

In den Wäldern sind Dinge, über die nachzudenken,  
man jahrelang im Moos liegen könnte. (Franz Kafka)

Laat je in deze rubriek verwonderen door grappige, indrukwekkende en leerrijke boswaarheden uit het verleden. Eigen bijdragen en ideeën zijn steeds welkom op het redactieadres!

## Woekeren planten door verdubbeling erfelijk materiaal?

HANS BAETÉ

De enorme impact die vreemde planten (exoten) kunnen hebben op inheemse populaties en ecosystemen onderstreept het belang van de zoektocht naar wat bepalend is voor dit woekierend, invasief gedrag (Vilà et al. 2010, 2011). Zoals alle bloemplanten moeten invasieve soorten goede kolonisten zijn om succes te hebben in nieuwe habitats. In het begin van de jaren 1980 groeide het idee dat planten die hun erfelijk materiaal verdubbelen hun territorium snel kunnen uitbreiden (Levin 1983).

### Genoomverdubbeling bij planten

Het verschijnsel dat planten al het erfelijk materiaal in hun celkernen, met andere woorden hun hele genoom, een of meerdere keren kunnen verdubbelen, staat in de vakliteratuur bekend als *whole genome replication*. Dergelijke planten worden polyploïden genoemd omdat zich in de kernen van hun niet-geslachtelijke cellen veelvouden (poly = veel) bevinden van de twee complete sets chromosomen – eentje van elke ouder – in de niet-geslachtelijke cellen van diploïde planten (di = twee). Genoomverdubbeling kan zowel optreden in individuen van dezelfde soort (autopolyploïdie; auto = zelf) als in hybriden van verschillende soorten (allopolyploïdie; allo = ander). Het proces van genoomverdubbeling kan zich herhalen en zowel op heel korte (neopolyploïdie; neo = nieuw) als op zeer lange termijn (paleopolyploïdie; paleo = oud) van belang zijn. Polyploïdie kan ook kunstmatig worden opgewekt.

### Oude, recente en kunstmatige polyploïdie

Er wordt een onderscheid gemaakt tussen: 1. verdubbelingen van het genoom in de loop van miljoenen jaren evolutie (paleopolyploïdie), 2. hetzelfde proces op korte termijn, in

een of enkele opeenvolgende generaties (neopolyploïdie; de hoofdmoot van dit artikel) en 3. kunstmatig opgewekte polyploïdie. Een diepgaande analyse van DNA-sequenties, suggereert een cruciale rol van paleopolyploïdie in het ontstaan van alle hedendaagse families van bloemplanten uit een gemeenschappelijke voorouder. Dit vanaf ongeveer 160 miljoen jaar geleden (Callaway 2013), wat vermoedelijk niet toevallig samenvalt met het ontstaan van nieuwe habitats door een verdere fragmentatie van het supercontinent Pangea als gevolg van continentendrift. Opmerkelijke toenames in de diversiteit van bloemplanten kunnen tevens te wijten zijn aan verdubbelingen in een ver verleden (Debodt et al. 2005). Polyploïdie kan ook snel en kunstmatig worden opgewekt door bijvoorbeeld zaadjes te laten weken in een vloeibaar extract van de stof colchicine uit de plant herfsttijloos. Colchicine remt het uit elkaar wijken van de chromosomen tijdens de vorming van de geslachtsellen, die daardoor twee keer zoveel chromosomen als normaal kunnen bevatten. Dit met evenredige gevolgen voor de somatische en geslachtelijke cellen in het nageslacht. Het doel van deze ingreep is onder meer een verhoging van de productiviteit van gewassen zoals tarwe en katoen (Dubcovsky & Dvorak 2007). Polyploïden kunnen ook van nut zijn in de farmacie, door een productie van meer en betere “secundaire metabolieten” (nevenproducten van de stofwisseling), zoals alkaloiden in bilzenkruid (*Lavania* & Srivastava 1991).

### Chromosomen tellen

Het belang van chromosomen tellen, kwam reeds aan bod in het doctoraat van de Deen Øjvind Winge (1917!), die vooral zijn sporen verdiende met de genetica van gist en aanverwant onderzoek voor de brouwerij van Carlsberg. In tegenstelling tot in Winge's tijd is het vandaag mogelijk om chromosomen snel en goedkoop te tellen met labo-technieken als flow cytometry (Kron et al. 2007). Daardoor is het relatief gemakkelijk om eventuele genoomverdubbeling(en) in invasieve exoten, inheemse soorten en niet-invasieve planten met elkaar te vergelijken. Mensen die geen toegang hebben tot labo-technieken, kunnen heel wat chromosoomaantallen terugvinden in de Britse flora van Clive Stace (2010), een standaardwerk waarin ook veel aandacht aan hybriden wordt besteed. Met deze flora kan je niet enkel nagaan in welke mate bepaalde taxa polyploïden zijn (met geen, een of meerdere verdubbelingen). Je kan er ook mogelijk aan elkaar gerelateerde niveaus van ploïdie binnen een genus of soort mee opsporen. Zo kan binnen hetzelfde genus een polyploïde soort met 28 chromosomen mogelijk ontstaan zijn door kruising van twee oudersoorten met elk 14 chromosomen. Het kan ook gebeuren dat een ondersoort met 36 chromosomen door autopolyploïdie ontstaan is uit een verwant met 18 chromosomen. Belangrijk is dat in deze context ook info over standplaats en verspreiding wordt meegenomen. Enerzijds omdat het verdringen van diploïde oudersoorten

## Vanonder het mos

door polyploïde nakomelingen vermoedelijk geen uitzondering is. Anderzijds omdat bepaalde diploïde taxa meer affiniteit vertonen voor stabielere milieus zoals bossen, terwijl hun polyploïde verwanten ook kunnen gedijen in meer verstoorde, open omgevingen. Iets wat vermoedelijk het geval is binnen het genus pinksterbloem. Dergelijke simpele vaststellingen en speculaties leveren uiteraard weinig conclusies op “om over naar huis te schrijven”. Ze kunnen niettemin waardevolle aanwijzingen geven voor een beter gericht, verder onderzoek!

### Van snelle speciatie tot woekerend gedrag

Polyploïden blijken “oververtegenwoordigd” te zijn bij invasieve exoten in vergelijking met inheemse soorten (Verlaque et al. 2002). Hetzelfde geldt voor invasieve exoten in vergelijking met zeldzame soorten (Pandit et al. 2011). Er wordt aangenomen dat polyploïdie bij landplanten het belangrijkste mechanisme is voor sympatrische speciatie (Otto & Whitton 2000). Dit is het ontstaan van soorten na hybridisatie of “gewone seks” tussen ouders die geografisch niet gescheiden zijn. Bij de vorming van allopolyploïden gaan hybridisatie en polyploïdie hand in hand, waardoor individuen zich reproductief kunnen isoleren binnen de tijdsperiode van slechts één generatie. Dat wil zeggen dat ze zich niet meer gaan voortplanten met individuen van hun “oudersoort” en bijgevolg tot een nieuwe plantensoort kunnen worden gerekend! Alhoewel lange tijd onderschat, kan ook autopolyploïdie resulteren in een snelle soortvorming (Madlung 2013). Onder meer dankzij een forsere lichaamsbouw kan een nieuwe polyploïde soort ter plekke in staat zijn om haar oudersoort(en) volledig weg te concurreren (Leitch & Leitch 2008). Door onder meer ook hun bloeiperiode aan te passen, kunnen polyploïden in een nieuwe en/of veranderende omgeving de nodige voorsprong bezitten om zich met succes te kunnen vestigen, naturaliseren en uiteindelijk ook invasief te gedragen (Levin 2002, te Beest et al. 2012).

### Polyploïdie in een ruimere context

Om te zien wat bepalend is voor de invasiviteit van bloemplanten moet polyploïdie in een bredere context worden geplaatst, samen met andere mogelijke oorzaken van invasief gedrag (Pysek & Richardson 2007, Pysek et al. 2010). Dit leidt tot een overzicht van belangrijke factoren, zoals:

- een toename in genetische diversiteit;
- introductie door de mens (bijvoorbeeld door tuinieren, landbouw of bosbouw);
- afwezigheid van verwante soorten in de inheemse flora (Darwin 1859!);
- een brede ecologische tolerantie (niet gebonden aan specifieke, veeleisende omgevingen);

- een snelle, efficiënte aanpassing aan veranderende milieuvariabelen;
- een snelle en/of ruime verspreiding van zaden (bijvoorbeeld door de wind of vogels);
- een korte, want doorgaans kwetsbare jeugd;
- zelfbevruchting (deels ter compensatie van verminderde vruchtbaarheid door polyploïdie);
- veranderde genexpressie (inclusief epigenetische effecten: zie Bosrevue 50, p. 11-12).

Er wordt een onderscheid gemaakt tussen: 1. invasief gedrag na polyploïdie in de inheemse omgeving en 2. invasiviteit die zich pas ontwikkelt na genoomverdubbeling in nieuw gekoloniseerde habitats. Dit laatste strookt met het feit dat het een tijdje kan duren vooraleer kolonisten zich gaan verspreiden (Gasso et al. 2010), wat bijvoorbeeld het geval was/is met de in ons land zeer invasieve Japanse duizendknoop en “aanverwanten” (het zogenaamde Fallopiacomplex). Deze “lag-fase” strookt tevens met de grotere waarschijnlijkheid van polyploïdie in stressvolle, marginale habitats in vergelijking met meer stabiele omgevingen (Ramsey & Schemske 1998). Er zijn echter ook plantensoorten waarvan zowel diploïden als polyploïden voorkomen in de inheemse omgeving, terwijl op de gekoloniseerde plekken enkel polyploïden aanwezig zijn, zoals bij grote kattenstaart, die bij ons inheems is maar zich invasief gedraagt in de VS (Kubatova et al. 2008).

### Stof tot nadenken

In weerwil van de mogelijk gunstige effecten van polyploïdie op het succes en invasief gedrag van bloemplanten, is er allerm minst sprake van een oorzakelijke relatie die opgaat voor alle soorten en populaties. Er kan echter dieper worden ingegaan op de morfologische, fysiologische en ecologische gevolgen van polyploïdie in relatie tot mogelijk invasief gedrag. Alhoewel een grondig begrip van deze relatie nog altijd in de kinderschoenen staat (Soltis et al. 2010, Madlung 2013), kan hogergenoemde aanpak stof tot nadenken opleveren. Zo is een van de morfologische gevolgen van genoomverdubbeling het groter worden van plantencellen, met een overeenkomstige tragere stofwisseling, een meer robuuste lichaamsbouw en grotere afmetingen, inclusief grotere bloemen en zaden. Een tragere stofwisseling kan worden gerelateerd aan de overschakeling op een overblijvende levenswijze, wat het voordeel van een langere levensduur kan opleveren (Frame 1976). Dit strookt met het frequenter optreden van polyploïdie in overblijvende kruiden en houtige planten (Stebbins 1971). Alhoewel ze niet noodzakelijk sneller gaan kiemen, geven grotere en zwaardere zaden vaak aanleiding tot sneller groeiende zaailingen (Bretagnolle et al. 1995). Samen met de grotere afmetingen en biomassa-productie van volwassen individuen kan dit de nodige competitieve voordelen opleveren voor het slagen van een invasie. Een

invasie die in belangrijke mate te danken is aan grotere afmetingen, is deze door polyplöiden van Late guldenroede (Schlaepfer et al. 2010). Samen met een aangepaste lichaamsbouw en een betere groei, kunnen ook fysiologische factoren als resistentie tegen droogte, hitte en koude ertoe leiden dat polyplöiden beter gedijen in extreme omstandigheden, met alle gevolgen van dien voor hun mogelijke dominantie in nieuwe habitats die het gevolg zijn van actuele verstoring door de mens en/of klimaatverandering (te Beest et al. 2012).

### Meer naturalisatie maar niet noodzakelijk invasief

Zwaardere zaden die het gevolg zijn van genoomverdubbeling kunnen de invasiviteit van planten ook negatief beïnvloeden. Dit is echter niet noodzakelijk een nadeel voor planten in het algemeen. Terwijl lichtere zaden een positief effect hebben op de dominantie van volwassenen (Ordonez et al. 2010), kunnen zwaardere zaden een betere vestiging en meer “doorzettingsvermogen” teweegbrengen (Moles & Westoby 2006). Dat laatste kan dan weer leiden tot succes op langere termijn, zonder evenwel de hoge dichtheden te bereiken die kenmerkend zijn voor invasief gedrag en de negatieve impact daarvan op de biodiversiteit en ecosysteemdiensten. Deze en gelijkaardige vormen van succes (cf. Villa et al. 2011) stroken met de doorgaans wijdere en minder gefragmenteerde verspreiding van

polyplöiden in vergelijking met diploïden (Lumaret 1988). Het is bijgevolg aannemelijk dat polyplöide planten een grotere kans kunnen hebben om te naturaliseren zonder invasief te zijn.

### Computersmodellen voor de toekomst

Voor het grondig testen van de hypothese dat polyplödie ervoor kan zorgen dat planten eigenschappen krijgen om in een nieuwe omgeving te kunnen naturaliseren of invaderen, is veel meer onderzoek nodig, met een klemtoon op het combineren van waarnemingen en experimenten. Het is niettemin van belang om ook vandaag reeds voldoende aandacht te (blijven) besteden aan de impact van deze whole genome replication op de biodiversiteit, ecosysteemdiensten en de ontwikkeling van habitats. Meer bepaald omdat: 1. polyplödie kan worden benaderd als een belangrijk overlevingsmechanisme van bloemplanten en 2. dit verschijnsel mogelijk een cruciale rol speelt in hun eventuele naturalisatie en invasie. Het is dan ook aangewezen om met polyplödie rekening te houden in computersmodellen die ons helpen verklaren waarom bepaalde plantensoorten – zowel uitheemse als inheemse (!) – meer succesvol zijn dan andere.

### Referenties

[www.bosplus.be](http://www.bosplus.be) > Kenniscentrum > Publicaties > Bosrevue



Uitzetten dunning.



vdSande

*bosbouw en natuurbeheer*

Uw specialistische partner in  
bosbeheer en ecologie:

- Inventarisaties
- Bosbeheerplannen
- Beheervisies en inrichtingsplannen
- Aanwijzen dunningen en bosverjonging
- Houtverkoop en begeleiding bosexploitatie
- Voorbereiding en begeleiding maatregelen:  
*aanplant, inboet, prunusbestrijding, plaggen, etc...*

Moersebaan 8d | 4882 KE | Zundert | Nederland  
Telefoon: +31 (0)6 3069 0338 | [gijs.vd.sande@bosennatuur.eu](mailto:gijs.vd.sande@bosennatuur.eu)  
[www.bosennatuur.eu](http://www.bosennatuur.eu)