

## **SAMENVATTING**

### **Genetische en paleoecologische aanwijzingen voor een dynamisch Afrikaans regenwoud: aanwijzingen van veerkracht na verstoring?**

#### **Context**

Tropisch regenwoud is het terrestrische bioom met de hoogste diversiteit aan planten- en diersoorten. Traditioneel wordt ervan uitgegaan dat de hoge biodiversiteit van dit bos-ecosysteem te danken is aan langdurige stabiliteit. Er zijn echter paleoecologische aanwijzingen voor belangrijke veranderingen in de vegetatie van tropische gebieden ten gevolge van schommelingen in het wereldklimaat doorheen het Kwartair, alsook voor aanzienlijke ecologische verstoring door de mens in recente millennia. Dit vraagt om re-evaluatie van de temporele dynamiek van tropische regenwouden en hoe dit hun veerkracht voor, en/of aanpassing aan, de recent versnellende menselijke impact beïnvloedt. In het bijzonder is de evolutionaire en omgevingsgeschiedenis van het Centraal Afrikaans regenwoud nauwelijks gekend, terwijl haar uitzonderlijke biodiversiteit sterk wordt bedreigd.

#### **Doelstelling**

De algemene doelstelling van AFRIFORD is verhoogd begrip van hoe de verspreiding en samenstelling van het Centraal Afrikaanse regenwoud, met inbegrip van de genetische diversiteit van belangrijke boomsoorten, werd gevormd door vroegere klimaatveranderingen en haar oorspronkelijke bewoners, en in welke mate het regenwoud worden bedreigd door huidige menselijke activiteiten met inbegrip van antropogene klimaatverandering. Sporen van vroegere klimaatverandering in Centraal Afrika werden onderzocht over verscheidene tijdschalen, met combinatie van paleoecologische indicatoren, houtbiologie, genetische variatie en vegetatie-modellering, telkens vanuit het perspectief van de problematiek van de boomflora. Meer specifiek heeft het AFRIFORD project de volgende doelstellingen:

- 1) Begrip van de processen die aan de basis liggen van de diversifiëring/differentiatie van boomsoorten in het Afrikaanse regenwoud, zowel tussen soorten als op intraspecifiek niveau;
- 2) Documentatie van de voornaamste klimatologische en antropogene verstoringen van de vegetatie in het regenwoud over zowel lange als relatief korte tijdschalen;
- 3) Ontwikkeling en kalibratie van een computermodel dat veranderingen in de samenstelling en productiviteit van het regenwoud als gevolg van omgevingsverstoring kan simuleren, om projecties te kunnen maken van de te verwachten veranderingen in dezelfde variabelen onder diverse scenario's van antropogene klimaatverandering.

#### **Voornaamste conclusies**

- Genetische data tonen aan dat de meeste Afrikaanse boomsoorten bestaan uit verscheidene genetisch gedifferentieerde populaties, van elkaar gescheiden door oude biogeografische barrières. De genetische sporen van voormalige populatie-fragmentatie en demografische veranderingen dateren van tienduizenden tot miljoenen jaren terug, duidend op de zeer langdurige invloed van omgevingsveranderingen op de genetische samenstelling van soorten, en in het bijzonder de rol van Kwartaire ijstijdcycli in de herhaaldelijke fragmentatie en versmelting van het bosbestand, niet enkel tijdens de piek van de meest recente ijstijd ca 20.000 jaar geleden. Deze resultaten illustreren enerzijds de veerkracht van individuele boomsoorten, die tijdens ongunstige periodes blijkbaar wisten te overleven in één of meer refugia, maar ook hun relatief beperkt potentieel voor her-kolonisatie van de tussenliggende gebieden. Onze data tonen verder dat het gebied rondom de zgn. 'Vulkaanlijn' in Kameroen een belangrijk reservoir is van oorspronkelijke genetische diversiteit (hoog fylogenetisch onderscheid), van belang voor biodiversiteitsbehoud.

- Simulaties met the CARAIB dynamisch vegetatiemodel liet toe de ijstijd-refugia van een selectie boomsoorten te reconstrueren. Echter wanneer de snelheid van zaadverspreiding in

rekening wordt gebracht, projecteert het model areaalverschuivingen van slechts enkele km per 1000 jaar, hetgeen sterk het potentieel van bomen beperkt om tijdens snelle klimaatverandering gelijke pas te houden met de geografische verschuiving van voor hen gunstige omgevingsfactoren (hun 'klimaatniche'). Daaruit volgt dat indien antropogene klimaatverandering de klimaatniche van deze boomsoorten aanzienlijk verschuift, de natuurlijke dispersie van deze soorten niet snel genoeg zal zijn om de nieuw geschikt geworden gebieden te koloniseren. Mogelijks is dus geassisteerde verspreiding noodzakelijk voor de overleving van boomsoorten die dreigen uit te sterven.

- Het genetisch onderzoek legde ook onvermoede verdoken biodiversiteit bloot: refererend naar het biologisch soortconcept omvatten veel onderzochte boomsoorten verschillende volwaardige soorten, hetgeen de totale soortenrijkdom aan Afrikaanse bomen mogelijks verdubbelt. We tonen verder aan dat genetische merkers taxonomische studies kunnen leiden naar identificatie van diagnostieke morfologische kenmerken, met kansen voor een gunstige wisselwerking tussen klassieke taxonomie en genetische data. Het grote aandeel aan morfologisch cryptische soorten heeft echter ook belangrijke implicaties voor hun behoud. Vooreerst blijkt dat soorten die volgens IUCN criteria onbedreigd zijn vanwege hun omvangrijk verspreidingsgebied in feite bestaan uit verschillende soorten met elk beperkte verspreiding. Daarnaast zijn kap-restricties met het oog op duurzame exploitatie niet effectief wanneer specifieke biologische kenmerken van de individuele soorten niet worden herkend.

- Sporen van simultane variatie in vegetatiedynamiek en bosbranden in het sedimentarchief van meren ten oosten en westen van het Congo-bekken benadrukken de impact van ijstijdcycli op de vegetatie van equatoriaal Afrika maar ook die van klimaatvariatie op kortere tijdschaal (decaden tot eeuwen). In vergelijking hiermee blijkt de impact van menselijke activiteit relatief beperkt, of geconcentreerd in de laatste twee eeuwen.

- De soortensamenstelling van fossiel stuifmeel in het sedimentarchief van bergmeren in Kameroen toont aan dat tijdens eerder koude/droge glaciële periodes in de afgelopen 90.000 jaar, alpien grasland zich uitbreidde ten opzichte van bossen maar zonder volledige exclusie van bomen. De ecologische instabiliteit van de bergwouden contrasteert met grotere stabiliteit van het laaglandwoud, zoals kan worden afgeleid uit het stationaire karakter van de ondergrens van die bergwouden. Deze data tonen aan dat de bergwouden van Kameroen, die erkend worden als een hotspot van biodiversiteit, zeer kwetsbaar zijn voor klimaatverandering met verhoogd risico op het uitsterven van soorten ten gevolge het samenvallen van klimaatverandering en verhoogde lokale druk van menselijke activiteiten.

- Koolstof-isotopenvariatie ( $\delta^{13}\text{C}$ ) in bodemprofielen onthullen veranderingen in het type van vegetatie op specifieke locaties doorheen de tijd. In de huidige bos-savanne mozaïek van Kameroen worden dergelijke veranderingen enkel gedetecteerd in de nabijheid van de huidige bosgrens. Dit lijkt erop te wijzen dat de degradatie van laaglandbos aan het eind van de vroeg-Holocene African Humid Period waarschijnlijk eerder een verandering in de samenstelling van het bos betrof dan een grootschalige vervanging van bos door savanne. Deze resultaten wijzen op de relatief hoge weerbaarheid van de bosesystemen in het laagland van Kameroen, tenminste vergeleken met de bergwouden.

- Identificatie en koolstofdatering ( $^{14}\text{C}$ ) van houtskool bemonsterd uit bodemprofielen onthullen veranderingen in de samenstelling van het Centraal-Afrikaans regenwoud over het laatste millennium. Specifiek werd het Congo-bekken sinds tenminste AD 1300 overheerst door matuur altijdgroen regenwoud, totdat dit vanaf AD 1650 zwaar werd verstoord. Patronen van vegetatie-successie tijdens de daaropvolgende drie eeuwen zijn variabel in de ruimte, vermoedelijk vanwege spatio-temporele variatie in de frequentie en intensiteit van 'slash-and-burn' landbouw, uiteindelijk resulterend in de diverse types regenwoud merkbaar vandaag. Deze bevinding toont aan dat natuurlijke successie na sterke verstoring niet noodzakelijk altijd naar eenzelfde bostype evolueert. Wanneer bepaalde van deze bostypes in een relatief kort

tijdsbestek zullen verdwijnen, is dit mogelijk ook het geval voor kostbare houtsoorten en andere plaatsgebonden ecosystemendiensten.

- Wat betreft economisch belangrijke houtsoorten besteedde dit project bijzondere aandacht aan *Pericopsis elata* ('afromosia'), één van de meest intens geëxploiteerde Afrikaanse boomsoorten en waarvan de export wordt gereguleerd onder Appendix II van de CITES conventie. Groeiringsanalyses onthulden dat de meeste populaties in het studiegebied ongeveer 150 jaar oud waren, en wellicht zijn opgeschoten in grote open plekken gecreëerd door inheemse landbouw. Koolstof-isotopenvariatie ( $\delta^{13}\text{C}$ ) in de groeiringsen leverde bijkomende informatie over de historie van populaties in relatie tot korte-termijn fluctuaties in neerslag. Genetische analyse van de *Pericopsis elata* populatie in oostelijk Kameroen toont aan dat ze sterk verarmd is in genetische diversiteit door afstamming van een beperkt aantal stichtende exemplaren, dat reproductie vaak doorgaat via zelfbevruchting en dat ze aan inteelt lijdt. Lettend op die gebrekkige natuurlijke reproductie en hoge exploitatiedruk moet gedacht worden aan methodes van geassisteerde regeneratie.

- Het potentieel van tropische bossen voor opslag van antropogeen koolstof in de atmosfeer is een belangrijk onderwerp in klimaatwetenschap. Traditioneel worden woudreuzen aanzien als de oudste bomen in tropisch regenwoud. Combinatie van groeirings- en boombestandanalyses toonden nu aan dat ook kleine bomen in de ondergroei zeer oud kunnen zijn, soms zelfs ouder dan de woudreuzen. Deze bevinding heeft belangrijke implicaties voor bosbeheer, omdat voor koolstofopslag zowel de biomassa als ouderdom van bomen van belang zijn. Modellen van bosdynamiek en de koolstofcyclus dienen dus rekening te houden met de diversiteit in boomkruin-niveaus, en in het bijzonder dat kleine bomen in de ondergroei disproportioneel bijdragen aan koolstofopslag, en dus klimaatmitigatie.

- Analyse van boomgroei over de afgelopen 40 jaar toont aan dat de koolstofopslag door tropische bossen equivalent is aan ca 15% van de antropogene CO<sub>2</sub> uitstoot over die periode. Onze projecties op basis van boomgroei-metingen geven echter aan dat extra opslag door het Amazonewoud mogelijk tot nul wordt herleid tegen 2040, en die door het Afrikaans tropisch woud evenzo tegen 2070. Als tropische bossen in de toekomst inderdaad minder antropogeen koolstof opslaan dan voorspeld door klimaatmodellen, moet de antropogene uitstoot van broeikasgassen nog sterker worden teruggedrongen om overschrijding van de beoogde beperkte temperatuurstijging te vermijden.

- Terwijl de koolstofopslag van bestaande bossen in Afrika afneemt, toont ons onderzoek ook aan hoe natuurlijke regeneratie van tropisch regenwoud in antropogene savannes waar jaarlijks afbranden wordt gestopt zowel de biodiversiteit als koolstofopslag ten goede kan komen. Het grote Manzonzi vuur-exclusie experiment in zuidwestelijk DR Congo levert een goed voorbeeld van herstel van de natuurlijke hoge koolstofopslag in tropische bossen zonder nood aan investering in boomplantages die weinig bijdragen aan biodiversiteit.

- Teneinde optimale projecties af te leveren van de respons van het Centraal-Afrikaans regenwoud en haar boomsoorten op de huidige klimaatverandering, laat het CARAIB vegetatiemodel integratie toe van de biologische kenmerken van soorten en hun tolerantie voor klimaatvariabelen, zodat interferentie tussen soorten en de realisatie van hun respectievelijke klimaatniches beter worden gesimuleerd. Echter de voornaamste uitdaging hierin is degelijke documentatie van dergelijke kenmerken voor alle relevante soorten, gezien hun hoog aantal. Daarnaast is er grote variatie tussen klimaatmodellen en emissie-scenario's in projecties voor tropisch Afrika, in het bijzonder wat betreft waterbalans. Vermits de output van klimaatmodellen als input voor CARAIB wordt gebruikt, blijft het moeilijk om accuraat te voorspellen hoe specifieke boomsoorten zullen gedijen onder klimaatverandering.

Daarnaast heeft het AFRIFORD project in belangrijke mate bijgedragen aan drie doelstellingen: i) interactie van wetenschappers met diverse achtergrond en expertise in multidisciplinair onderzoek; ii) opleiding van jonge onderzoekers, in het bijzonder uit de Afrikaanse gastlanden,

en iii) valorisatie van het onderzoek via 40 wetenschappelijke publicaties. We duiden daarnaast op de beleidsimplicaties van de bekomen resultaten met betrekking tot 13 thema's.

**Kenwoorden:**

Afrikaans regenwoud, klimaatverandering, Congobekken, genetische, koolstofopslag, Kwartaire, paleoecologie.