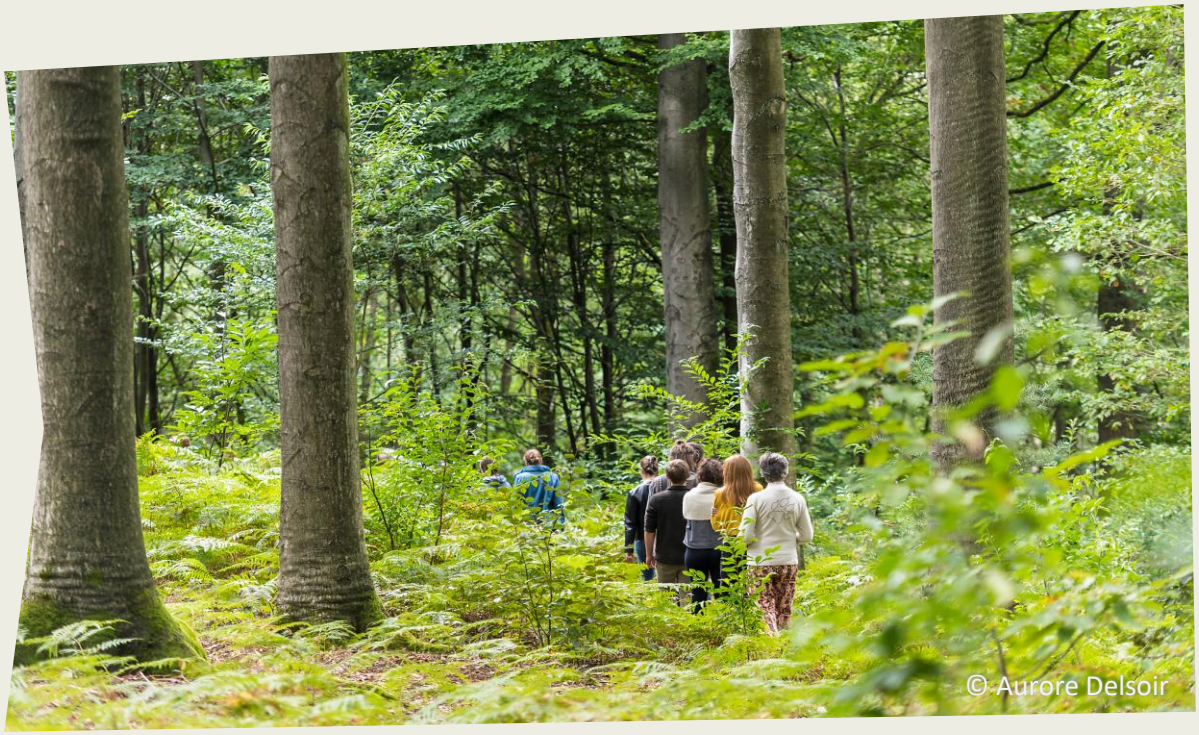
ZIJN STADSBOMEN VOLDOENDE OM HET STEDELIJK HITTE-EILANDEFFECT TE COMPENSEREN?

OKTOBER 2026 DOOR LOÏC GILLEROT, EVA BEELE, DRIES LANDUYT, PIETER DE FRENNE, BART MUYS, KRIS VERHEYEN



HET STEDELIJK HITTE-EILANDEFFECT

Volgens de recent gepubliceerde Belgische klimaatrisicoanalyse (CERAC et al., 2025) vormt hitte, als gevolg van klimaatverandering, het grootste risico voor de volksgezondheid. Zelfs in het beste scenario zouden in België jaarlijks gemiddeld ruim duizend hittedoden vallen. Hierbij worden steden het hardst getroffen door toedoen van het stedelijk hitte-eilandeffect. Steden warmen namelijk sterker op dan het omliggende platteland, onder meer omdat donkergekleurde stedelijke infrastructuur meer zonnestraling absorbeert, verbrandingsmotoren extra hitte produceren en de windsnelheid in steden gemiddeld lager ligt dan op het platteland (Kleerekoper et al., 2012). De impact van hitte is vandaag al voelbaar: de hete zomers van 2020 en 2026 leidden tot respectievelijk 1557 en 2935 hittedoden (Sciensano, 2026), getallen die nu nog uitzonderlijk zijn maar op middellange termijn de norm zullen worden. De gevolgen van hitte reiken bovendien verder dan mortaliteit alleen: meer vroeggeboortes,

lagere arbeidsproductiviteit, verergeren van bestaande gezondheidsproblemen zoals diabetes, schizofrenie en obesitas (CERAC et al., 2025).

Het terugdringen van de uitstoot van broeikasgassen blijft absoluut noodzakelijk om de toekomstige impact van klimaatverandering en hitte te beperken, maar tegelijk moeten we ons ook beter voorbereiden op deze impact. Zo kunnen we met passieve technieken gebouwen beter tegen hitte isoleren, kunnen zonwerende structuren zoals schaduwdoeken worden geplaatst en kan de reflectie van daken worden verhoogd zodat ze minder warmte absorberen. Veel van die effecten kunnen echter ook worden bereikt door vegetatie aan te planten. Vegetatie koelt de omgeving af door water te verdampen via huidmondjes, wat warmte-energie onttrekt aan de omgeving, en bomen zorgen daarnaast voor schaduw voor mens en infrastructuur (Taleghani, 2018). In West-Europa zou een ambitieuze toename van vegetatie in steden kunnen leiden tot meer dan een halvering van het aantal hittedoden (Wu et al., 2025). Bomen spelen daarin een belangrijke rol: een boomkroonbedekking van 30% op stadswijkniveau zou al kunnen leiden tot een daling van het aantal hittedoden met 40% (Iungman et al., 2023).

Deze studies zijn vaak gebaseerd op de combinatie van satellietdata, lucht- of oppervlaktetemperatuur, en grote demografische databanken. Hoewel ze zeer waardevol zijn, vertellen ze minder over wat er op het terrein gebeurt: welke omgevingsfactoren (zoals groene en grijze infrastructuur) hebben de grootste invloed (Figuur 1), wat als we de gevoelstemperatuur erbij nemen in plaats van enkel de luchttemperatuur, en hoe kunnen we maximale afkoeling bereiken? In deze Bosrevue bespreken we twee complementaire studies die deze vragen beantwoorden. Een kleinschalige studie in een Gentse wijk op basis van gevoelstemperatuur, en grootschaligere studie in Leuven op basis van luchttemperatuur.



Figuur 1: Hemisferische foto's worden vaak gebruikt om de invloed van grijze en groene elementen op het thermisch comfort te kwantificeren. Dit is een voorbeeld van een halfgesloten hemel op een sterk verharde locatie zonder nabije bomen, genomen op de campus Coupure te Ekkergem, Gent.© Loïc Gillerot

GEVOELSTEMPERATUUR IN EKKERGEM, GENT

Vóór de zeer hete zomer van 2022 plaatsten we 17 microklimaatstations in de Gentse wijk Ekkergem (Figuur 2). Die stations maten gedurende 200 dagen, van maart tot september, de vier meteorologische variabelen die onze gevoelstemperatuur bepalen: luchttemperatuur, luchtvochtigheid, windsnelheid

en warmtestraling (de som van kort- en langgolvige straling die door de zon en de omringende infrastructuur rond het menselijk lichaam worden uitgezonden). Deze gevoelstemperatuur is de temperatuur die werkelijk door het lichaam wordt ondervonden, met integratie van warmtestromen tussen omgeving, huid en de kern van het menselijk lichaam.



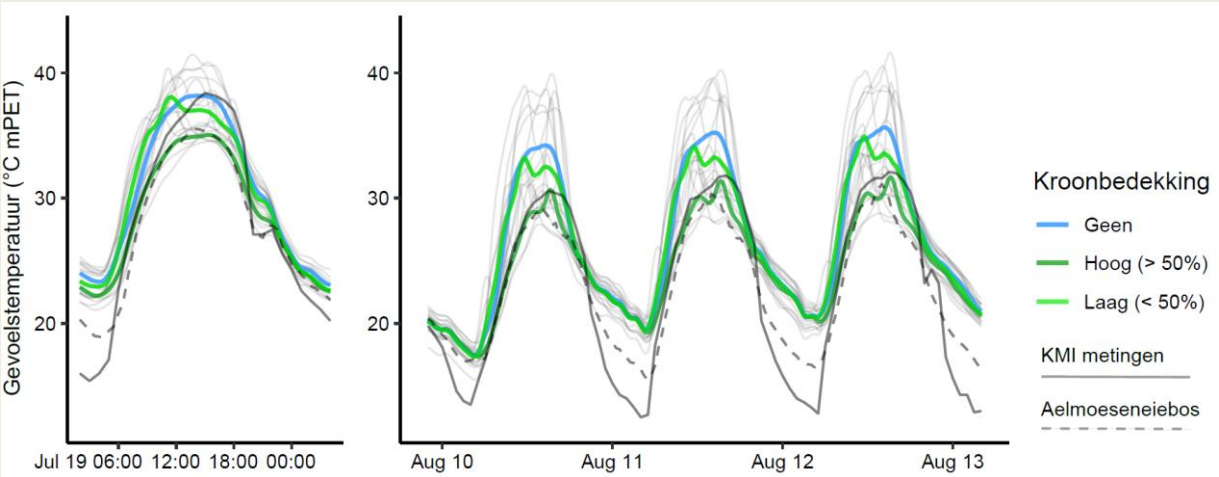
Figuur 2: Installatie van een microklimaatstation op een onverharde locatie met aanwezigheid van drie recent aangeplante bomen (twee hiervan zijn niet zichtbaar op de foto). Microklimaatstationnetjes maten gedurende 200 dagen de luchttemperatuur, warmtestraling, luchtvochtigheid en windsnelheid.© Lieve Van Der Schueren

We plaatsten de microklimaatstations op sterk contrasterende locaties: van volledig verharde plekken zonder bomen tot volledig verharde plekken met bomen, en van volledig onverharde plekken zonder bomen tot volledig onverharde plekken met bomen (Figuur 3). De aanwezigheid van gebouwen wordt ook opgenomen (Figuur 1). Zo konden we het effect van laag en hoog groen onderscheiden, net als het effect van verharding en beschaduwing door gebouwen.



Figuur 3: (A) Locaties van de zeventien microklimaatstations in de wijk Ekkergem (Gent). 'Intens verharde' locaties hebben geen boom in de buurt (~30m), in tegenstelling tot 'licht verharde' locaties. 'Laag groene' locaties zijn onverhard met lage vegetatie zonder bomen, in tegenstelling tot 'hoog groene' locaties. (B) microklimaatstation. (C-D) hemisferische foto's genomen op een hoog groene en intens verharde locatie.© Loïc Gillerot

De zomer van 2022 was uitzonderlijk heet, met een piek van 38,1°C op 19 juli (gemeten in Ukkel door het KMI) en een hittegolf van acht dagen midden augustus. Het stedelijk hitte-eilandeffect speelt vooral 's nachts: locaties in de stad waren op de hete augustusdagen van 2022 ongeveer 4°C warmer in luchttemperatuur en ongeveer 7°C warmer in gevoelstemperatuur dan op het platteland (Figuur 4: dikke gekleurde en grijze curven). Overdag verschilden de gemeten locaties (Figuur 4: dunne lichtgrijze curves) sterk, met maximale verschillen van ruim 12°C in gevoelstemperatuur. Die dagverschillen worden in grote mate bepaald door de kroonbedekking. Kroonbedekking zorgt voor meerdere graden afkoeling, in vergelijking met locaties zonder bomen, al dan niet met lage vegetatie. Locaties met een lokale kroonbedekking van meer dan 50% waren aanzienlijk koeler (Figuur 4: dikke donkergroene curve).



Figuur 4: Metingen gedurende de heetste dag van 2022 (19 juli, links) en de drie heetste hittegolfdagen van augustus (10-12 augustus, rechts). De lichtgrijze curves vertegenwoordigen de gevoelstemperatuur van de 17 meetlocaties die door de dikkere, gekleurde curves worden samengevat. De donkergrijze curve toont de luchttemperatuur gemeten door het KMI op een groene

open locatie net buiten Gent (Melle); de donkergrijze stippellijn toont de gevoelstemperatuur in een oud en dicht bos op het platteland ten zuiden van Gent (Gontrode).© Loïc Gillerot

Over de 200 gemeten dagen heen zorgde volledige boomkroonbedekking voor een afkoeling van de gevoelstemperatuur met gemiddeld 5,5°C ten opzichte van een gemiddelde boomloze locatie (half onverhard en licht beschaduwd door gebouwen). Wanneer het KMI een luchttemperatuur 20°C, 30°C of 40°C aangeeft (gemeten op een groene open locatie net buiten Gent), ligt de gevoelstemperatuur op een volledig bedekte locatie respectievelijk 5,3°C, 7,1°C en 8,8°C lager dan op de gemiddelde boomloze locatie. ’s Nachts zijn de verschillen nauwelijks detecteerbaar: boomrijke locaties in de stad zijn dan gemiddeld slechts 0,05°C koeler dan boomloze locaties wanneer het KMI een luchttemperatuur van 20°C opmat.

De implicaties van deze verschillen in gevoelstemperatuur voor hittestress in de stad zijn groot. Het onderling vergelijken van onze 17 meetlocaties toont aan dat ‘extreme hittestress’ (gevoelstemperatuur > 41°C) nooit werd bereikt op plaatsen met bomen. Op onverharde, boomrijke locaties waren er gemiddeld 4,8 dagen met ‘sterke hittestress’ (gevoelstemperatuur > 35°C); op verharde, boomloze locaties was dat 11,5 dagen.

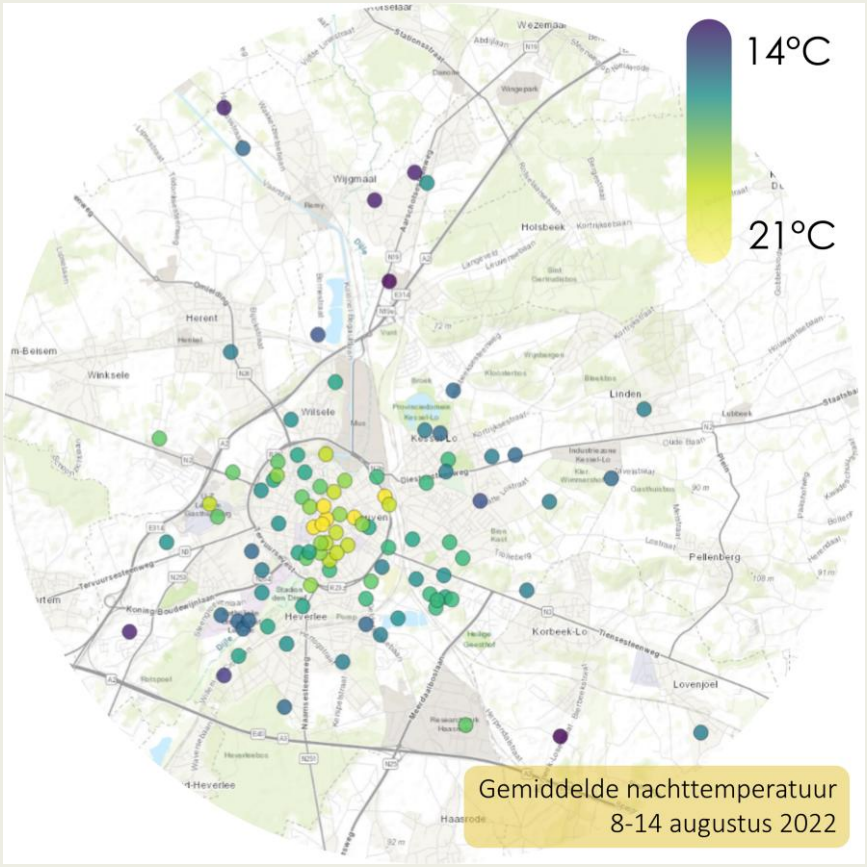
Boomkroonbedekking had veruit het grootste effect op de dagelijkse maxima in gevoelstemperatuur. Een volledige boomkroonbedekking zorgde gemiddeld voor 5,5°C afkoeling, zoals hierboven vermeld. De effecten van verharding en beschaduwing door gebouwen waren veel kleiner: ongeveer 1,7°C bij verharding en 1,1°C door schaduw van gebouwen. ’s Nachts zorgde de aanwezigheid van gebouwen voor een significante stijging van de gevoelstemperatuur: ten opzichte van een locatie zonder gebouwen was de meest bebouwde locatie 1,2°C warmer.

LUCHTTEMPERATUUR IN LEUVEN

Resultaten van het Leuven.cool-netwerk, een netwerk van een 120-tal weerstations in Leuven (deels besproken in Bosrevue 118a (2024)) bevestigen én nuanceren de bevindingen in de Gentse wijk Ekkergem (Figuur 5). De stations, opgesteld in private tuinen en op het openbaar domein, maten tussen 2019 en 2025 de luchttemperatuur in stedelijke omgeving (Figuur 6).



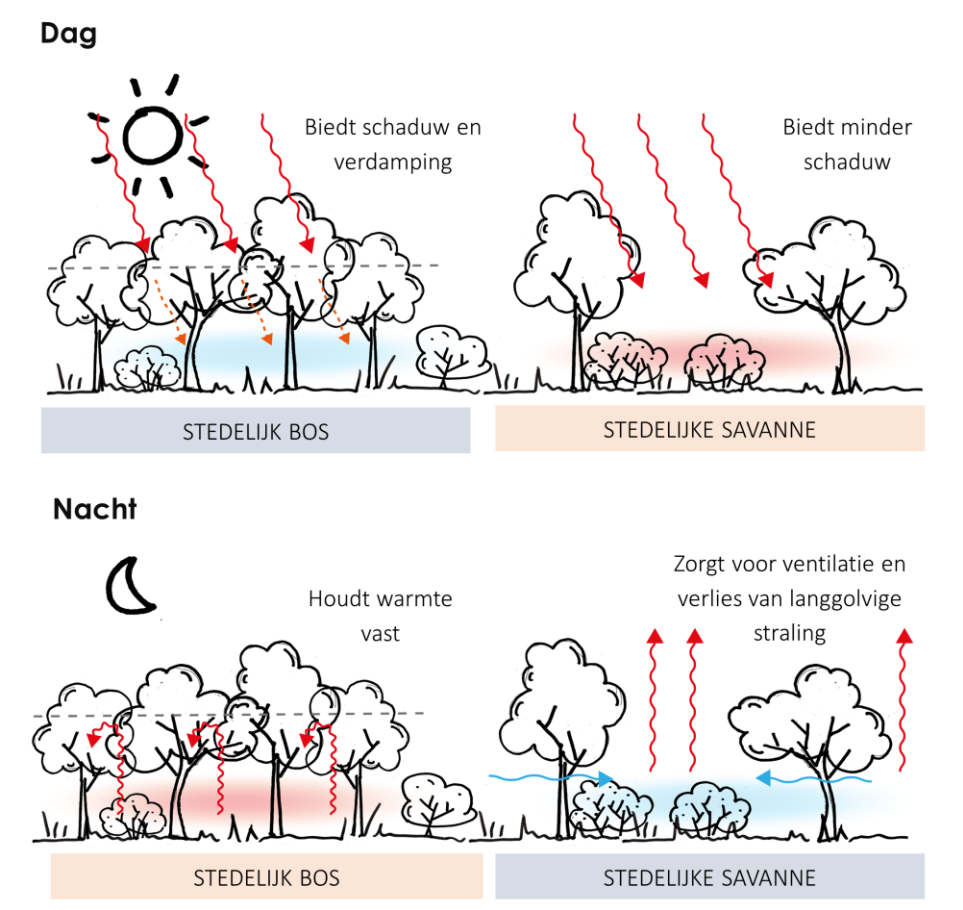
Figuur 5: Voorbeeld van een Leuven.cool weerstation geïnstalleerd in de Naamsestraat, Leuven. Het weerstation meet naast luchttemperatuur ook relatieve vochtigheid, windrichting, windsnelheid, neerslag, radiatie en UV. Aangezien het weerstation geen globale radiatie opmeet, maar enkel radiatie afkomstig van de zon, kon deze niet gebruikt worden om een gevoelstemperatuur te berekenen. © Maarten Reyniers



Figuur 6: De gemiddelde luchttemperatuur 's nachts gemeten door de Leuven.cool weerstation gedurende de periode 8-14 augustus 2022. We zien een temperatuurverschil van 7°C tussen het centrum van Leuven en de omliggende deelgemeenten Heverlee en Wijgmaal. Ook binnen de stadsring zien we duidelijke temperatuurverschillen, tot 4°C tussen het Ladeuzeplein en de Kruidtuin.© Eva Beele

De Leuvense studie toonde dat lage vegetatie (grassen en struiken) 's nachts wél een significant effect heeft en zelfs méér verkoeling kan bieden dan bomen. Vermoedelijk komt dat doordat lage vegetatie enerzijds minder warmtestraling opneemt overdag en die warmte anderzijds gemakkelijker weer afgeeft tijdens de nacht. Onder het bladerdek van bomen kan de warmte daarentegen wel blijven hangen (Beele et al., 2024). Het effect van bomen op de nachttemperatuur hangt dus af van de context: een verhoging van het percentage bomen zorgt 's nachts vooral voor koeling op grijze ingesloten locaties, terwijl ze op locaties die al erg groen zijn net voor opwarming kan zorgen. Overdag geldt het omgekeerde: bijkomende bomen zorgen voor extra verkoeling op open locaties, maar niet op ingesloten locaties (voor extra info, zie Bosrevue 118a (2024)).

Verder is het belangrijk om niet alleen te kijken naar de hoeveelheid en het type vegetatie, maar ook naar de ruimtelijke verdeling ervan. Zo blijkt dat aaneengesloten bomen – ook wel een stedelijk bos genoemd – overdag de beste verkoeling kunnen bieden. 's Nachts daarentegen zorgt aaneengesloten lage vegetatie in combinatie met afzonderlijke bomen met een onregelmatige kroonvorm – een stedelijke savanne – voor de beste verkoeling (Beele et al., 2024). Merk op: hoewel er dus verschillen zijn volgens het type groen en de ruimtelijke verdeling, blijven groene locaties over het algemeen steeds beduidend koeler dan locaties zonder vegetatie. Het meest ideale vegetatietype en de verdeling ervan zullen afhangen van de specifieke context en gebruiksfunctie van een locatie.



Figuur 7: Overzicht van tegenstrijdige koelstrategieën gedurende de dag en nacht, waarbij stedelijke bossen (links) met een hoog percentage geclusterde bomen worden aanbevolen voor verkoeling overdag, en stedelijke savannes (rechts) met onderling verbonden graslanden en struiken, gecombineerd met losstaande bomen, worden aanbevolen voor nachtelijke verkoeling. © Eva Beele

Weersomstandigheden zorgen voor nog extra contextafhankelijkheid. Bij hoge luchtvochtigheid of beperkte bodemvochtigheid daalt het koelvermogen van bomen overdag aanzienlijk, omdat ze dan minder water kunnen verdampen en zo de omgeving minder kunnen afkoelen via latente warmtetransfer (Beele et al., 2026). Lage vegetatie koelt 's nachts ook minder bij hoge luchtvochtigheid en luchttemperatuur (Beele et al., 2026).

De Gentse en Leuvense studies vullen elkaar aan: bomen en lage vegetatie leveren elk een bijdrage aan het milderen van het stedelijk hitte-eilandeffect, op verschillende momenten. De lokale omstandigheden bepalen hoeveel winst te halen valt uit stedelijk groen.

WAT BETEKENT DIT VOOR STADSBOOMBEHEER?

Bomen zijn veruit de belangrijkste factor om hitte overdag te temperen en zijn veel effectiever dan lage vegetatie of schaduw van gebouwen. Het verkoelend vermogen van stadsbomen neemt bovendien toe naarmate het warmer wordt (Beele et al., 2026; Gillerot et al., 2024a), waarmee ze door klimaatverandering steeds belangrijker worden. Daarom moeten stadsbomen prioritair worden geplant of behouden op drukbezochte plaatsen waar mensen overdag veel tijd doorbrengen, zoals straten, pleinen, bushaltes of terrassen. De inmiddels bekende 3+30+300-regel raadt een boomkroonbedekking van 30% op wijkniveau aan (Konijnendijk, 2021). Onze resultaten, samen met enkele zeldzame andere studies, tonen echter aan dat de koeling disproportioneel toeneemt vanaf een bedekking van 40% à 50% (Gillerot et al., 2024a; Ren et al., 2021; Ziter et al., 2019).

’s Nachts bieden stadsbomen nauwelijks verkoeling; hun dichte kronen kunnen de afgifte van warmte aan de lucht zelfs lichtjes belemmeren. Op ingesloten, grijze locaties wordt daarom beter ingezet op wat Beele et al. (2024) ‘stedelijke savannes’ noemen: zones met aaneengesloten graslanden en struiken, aangevuld met verspreide bomen – liefst oude bomen met een complexe vorm, zodat warmtestraling ’s nachts gemakkelijk kan ontsnappen. Locaties zonder groen blijven in elk geval het warmst, daar gebouwen en asfalt overdag veel warmte stockeren en ’s nachts afgeven.

Ten slotte is voldoende bodemvocht (bijvoorbeeld via infiltratie of gerichte irrigatie tijdens langdurige hitte) belangrijk om de koelcapaciteit van stadsbomen en lage vegetatie te garanderen wanneer die het hardst nodig is (Beele et al., 2026). De Leuvense studies tonen aan dat het verkoelend potentieel van bomen afneemt wanneer de zon het hardst schijnt, maar deze studies richten zich op luchttemperatuur. De studie in Gent gebruikt de gevoelstemperatuur, die dankzij warmtestralingsmetingen het effect van schaduw meer gewicht geeft en daardoor aantoont dat koeling door bomen net sterker wordt naarmate zonnestraling toeneemt. Beide studies zijn daarmee eigenlijk complementair: heet en droog weer zorgt voor minder afkoeling door vegetatie via waterverdamping, terwijl het beschaduwen door bomen plaatselijk een zeer groot effect blijft hebben op de gevoelstemperatuur, ongeacht de waterbeschikbaarheid.

Stadsgroen, en in het bijzonder bomen, is zeer waardevol in de strijd tegen hitte, maar kent dus ook beperkingen. Tegelijk biedt het een brede waaier aan voordelen die technologische oplossingen niet kunnen evenaren en die mee in rekening moeten worden gebracht bij het plannen om stedelijke omgevingen hittebestendiger te maken. Zo verbetert stadsgroen de luchtkwaliteit en de waterhuishouding, ondersteunt mentaal welzijn en creëert habitats die de biodiversiteit ten goede komen (Salmond et al., 2016). Dat gaat zelfs nog verder: sommige van die voordelen versterken elkaar, waardoor het totale effect groter wordt dan de som van de afzonderlijke onderdelen. In een andere studie (zie ook Bosrevue 113a) vonden we bijvoorbeeld dat het effect van bossen op positieve gemoedstoestand en het reduceren van angstigheid leiden tot een hoger subjectief thermisch comfort, en omgekeerd (Gillerot et al., 2024b). Een bredere studie toonde meerdere van zulke interacties aan: een bos optimaliseren tegen hittestress zorgt voor een betere luchtkwaliteit, maar verhoogt tegelijk het risico op teken en Lyme en vermindert de biomassa van medicinale planten (Gillerot et al., 2025). De belangrijkste boodschap is dan ook: fixeer je niet op één gezondheidsvoordeel, maar bekijk het volledige plaatje (Salmond et al., 2016).

HET BREDERE PLAATJE

Zijn stadsbomen voldoende om het stedelijk hitte-eilandeffect te compenseren? Het antwoord is genuanceerd. Stadsbomen zijn zonder twijfel een effectieve manier om plaatselijk koeling te realiseren en het aantal hittedoden te beperken. Toch kunnen het stedelijk hitte-eilandeffect en de gevolgen van klimaatverandering niet volledig worden gecompenseerd door stadsbomen. Het komt er dus op aan de impact van beide factoren zoveel mogelijk te beperken, en daarvoor moeten adaptatiemaatregelen slim worden ingezet. Bomen temperen vooral hittepieken overdag en worden daarom het best geplant op plaatsen waar mensen overdag veel tijd doorbrengen. Stedelijke savannes kunnen ’s nachts voor effectievere afkoeling zorgen en zijn daarom vooral interessant in residentiële buurten, waar een groot deel van inwoners woont en een kwalitatieve nachtrust moet worden gegarandeerd. Zulke natuurgebaseerde oplossingen kunnen worden aangevuld met andere maatregelen, zoals een hogere albedo van daken, schaduwnetten of een betere isolatie van gebouwen tegen hitte. Wat groen uniek maakt ten opzichte van artificiële oplossingen is het grote aantal co-benefits. Een schaduwnet is misschien iets goedkoper dan het aanplanten van een boom, maar het ondersteunt geen biodiversiteit, reguleert de waterhuishouding niet en draagt niet bij aan het mentale welzijn. Met andere woorden: het behouden en uitbreiden van bomen en bossen in de stad is, wanneer we het holistisch bekijken, bijna altijd een goed idee, ondanks de risico’s die er ook zijn, zoals bijvoorbeeld teken en ziekte van

Lyme. Bomen zijn in strikte zin dus niet voldoende om het stedelijk hitte-eilandeffect volledig op te vangen, maar blijven wel de beste oplossing voor onze gezondheid, nu en in de toekomst.

Dit artikel is gebaseerd op Gillerot et al. (2024a) en Beele et al. (2024, 2026).

CITATIE

Gelieve als volgt te citeren:

> *Loïc Gillerot, Eva Beele, Dries Landuyt, Pieter De Frenne, Bart Muys, Kris Verheyen (2026); Zijn stadsbomen voldoende om het stedelijk hitte-eilandeffect te compenseren. Bosrevue 127*
>
> *ISSN 2565-6953 – Bosrevue 127*

REFERENTIES

Beele, E., Aerts, R., Reyniers, M., Somers, B., 2024. Spatial configuration of green space matters: Associations between urban land cover and air temperature. Landsc. Urban Plan. 249, 105121. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2024.105121

Beele, E., Aerts, R., Reyniers, M., Van Lipzig, N., Somers, B., 2026. Cooling efficiency of urban green spaces affected by heat, humidity and solar radiation. J. Environ. Manage. 407, 129922. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2026.129922

CERAC, ICEDD, VITO, Ramboll, Möbius, University of Liège, 2025. Belgian Climate Risk Assessment. Climate Risk Assessment Center, Brussels.

Gillerot, L., Landuyt, D., Bourdin, A., Rozario, K., Shaw, T., Steinparzer, M., Stojek, K., Vanroy, T., Cuentas Romero, A.G., Müller, S., Oh, R.R.Y., Proß, T., Bonal, D., Bonn, A., Bruelheide, H., Godbold, D., Haluza, D., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Kilpi, K., Marselle, M.R., Ponette, Q., Scherer-Lorenzen, M., De Frenne, P., Muys, B., Verheyen, K., 2025. Forest biodiversity and structure modulate human health benefits and risks. Nat. Sustain. 8, 485–497. https://doi.org/10.1038/s41893-025-01547-3

Gillerot, L., Landuyt, D., De Frenne, P., Muys, B., Verheyen, K., 2024a. Urban tree canopies drive human heat stress mitigation. Urban For. Urban Green. 92, 128192. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2023.128192

Gillerot, L., Rozario, K., de Frenne, P., Oh, R., Ponette, Q., Bonn, A., Chow, W., Godbold, D., Steinparzer, M., Haluza, D., Landuyt, D., Muys, B., Verheyen, K., 2024b. Forests are chill: The interplay between thermal comfort and mental wellbeing. Landsc. Urban Plan. 242, 104933. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2023.104933

Iungman, T., Cirach, M., Marando, F., Barboza, E.P., Khomenko, S., Masselot, P., Quijal-Zamorano, M., Mueller, N., Gasparrini, A., Urquiza, J., Heris, M., Thondoo, M., Nieuwenhuijsen, M., 2023. Cooling cities through urban green infrastructure: a health impact assessment of European cities. The Lancet 401, 577–589. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(22)02585-5

Kleerekoper, L., van Esch, M., Salcedo, T.B., 2012. How to make a city climate-proof, addressing the urban heat island effect. Resour. Conserv. Recycl., Climate Proofing Cities 64, 30–38. https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2011.06.004

Konijnendijk, C., 2021. The 3-30-300 Rule for Urban Forestry and Greener Cities. Biophilic Cities J. 4, 2.

Ren, Z., Zhao, H., Fu, Y., Xiao, L., Dong, Y., 2021. Effects of urban street trees on human thermal comfort and physiological indices: a case study in Changchun city, China. J. For. Res. https://doi.org/10.1007/s11676-021-01361-5

Salmond, J.A., Tadaki, M., Vardoulakis, S., Arbuthnott, K., Coutts, A., Demuzere, M., Dirks, K.N., Heaviside, C., Lim, S., Macintyre, H., McInnes, R.N., Wheeler, B.W., 2016. Health and climate related ecosystem services provided by street trees in the urban environment. Environ. Health 15, S36. https://doi.org/10.1186/s12940-016-0103-6

Sciensano, 2026. Oversterftecijfers voor de hittegolf van juni 2026. Sciensano.

Taleghani, M., 2018. Outdoor thermal comfort by different heat mitigation strategies- A review. Renew. Sustain. Energy Rev. 81, 2011–2018. https://doi.org/10.1016/j.rser.2017.06.010

Wu, Y., Wen, B., Ye, T., Huang, W., Liu, Y., Gasparrini, A., Sera, F., Tong, S., Lavigne, E., Roye, D., Achilleos, S., Ryti, N., Pascal, M., Zeka, A., de'Donato, F., Das Neves Pereira Da Silva, S., Madureira, J., Mistry, M., Armstrong, B., Bell, M.L., Schwartz, J., Guo, Y., Li, S., 2025. Estimating the urban heat-related mortality burden due to greenness: a global modelling study. Lancet Planet. Health 9, 101235. https://doi.org/10.1016/S2542-5196(25)00062-2

Ziter, C.D., Pedersen, E.J., Kucharik, C.J., Turner, M.G., 2019. Scale-dependent interactions between tree canopy cover and impervious surfaces reduce daytime urban heat during summer. Proc. Natl. Acad. Sci. 116, 7575–7580. https://doi.org/10.1073/pnas.1817561116