepaald in Hongarije en Roemenië. Populaties worden genetisch minder divers in noordelijke richting (van Frankrijk naar Noorwegen toe). Hetzelfde fenomeen treedt op in westelijke richting (via Polen naar Nederland, Frankrijk en Ierland). Binnen Europa zijn er **vier grote groepen** (ESE's) te onderscheiden: een **West-Europese**, een **noordelijke**, een **Centraal-** en een **Oost-Europese** (zie Figuur 1). De populaties binnen elk van deze groepen vertonen genetisch sterke gelijkenissen met elkaar. Het huidige patroon dat in de populaties wordt waargenomen dateert van de jongste IJstijden. Zowat 10.000 jaar geleden heeft snoek zich waarschijnlijk in stand kunnen houden op enkele plaatsen in de Balkan (refugia) en heeft zich vandaar uit over Europa verspreid na het terugtrekken van de ijskappen.



Figuur 1: Evolutionair Significante Eenheden (ESE's - rood) en Beheerseenheden (BE's - zwart) binnen Europa op basis van mitochondriaal DNA en microsatelliet DNA (bron: Maes et al, 2004)

Ook in **Vlaanderen** is een hoge genetische diversiteit waar te nemen, zowel in de natuurlijke stalen als in deze afkomstig van kwekerijen. Dit is langs de ene kant een positief signaal naar de duurzaamheid van de populaties toe: een genetisch diverse populatie is namelijk in staat om te reageren op een extreme verandering in klimaatscondities, ziekte of parasieten. Anderzijds, kan dit te wijten zijn aan onnatuurlijke vermenging van populaties door uitzettingen, waarbij de lokale snoek genetisch vervuild is. De Vlaamse populaties sluiten aan bij de genetische kenmerken van de buurlanden Nederland en Frankrijk, wat begrijpelijk is gezien de aanwezigheid van de rivieren IJzer, Maas en Schelde. Toch suggereren analyses van natuurlijke Vlaamse populaties (oa de Scheldepopulatie) de aanwezigheid van uitheemse lijnen, meer specifiek van de Noors-Poolse groep. De kwekerijen vertonen een vermenging van drie Europese lijnen (Frankrijk, Nederland en Noord-Europa). Verschillende uitgezette stalen, afkomstig uit privé kwekerijen, vertoonden weliswaar een belangrijke proportie aan Poolse genotypes, wat wijst op transport over lange afstand. Door een **gebrek aan historische collecties**, kan de oorspronkelijkheid van dit patroon weliswaar niet nagegaan worden en kunnen beheerseenheden moeilijk gedefinieerd worden.

Een eerste vereiste voor het behoud van genetische diversiteit is uiteraard de oorzaak aan te pakken: het verlies aan genetische diversiteit ten gevolge van habitatdegradatie en vermindering van tussenpopulatie connectiviteit dient tegengegaan te worden. Dus is de zorg voor habitat herstel van prioritair belang, vermits het zowel de paaierende dieren, larven als juvenielen ten goede komt. De integratie van het beheer van snoek in een ecosysteemvisie is het uitgangspunt. Beheer op basis van een bekken als eenheid met aandacht voor de seizoensgebonden wisselwerking tussen rivieras en stroomvlakte, evenals de biotoopstructuur, zou deze toppredator ten goede moeten komen zonder dat een bepotingsbeleid nodig is. Pas dan kan men komen tot het effectieve beheer van de soort.

Aangezien snoek in kleine densiteiten aanwezig is, hebben de huidige beleidsmaatregelen vaak te maken met de gecontroleerde uitzetting van individuen. Uitzetting gebeurt bij voorkeur met lokaal

aangepast broed. Indien dit niet mogelijk is, dan moet men rekening houden met een aantal bijkomende factoren. Men moet vermijden om uitzettingen te verrichten met broed afkomstig van andere lijnen (tzv andere ESE's). Zulke individuen bezitten een dermate afwijkend genotype dat kruising aanleiding kan geven tot uitteeltdepressie. Dit is het fenomeen waarbij een kruising tussen sterk verschillende genotypen, elk aangepast aan specifieke omgevingscondities, aanleiding geeft tot een genotype dat aan geen van beide condities is aangepast, met een fitnessvermindering als gevolg. Het is dus aan te raden om voor uitzettingen gebruik te maken van lokale populaties (liefst Maas- of Scheldebekken) opgekweekt in binnenlandse kwekerijen of indien onmogelijk uit de buurlanden afkomstig (Nederland en Frankrijk). Bepotingen met genetisch materiaal uit andere bekkens is uit den boze. De enige manier om enige greep te krijgen op allochtone uitzettingen, is de gecertificeerde genetische controle van de origine van pootvis bestemd voor openbare en privé doeleinden. Kortom, het beleid van snoek past in een ecosysteembenadering, waarbij een duurzaam evenwicht wordt nagestreefd tussen de natuurlijke actoren van het laagland en de mens.

Aanbevelingen

1. Controleer genetisch de oorsprong van ingevoerde pootvis. Verhinder de invoer van pootvis voor openbare en privé doeleinden van buiten de West-Europese lijnen
2. Stimuleer de kweek met lokale broeddieren
3. Herbepoot openbare en privé wateren met genetisch materiaal uit Schelde, Maas en Beneden-Rijn
4. Isoleer en verwijder zo mogelijk populaties met een vreemde genetische samenstelling
5. Zorg voor een habitatherstel dat zowel de paaiende dieren, larven en juvenielen, als voedselgrond en winterverblijf aanspreekt.
6. Integreer het beheer van snoek in een ecosysteemvisie.
7. Analyseer historische stalen van snoek (otolieten, schubben of oude weefselstalen) als genetische basislijn om de huidige populaties te vergelijken. Zo kan de invloed van de mens op populaties beter ingeschat worden.

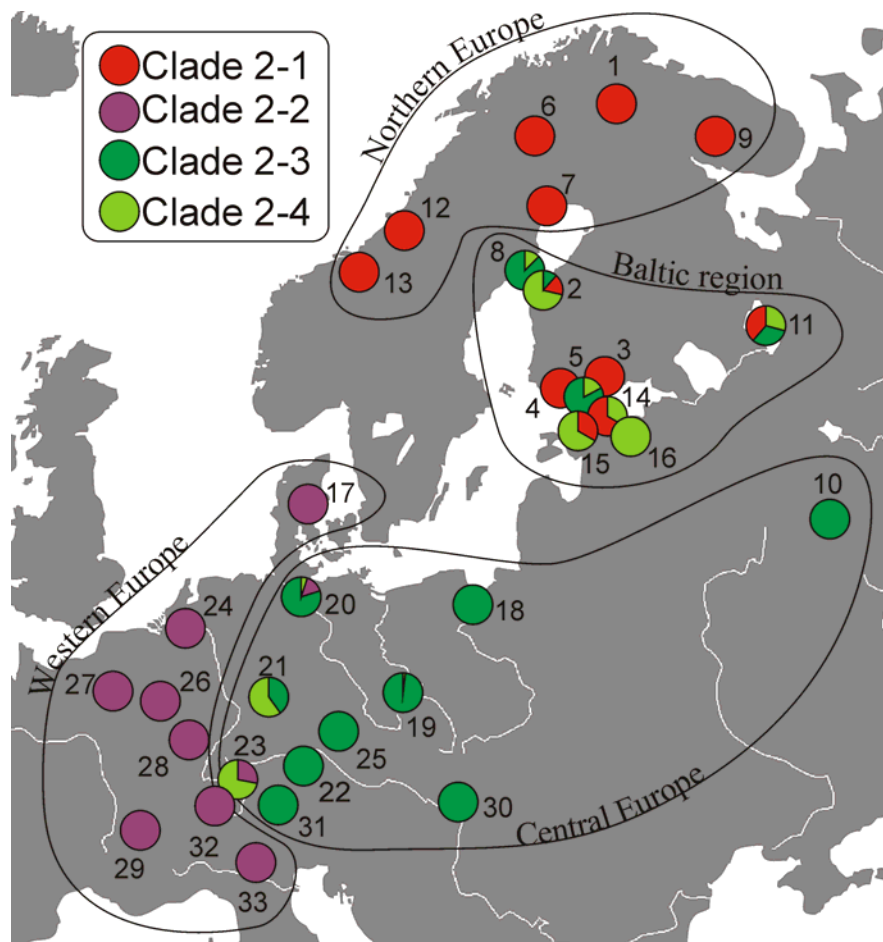
Casus 2: Kwabaal in West-Europa

De kwabaal (*Lota lota*) is sinds 1960-1970 uitgestorven in Vlaanderen (de Nie, 1996; Vandelanoot *et al.*, 1998). Vermindering van de waterkwaliteit, habitatdegradatie en het verdwijnen of niet toegankelijk zijn van geschikt paaihabitat zijn de vermoedelijke oorzaken voor het verdwijnen van deze soort uit de Vlaamse waterlopen. Ondanks een verbetering van de waterkwaliteit gedurende de laatste jaren en het opheffen van een groot aantal vismigratieknelpunten is er tot op vandaag geen kwabaal meer aangetroffen in Vlaanderen. Om deze reden startte het Agentschap voor Natuur en Bos een model-herintroductieprogramma voor kwabaal. Dit programma omvatte (1) onderzoek naar de verspreiding van genetische lijnen ("glaciale rassen") in Europa (Van Houdt *et al.*, 2003; Van Houdt *et al.*, 2005), (2) onderzoek naar de kweek van kwabaal onder gecontroleerde omstandigheden (Harzevili *et al.*, 2003) en (3) onderzoek naar de biologie van kwabaal met aandacht voor het habitatgebruik en de paaimigratie (Dillen *et al.*, 2005). Het doel van het programma is de uiteindelijke succesvolle herintroductie van kwabaal in de Vlaamse waterlopen.

Fylogeografie van kwabaal

In een recente studie werd de genetische divergentie tussen een veertigtal populaties nagegaan die gans het verspreidingsgebied van kwabaal bestreken (Van Houdt *et al.*, 2003). De studie toonde aan dat er binnen de onderzochte stalen **twee grote, maar nauw verwante, groepen** bestaan: een **Euraziatische-Beringische groep (EB)** en een **Noord-Amerikaanse groep (NA)**. Beide groepen kennen een gescheiden geografische verspreiding met de EB groep in heel Eurazië, de Beringstraat en Canada en de NA groep in Noord-Amerika. De aanwezigheid van verschillende genetische lijnen

met een specifieke geografische distributie wijst echter wel op een verschil in evolutionaire geschiedenis van deze lijnen. Binnen Europa toonde verdere analyse het bestaan aan van **vier genetische lijnen**: een **West-Europese**, een **Centraal-Europese**, een **Noord-Europese** en een **Baltische groep** (Figuur 2). De geobserveerde distributie is het gevolg van glaciële cycli waarbij kwabaal werd teruggedrongen in zuidelijk refugia gedurende de glaciële maxima om vervolgens Europa terug te koloniseren tijdens het afsmelten van de ijskappen. De aanwezigheid van verschillende genetische lijnen met een specifieke geografische distributie is belangrijk in het kader van de bescherming van de soort *Lota lota*. De verschillende genetische lijnen vertegenwoordigen immers evolutionaire eenheden die onafhankelijk van elkaar ontstaan zijn. Hoewel het louter op basis van de beschikbare moleculair-genetische informatie niet zeker is dat de verschillende evolutielijnen ook verschillen in ecologisch relevante kenmerken (vb. tijdstip afpaaien, groei, temperatuurgevoeligheid) is het aangewezen, bij gebrek aan gedetailleerde ecologische gegevens, om conservatief te handelen met betrekking tot translocaties of herintroducties. Op basis van deze informatie moeten de verschillende geografische regio's als afzonderlijke eenheden beschouwd worden met een specifiek beschermingsprogramma. Tevens dient rekening gehouden te worden met het geografisch patroon indien er translocaties of herintroducties gepland worden. Het behoud van dergelijke patronen is immers één van de doelstellingen van een gericht conservatiegenetisch beleid.



Figuur 2 – De geografische distributie van de vier mitochondriale lijnen (clade) voor kwabaal waargenomen in Europa (bron: Van Houdt *et al.*, 2003)

Het voorafgaande genetisch onderzoek naar de verspreiding van de genetische lijnen en rassen binnen Europa identificeerde aldus kandidaat populaties voor de herintroductie van kwabaal in Vlaanderen (Van Houdt *et al.*, 2003, Van Houdt *et al.*, 2005). Dankzij het onderzoek naar de reproductie van kwabaal werd het mogelijk om individuen van de kandidaat populaties te kweken

en op te laten groeien in gevangenschap. Het ecologische onderzoek laat toe om geschikte plaatsen voor een herintroductie te identificeren. Deze informatie vormt de basis om op een verantwoorde wijze de herintroductie van kwabaal te organiseren.. Kwabalen die tot de West-Europese genetische ras behoren werden uitgekozen als bron voor de kweekpopulaties die zullen gebruikt worden voor de herintroductie (Van Houdt *et al.*, 2005).

Conservatiegenetica van kwabaal

Recent onderzoek toonde aan dat de genetische diversiteit binnen de bemonsterde kwabaal populaties uit omliggende landen (Nederland, Duitsland en Frankrijk) de gemiddelde waarden voor zoetwatervissen benaderen (DeWoody en Avise, 2000). Het gaat dus om **gezonde populaties** waar de ouderdieren willekeurig met elkaar paren. Er werden geen aanwijzingen gevonden voor inteelt, noch voor het optreden van demografische flessenhalzen. Zowel de grote verschillen tussen populaties als het voorkomen van een groot aantal zeldzame genetische varianten binnen populaties wijzen op een **sterke graad van isolatie**. Het is duidelijk dat kwabaalpopulaties in de verschillende Europese bassins een zeer karakteristieke genetische samenstelling hebben.

Beheersmaatregelen en toekomstperspectieven

De vier Europese ESE's worden gekenmerkt door een eigen evolutie geschiedenis. Vermoedelijk bestaat er een significante variatie voor ecologisch relevante kenmerken (temperatuurgevoeligheid, tijdstip van afpaaien) tussen deze groepen, maar dit werd nog niet systematisch onderzocht. Translocaties tussen deze verschillende eenheden dienen dus vermeden te worden. Enerzijds zal dit de integriteit van dit historische patroon bewaren en anderzijds kan het mengen van genetische sterk verschillende populaties tot "uiteeltdepressie" leiden wat het uitsterven van bedreigde populaties kan versnellen.

Binnen de West-Europese genetische lijn werd er aan de hand van recente studies een zeer sterke opdeling van de genetische diversiteit waargenomen, die min of meer met de verschillende rivierbekkens overeenkomt. De hoge genetische differentiatie die waargenomen wordt tussen de populaties heeft belangrijke implicaties voor het beheer en bescherming van de genetische diversiteit en integriteit van kwabaal als soort. Omdat het genetisch potentieel sterk verdeeld is over de bekkens draagt elke populatie in belangrijke mate bij tot de globale diversiteit van de soort. Het is dan ook noodzakelijk dat elk bekken afzonderlijk wordt beheerd. Zelfs binnen eenzelfde rivier (bv de Albe) werd een uitgesproken genetische structuur waargenomen. We kunnen dus suggereren dat binnen eenzelfde bekken meerdere beheerseenheden (BE's) voor kwabaal voorkomen. Vermoedelijk hadden de kwabaalpopulaties in Vlaanderen en Wallonië ook een zeer karakteristieke genetische samenstelling en is met hun uitsterven een deel van het genetisch potentieel definitief verdwenen. De situatie is kritisch daar verschillende auteurs in de buurlanden een achteruitgang van het kwabaalbestand melden (Klinger *et al.*, 2002; Keith & Allardi, 1996; De Nie, 1996; Mikschi *et al.*, 1996). Daarom is het belangrijk om maatregelen te treffen ter bescherming van de nog aanwezige populaties om het genetisch potentieel van de soort in zijn geheel te bewaren. Een verantwoord beheer vraagt een goede kennis van de populatiestructuur van de soort. Om na te gaan op welke geografische schaal kwabaalpopulaties moeten beheerd worden is het dus noodzakelijk om in de toekomst informatie te verzamelen over de genetische differentiatie binnen eenzelfde stroombekken. In functie van het herintroductieprogramma in Vlaanderen zou bv een detailstudie van het volledige Maasbekken (van bron tot monding) relevante informatie leveren voor geschikte bronpopulaties voor de herintroductie.

Toen de kweekdieren voor het herintroductieprogramma werden geselecteerd, was enkel informatie beschikbaar omtrent de ESE's (glaciale types) van kwabaal in Europa. De gekozen kwabalen behoren tot de West-Europese mitochondriale lijn en met de uitzettingen van deze dieren gebeurt er

geen translocatie tussen de bestaande ESE's. De meest recente resultaten tonen echter een verdere genetische opdeling binnen de West Europese lijn, waardoor de vraag zich opnieuw stelt om de meeste geschikte bronpopulatie(s) voor het herintroductieprogramma te identificeren. Het is onmogelijk om de oorspronkelijke Schelde populaties te herstellen aangezien ze volledig is verdwenen. De optimale strategie zou dus gebruik maken van geografische nabije populaties die genetisch voldoende divers zijn. In dit geval wil dit zeggen dat we binnen het Maasbekken mogelijk bronpopulaties definiëren. Bij een herintroductie moet ook de vraag gesteld worden of er gebruikt wordt gemaakt van één enkele populatie, een combinatie van meerder populaties of van kruisingen tussen populaties. Het is echter onmogelijk om *a priori* uit te maken welk de meeste geschikt strategie is. Enkel experimenten kunnen uitwijzen welk de beste strategie is (Frankham, 2002). Het genetisch opvolgen van het reproductieve succes van "zuivere" en "gekruiste" individuen kan uitwijzen welke bronpopulaties (of gekruiste populatie) het meeste geschikt zijn voor toekomstige introducties. Voor kwabaal moet er dus getracht worden om bijkomende broeddieren van één of meerdere Maaspopulaties te bekomen. In de kwekerij kunnen deze gebruikt worden om zowel "zuivere" als hybride groepen op te kweken voor toekomstige introducties. De informatie bekomen uit de genetische monitoring van uitgezette populaties kan dan gebruikt worden om de kweekprogramma's bij te sturen.

Aanbevelingen

1. Controleer genetisch de oorsprong van ingevoerde pootvis. Verhinder de invoer van pootvis voor openbare en privé doeleinden met een niet West-Europese oorsprong
2. Gebruik voldoende genetisch diverse ouderdieren om het risico op inteelt te beperken
3. Volg het uitzettingssucces en de bijdrage van ouderdieren tot nieuwe nakomelingen op in de tijd
4. Vergelijk resultaten van de habitatstudie voor kwabaal met geobserveerde populatieleefbaarheid en -succes.

Slotopmerkingen

Gezien hun kleine populatiegroottes, vormt habitatfragmentatie, gebrek aan paaiplaasten, vervuiling en overbevising het grootste gevaar voor leefbare roofvispopulaties. De kans op een gevoelige daling in genetische diversiteit is zeer hoog en zal daardoor de fitness en adaptief potentieel in de toekomst sterk inperken. Nieuwe introducties (zoals kwabaal) geven de mogelijkheid om het **reproductief succes van uitgezette dieren** en de **ecologische kwaliteit van onze rivieren in te schatten**. Het **behoud van connectiviteit** en **voldoende grote populaties** is van **cruciaal** belang voor succesvolle bepotingen/reintroducties. Helaas zijn de meeste studies uitsluitend gebaseerd op de situatie zoals ze nu is en kan geen vergelijking worden gemaakt met een referentietoestand voor de uitzettingen en eutrofiëring. **Vlaanderen mist historische collecties** (otholieten en schubben), waardoor een optimale beheersstrategie bij gebrek aan referentie uitblijft. In andere Europese landen die over zulke collecties beschikken, werden lokale populaties van uitsterven behoed door gerichte kweek en uitzettingsstrategiën van lokaal broed (Hansen *et al.*, 2006). Tenslotte is het behoud en mogelijk herstel van genetische bronnen slechts haalbaar indien er parallel wordt gewerkt aan de ecologische kwaliteit van het habitat. Bij gebrek aan paaiplaatsen, zullen roofvissen nooit zelfonderhoudende populaties kunnen aanhouden en zullen inspanningen tevergeefs zijn. Het **genetisch opvolgen van uitzettingen** vormt dus een objectieve beoordeling van de kwaliteit van de beheersstrategiën en hun doelstellingen.

Voor meer informatie: e-mail: gregory.maes@bio.kuleuven.be of tel: 016/32 42 96

Referenties

- Avise, J.C. (2000) *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard university press, Cambridge, pp 447.
- De Nie HW (1996). Atlas van de Nederlandse zoetwatervissen. Media Publishing Int. bv; p 114-115.
- DeWoody JA, Avise JC. (2000). Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals. *Journal of Fish Biology* 56(3):461-73.
- Dillen A., Martens S., Baeyens R. & Coeck J., (2005). Onderzoek naar de biologie van de kwabaal (*Lota Lota L.*), ter voorbereiding van het herstel van de soort in het Vlaamse Gewest. Rapport van het Instituut voor Natuurbehoud IN.R.2005.04, Brussel.
- Frankham R., Ballou J.D., Briscoe D.A. (2002). Introduction to conservation genetics. Cambridge: University Press.
- Frankham, R. (1995). Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, 29: 305-327.
- Hansen, MM, Bekkevold D, Jensen LF, Mensberg KLD, Nielsen EE (2006). Genetic restoration of a stocked brown trout *Salmo trutta* population using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. *Journal of Applied Ecology* 2006 43:4 669
- Harzevili AS, Charleroy D, Auwerx J, Vught I, Slycken J, Dhert P, Sorgeloos P. (2003). Larval Rearing of Burbot (*Lota Lota L.*) Using *Brachionus calyciflorus* rotifer as starter food. *Journal of Applied Ichthyology* 19(2):84-7.
- Hedrick, P.W. (2000) *Genetics of populations (2nd ed.)*. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, pp 553.
- Hewitt, G. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907-913.
- Keith PJ, Allardi (2001). Atals des poisons d'eau dopuce de France. Muséum national d'histoire naturelle. Patrimoines Naturels, 47: 378 pp.
- Klinger H. Schmidt G, Steinberg L (2002): Rote Liste der in Nordrhein-Westfalen gefährdeten Fische (Pisces) und Rundmäuler (Cyclostoma). In: Rote Liste der in Nordrhein-Westfalen gefährdeten Pflanzen und Tiere. 3. Fassung
- Laikre, L. *et al.* (1999) Conservation Genetic Management of Brown Trout (*Salmo trutta*) in Europe. Report by the Concerted action on identification, management and exploitation of genetic resources in the brown trout (*Salmo trutta*) ("TROUTCONCERT"; EU FAIR CT97-3882)
- Lande, R. (1988) Genetics and Demography in Biological Conservation. *Science*, 241: 1455-1460.
- Maes, G.E., Van Houdt, J.K.J., De Gelas, K., De Charleroy, D., Volckaert, F.A.M. (2004). Conservatiegenetische aspecten van het beheer van snoek (*Esox lucius*) in Europa en Vlaanderen: opvolging van natuurlijke en gekweekte Vlaamse populaties. Rapport IBW.WB.V.R.2004.100.
- Maes, G.E., Van Houdt, J.K.J., De Charleroy, D. en Volckaert, F.A.M. (2003) Indications for a recent Holarctic expansion of pike (*Esox lucius L.*) based on a preliminary study of mtDNA variation. *Journal of Fish Biology*, 63:252-259.
- Miksch E., Wolfram G. en Wais A. (1996) Long-term changes in the fish community of Neusiedler See (Burgenland, Austria). In: Kirchhofer A. & Hefti D. (Eds.), Conservation of endangered freshwater fish in Europe. Birkhauser Verlag, Basel.
- Miller, L.M. en Senanan, W. (2003) A Review of Northern Pike Population Genetics Research and its Implications for Management. *North American Journal of Fisheries Management*, 23: 297-306.
- Moritz, C. (1994) Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 373-375.
- Ormerod, S.J. (2003) Current issues with fish and fisheries: editor's overview and introduction. *Journal of Applied Ecology*, 40: 204-213.
- Ryder, O.A. (1986) Species Conservation and Systematics: the Dilemma of Subspecies. *Trends in Ecology & Evolution*, 1: 9-10.
- Ryman, N. (1991) Conservation genetics considerations in fishery management. *Journal of Fish Biology*, 39: 211-224.
- Senanan, W. en Kapuscinski, A.R. (2000) Genetic relationships among populations of northern pike (*Esox lucius*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 391-404.
- Van Houdt JK, Hellemans B, Volckaert FAM. 2003. Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic burbot (*Lota lota*): Pleistocene extinctions and recolonization. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29(3):599-612.
- Van Houdt JKJ, De Cleyne L, Perretti A, Volckaert FAM. (2005). A mitogenic view on the evolutionary history of the Holarctic freshwater gadoid, burbot (*Lota lota*). *Molecular Ecology* 14(8):2445-57.
- Vandelannoote, A., Yseboodt, R., Bruylants, B., Verheyen, R., Coeck, J., Belpaire, C., Van Thuyne, G., Denayer, B., Beyens, J., De Charleroy, D., Maes, J. en Vandenabeele, P. (1998) *Atlas van de Vlaamse beek- en riviervissen*. WEL, Wijnegem, pp 303.
- Waples, R.S. (1991) Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of "species" under the endangered species act. *Marine Fisheries Review*, 53: 1-12.