

Exoten tussen ijstijd en broeikas

Of: heimwee naar gisteren, zorgen voor morgen

Volgens Van Dale is iets exotisch als het uit verre vreemde landen komt. Exoten worden in de bosbouw gewoonlijk gedefinieerd als soorten die van nature niet in Nederland voorkomen. Het begrip is daarmee alleen geografisch gedefinieerd, dus in de ruimte. Maar omdat de natuur dynamisch is, moet je voor het begrijpen van het verschijnsel "exoot" ook de tijd in beschouwing nemen.

Zo speelt in het Nederlandse exotenverhaal de ijstijd een essentiële rol. Eigenlijk is het fout van *de* ijstijd te spreken: er was een hele reeks van tien of meer lange ijstijden, gescheiden door korte warme perioden of interglacialen. We leven ook nu in een interglaciaal, met het begin van de volgende ijstijd over 3000 jaar - of wat vroeger of later. De twee vorige interglacialen, het Eem- en Holstein- interglaciaal, duurden elk ook een 12-16.000 jaar. Het is interessant de vegetatieontwikkelingen in de vorige interglacialen te vergelijken met die van het onze. Er blijken dan veel parallellen te zijn, naast verschillen.

Maar allereerst valt de geleidelijke verarming van de boomflora in West- en Midden-Europa op, zie tabel 1. Vele geslachten die we nu alleen uit Amerika, Azië of de Balkan kennen kwamen in het Reuver (einde Tertiair) nog hier voor. De lijsten van soorten en geslachten die in die tijd in Limburg groeiden zijn een Tantaluskwelling voor een bosbouwer die biodiversiteit belang-

rijk vindt. Daarbij kwamen er bomen voor met 4.2 m diameter. 92 m lengte en (geschatte) leeftijden van wel 8000 jaar. Maar de meeste soorten kwamen in de volgende interglacialen de één na de ander niet meer terug; daaronder Tsuga, Sequoia, Thuja, Zelkova, Carya, Castanea, Juglans. In het Cromerinterglaciaal groeiden hier nog Celtis, Eucommia en Pterocarya; de laatste zelfs nog in het Holstein. Vele hiervan zijn totaal uit Europa weggevaagd, andere zijn nu beperkt tot Zuidoosteuropa (Lang 1994, Mai 1995). Opmerkelijk is het gedrag van het genus Fagus. In een aantal interglacialen is dit geslacht hier nauwelijks vertegenwoordigd, om in het huidige interglaciaal massaal terug te komen met de zeer succesvolle soort Fagus sylvatica. De palaeobotanici maken hieruit op dat de huidige beuk een nieuwe soort is, ontstaan na het Eem interglaciaal, hooguit 100.000 jaar jong. De meeste van onze andere boomsoorten gaan terug tot het Tertiair, en zijn dus meer dan 3 miljoen jaar oud (Mai p. 305).

Het is van belang om na te gaan hoe diverse boomsoorten terugkwamen na de laatste (Weichsel)-ijstijd. Bij het begin van het Holoceen (vóór 10.000 jaar) was er hier een open vegetatie, niet helemaal zonder bomen: er waren wat dennen en berken, maar die laatste kunnen heel goed arctische struikberken geweest zijn. Berk en den werden echter snel teruggedrongen door eik en hazelaar die zwaar kwamen opzetten; Bottema en anderen menen dat de hazelaar zich zo razend snel kon vestigen en uitbreiden doordat de jagersvolken van die

dagen de noten uit het zuiden haalden en verloren of zelfs plantten. Later volgden de andere soorten: iep, linde, beuk, haagbeuk. Voor velen was dat een hele reis: Abies alba kwam vanuit de Balkan en Zuid Italië (fig. 1). De soort is in ons huidige interglaciaal niet zo ver gekomen als in het vorige, toen hij Noord Duitsland bereikte, en in het Holstein, toen hij tot in Groot-Brittannië veel voorkwam. Op deze soort kom ik nog terug. De beuk (fig. 2) geeft een vergelijkbaar beeld: een trektocht vanuit Zuid Italië en de Balkan naar Noord Europa. Voor onze streken waren dat dus *exoten*!

Die lange reis naar noord en noordwest-Europa kan echter geleid hebben tot genetische verarming van de soort. In theorie kan zo'n migratie betere kansen scheppen voor de fixatie van gunstige mutanten (Phillips 1996), maar in de praktijk blijkt toch eerder verarming op te treden. Daarvoor twee mechanismen: ten eerste "genetic drift", o.a. doordat kolonisatie van een nieuw gebied niet steeds over een breed front geschiedt, maar door een klein aantal individuen dat een grotere sprong vooruit maakt en zich dan vermeerdert: een kleine steekproef uit het genetisch potentieel van de soort met een smaller gamma van genen vermeerdert zich en gaat daar dan de soort representeren. Tijdens die lange trektocht kan zo'n willekeurig steekproefeffect herhaalde malen optreden en dus cumulatief werken. Einstein heeft eens gezegd: "God dobbelt niet", maar de natuur doet dat kennelijk wel.

Het tweede mechanisme treedt

Tabel 1. Voorkomen van boomgeslachten in west- en midden Europa aan het einde van het Tertiair en in de latere interglacialen: Re = Reuver (Tertiair). Te = Tegelen. Wa = Waal. Cr = Cromer. Ho = Holstein. Ee = Eem.

HI = Holoceen (heden).

Bij geslachten die hier nu niet meer voorkomen is het huidige verbreidingsgebied deels aangegeven: EA = Oost Azië, NA = Noord Amerika, SE = Zuid en Zuidoost Europa.

o = aanwezig; . = afwezig; + = slechts in een deel van het gebied aanwezig. Uit Lang (1994).

		Re	Pleistozän					HI
			Te	Wa	Cr	Ho	J Ee	
Nadelgehölze								
<i>Pseudolarix</i> (Pinaceae)	EA	○
<i>Sciadopitys</i> (Taxodiaceae)	EA	○	+
<i>Sequoia</i> (Taxodiaceae)	NA	○	+
<i>Chamaecyparis</i> (Cupressaceae)	EA/NA	○	○
<i>Thuja</i> (Cupressaceae)	EA/NA	○	○
<i>Tsuga</i> (Pinaceae)	EA/NA	○	○	○
<i>Abies</i> (Pinaceae)		○	○	○	○	○	○	+
<i>Picea</i> (Pinaceae)		○	○	○	○	○	○	+
<i>Pinus</i> (Pinaceae)		○	○	○	○	○	○	○
<i>Taxus</i> (Taxaceae)		○	○	○	○	○	○	○
Sommergrüne Laubgehölze								
<i>Aesculus</i> (Hippocastanaceae)	SE	○
<i>Halesia</i> (Styracaceae)	EA/NA	○
<i>Liquidambar</i> (Hamamelidaceae)	EA/NA	○
<i>Stewartia</i> (Theaceae)	EA/NA	○
<i>Styrax</i> (Styracaceae)	EA	○
<i>Zelkova</i> (Ulmaceae)	SE	○
<i>Nyssa</i> (Nyssaceae)	EA/NA	○	+
<i>Actinidia</i> (Actinidiaceae)	EA	○	○
<i>Liriodendron</i> (Magnoliaceae)	NA	○	○
<i>Magnolia</i> (Magnoliaceae)	EA/NA	○	○
<i>Phellodendron</i> (Rutaceae)	EA	○	○
<i>Carya</i> (Juglandaceae)	EA/NA	○	○	○
<i>Castanea</i> (Fagaceae)	SE	○	○	○
<i>Juglans</i> (Juglandaceae)	SE	○	○	○
<i>Ostrya</i> (Betulaceae)	SE	○	○	○
<i>Celtis</i> (Ulmaceae)	SE	○	○	○	○	.	.	.
<i>Eucommia</i> (Eucommiaceae)	EA	○	○	○	○	.	.	.
<i>Parthenocissus</i> (Vitaceae)	EA/NA	○	○	○	○	.	.	.
<i>Pterocarya</i> (Juglandaceae)	SE	○	○	○	○	○	.	.
<i>Fagus</i> (Fagaceae)		○	○	?	+	+	+	○
<i>Betula</i> (Betulaceae)		○	○	○	○	○	○	○
<i>Carpinus</i> (Betulaceae)		○	○	○	○	○	○	○
<i>Tilia</i> (Tiliaceae)		○	○	○	○	○	○	○
<i>Ulmus</i> (Ulmaceae)		○	○	○	○	○	○	○

in werking als de soort op zijn reis door een ecologische flessenhals moet: door de hevige selectie onder ongunstige omstandigheden kan de populatie vele genen verliezen die hem verderop, weer onder gunstiger omstandigheden, heel goed te pas hadden kunnen komen. Zo wordt het feit verklaard dat de lokale fijnspar in

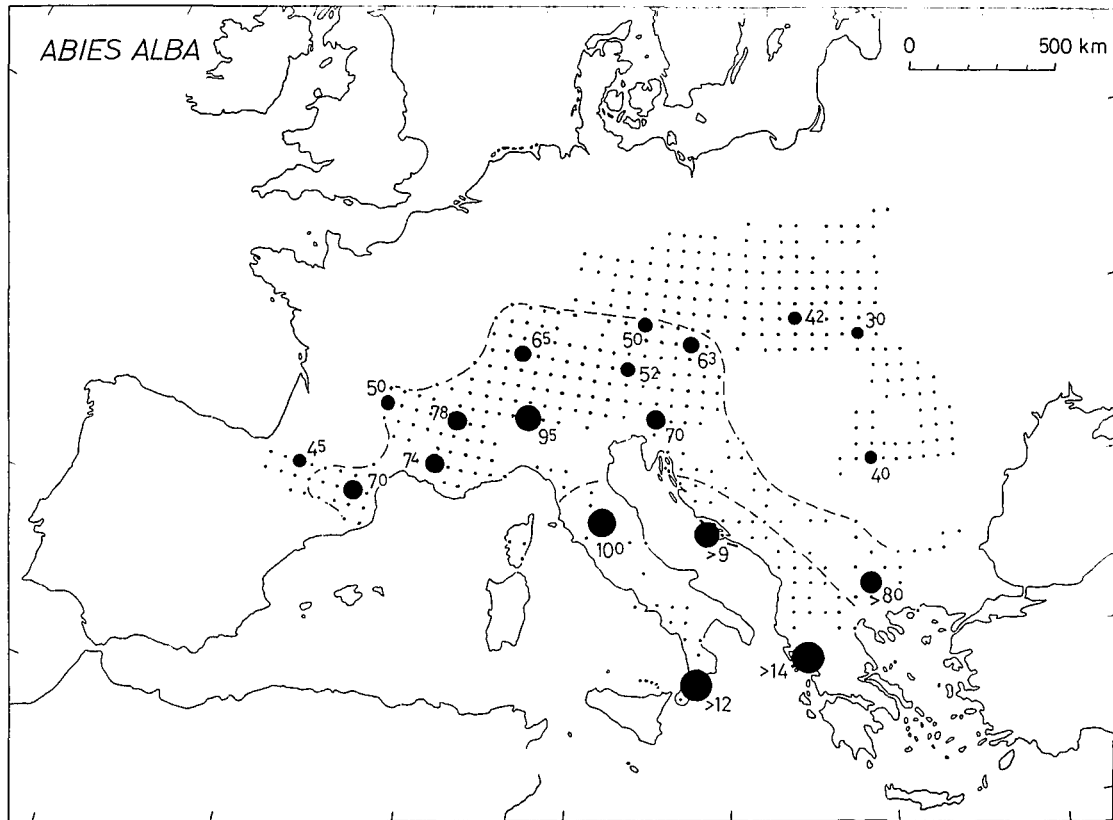
midden Zweden zo veel langzamer groeit dan verse importen uit Midden Europa en de Karpaten. De spar heeft Zweden nl. moeten bereiken om de noord, boven de Botnische Golf om, en is op die reis goede genen verloren. Voor andere soorten kan de passage door of om de Alpen zo'n flessenhalseffect gehad hebben.

Drie groepen exoten

We kunnen nu onze boomsoorten in drie groepen indelen:

- de *voormalige exoten* de zgn. "inheemse soorten"
- *Europese exoten*, en
- *overzeese of "extra-continentale" exoten*

Het enige verschil tussen groep



Figuur 1. Verbreiding van *Abies alba* na de laatste ijstijd, gebaseerd op het definitief voorkomen van de soort in pollendiagrammen; grote stippen met ouderdom in 1000-en jaren vóór heden. Kleine stippen: huidig areaal. Stippellijnen: areaalgrenzen voor 10.000 en voor 5.000 jaar. Uit Lang (1994).

één en twee is dat de soorten uit de eerste groep er in geslaagd zijn onze gebieden op eigen kracht te bereiken, die uit de tweede groep niet. Waarom eigenlijk niet? Daar is geen algemeen geldend antwoord op te geven, dat verschilt van soort tot soort. Ik noem vier hoofdoorzaken.

1. De soort kan niet tegen ons klimaat, b.v. niet tegen onze winters. Zo hoeft het geen verbazing te wekken dat *Quercus pubescens*, *Q. ilex*, *Prunus lusitanicus* etc. hier nooit gekomen zijn. In de hierna te noemen gevallen heb-

ben de soorten geen grote problemen met ons klimaat.

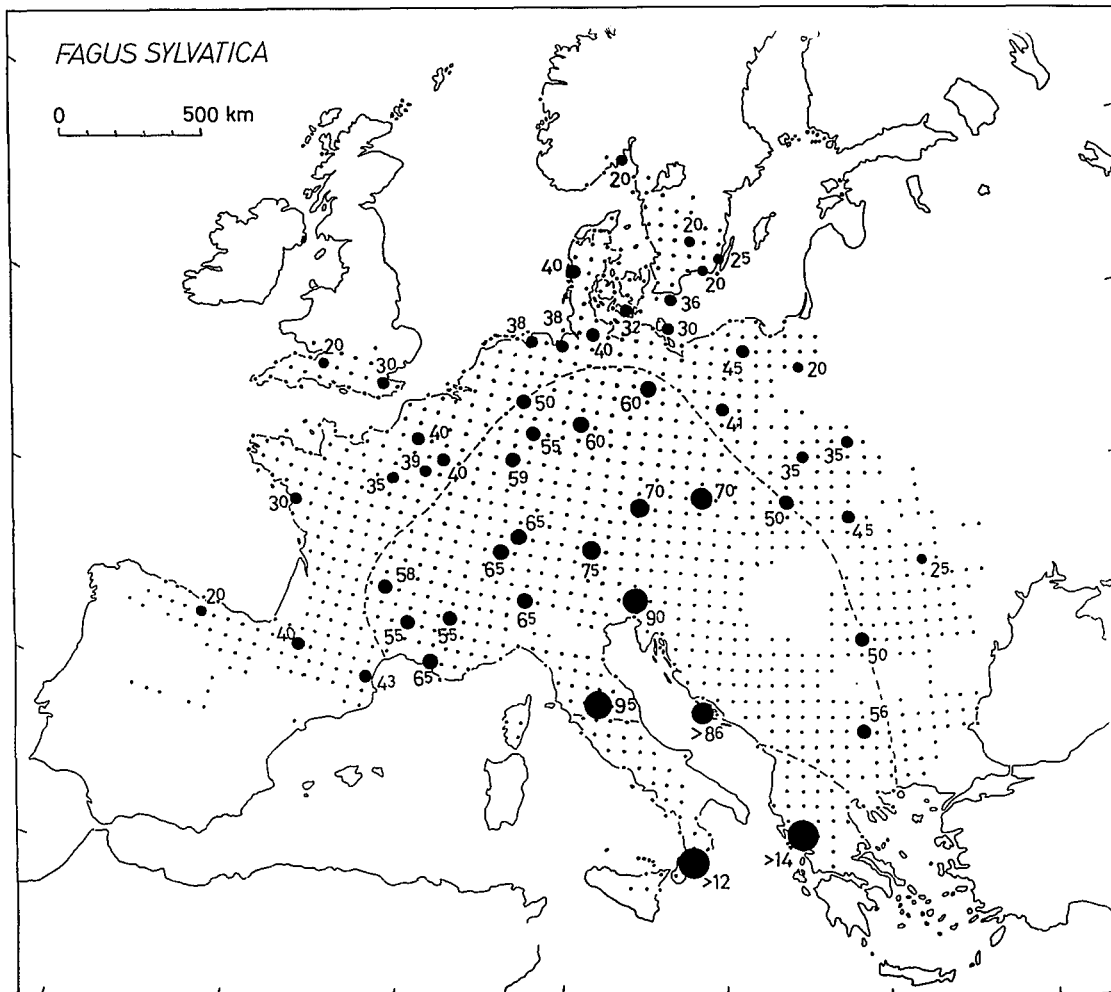
2. Door menselijke invloed op de vegetaties is de natuurlijke migratie van de soort afgeremd. Bottema suggereert dat daardoor de fijnspar ons land niet zelf heeft bereikt, in tegenstelling tot vorige interglacialen.

3. De soort heeft geen efficiënte verbredingsmiddelen. Een duidelijk voorbeeld is de paardekastanje met zijn grote zaden die recht naar beneden vallen en door geen enkel beest verzameld en vervoerd worden (in Tertiair mogelijk wel!). En omdat er ook niet een grote rivier is die de kastanjes van Albanië naar noordwest Europa mee kon voeren is de soort exoot gebleven.

4. De soort kan in zijn kiem- en/of jeugd stadium slecht tegen de concurrentie van andere soorten.

Zo verjongt de Europese lariks zich bij voorkeur op open minerale grond zoals die in de bergen geregeld vrij komt door grote en kleine lawines, grondverschuivingen enz. In het heuvelland en zeker in het vlakke land zijn die gebeurtenissen te zeldzaam dan dat de soort er zich kan handhaven - hoewel hij er overigens heel goed past.

Meer complexe oorzaken zijn ongetwijfeld algemeen. Zo heeft de prachtige Hongaarse eik, *Q. frainetto*, veel schaarsere mastjaren dan onze *Q. robur*, en dan produceert hij ook minder eikels. Misschien is hij minder een pioniersoort dan de zomereik, en heeft hij daarom de wedloop om het lege land te koloniseren verloren. Hij was te langzaam, zijn plaats was al vergeven.



In het algemeen geldt trouwens, dat de ene soort veel meer reislustig en agressiever is dan de andere, en dus beter voor migratie toegerust. In rijpe floragebieden die niet zo vaak door ijstijden zijn schoongeveegd als het onze komen vaak oude endemen voor die toch nooit een groot areaal veroverd hebben. Dat betekent niet dat ze daar buiten niet *kunnen* gedijen. De Servische spar *Picea omorika*, die in vorige interglacialen een groot areaal had, is nu van nature beperkt tot een paar bergdalen in Bosnië en N. Albanië, maar wil in grote delen van Europa voortreffelijk groeien en fructificeren. Conclu-

sie moet dus zijn, dat vele Europese soorten (behalve de in de eerste categorie genoemde) door relatief toevallige historische oorzaken in onze natuur ontbreken. Vooral een vegetatiekundige heeft wel eens de neiging om te zeggen "die soort hoort hier niet", maar dat is onjuist. De soort hoort hier eigenlijk juist wèl, maar ontbreekt door een onbenullig toeval, een lapsus van de natuur. Als mens kunnen we dat herstellen.

Van belang is nog te constateren dat de specifieke flora en fauna, zoals de schimmels en insecten die gespecialiseerd zijn op de boomsoort, in het geval van de

Figuur 2. Verbreiding van *Fagus sylvatica* na de laatste ijstijd. Legenda als in figuur 1. Uit Lang (1994).

Europese exoten met hun waardplant mee kunnen komen, desnoods met enige vertraging. Er zijn geen grote natuurlijke barrières.

Bij de overzeese exoten, de soorten uit Noord Amerika en Azië hebben we uiteraard minder historische aanknopingspunten. Het is zeker aardig om te constateren dat er hier in het Tertiair, dus voor de ijstijden, ook vertegenwoordigers van geslachten als *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Sequoia*, *Magnolia*, *Carya*, *Liriodendron*, *Metase-*

quoia etc.etc. groeiden, en het is interessant om te weten dat de oudste eiken in Europa nu juist verwanten van onze Amerikaanse eik *Q. rubra* waren; maar dat was wel erg lang geleden, en "onze" soorten van die geslachten kwamen toch niet overeen met de huidige overzeese soorten.

Wat maakt een succesvolle exoot?

Niet elke exoot doet het goed in zijn nieuwe vaderland; dat is bijna meer uitzondering dan regel. Het blijkt erg moeilijk te zijn om te voorspellen of een soort het als exoot in een ander land goed zal doen. Het vergelijken van de klimaten "climate matching" op de twee lokaliteiten is van heel beperkte waarde. Ten eerste zijn twee klimaten nooit helemaal gelijk, ten tweede zegt het klimaat van het herkomstgebied niets over het aanpassingsvermogen van de soort: dat kan groot of heel klein zijn. Misschien is er daarom toch één indicator die succes of mislukking van een soort als exoot tenminste ten dele kan voorspellen, en dat is de mate van zijn genetische diversiteit. Dat bepaalt namelijk zijn genetische flexibiliteit, en die bepaalt (samen met zijn fysiologische plasticiteit) zijn aanpassingsvermogen. Twee voorbeelden: de douglas, die in verscheidene werelddelen een bijzonder succesvolle exoot is, staat bekend om zijn hoge genetische diversiteit. Zijn tegenvoeter is de red pine, *Pinus resinosa*. Dit is een hoog gewaardeerde bosboom in het gebied om de Grote Meren en in New England in N. Amerika, een streek waar overigens veel succesvolle exoten als *Pinus strobus* vandaan komen. Maar *P. resinosa* heeft een minimale genetische variatie en is dus heel kwetsbaar voor wijzigingen in zijn milieu. Als exoot in Europa is hij dan ook een

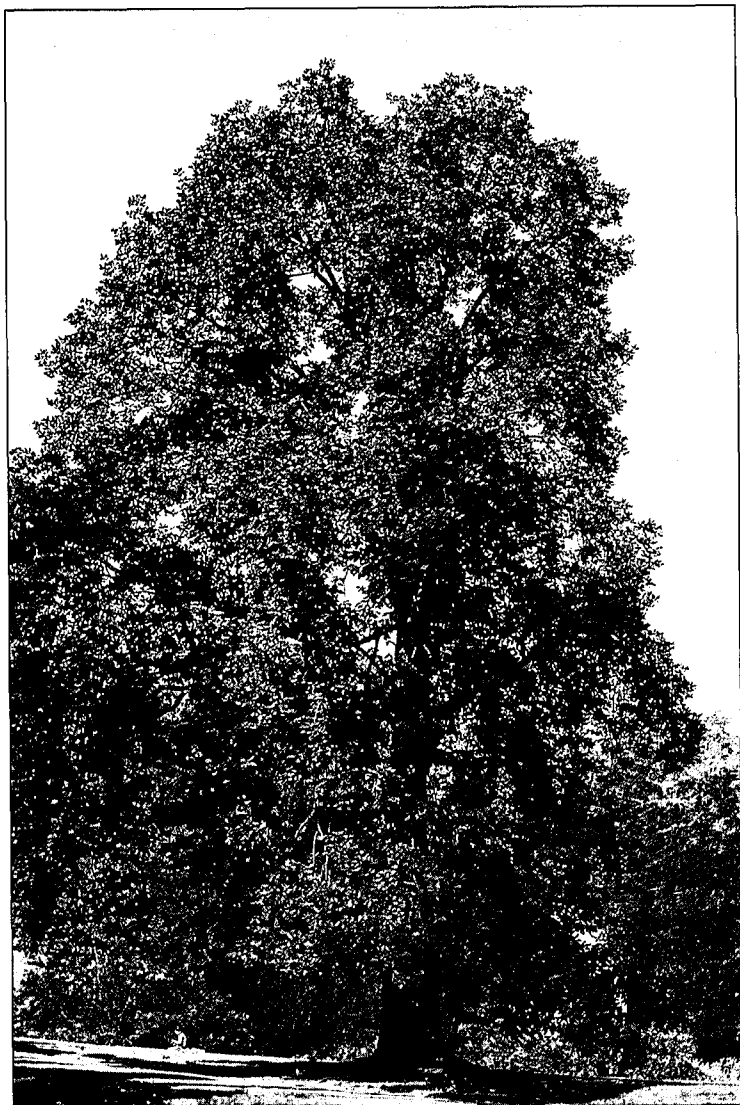
volslagen mislukking, zelfs in collecties vind je hem niet of nauwelijks, hij gaat hier gewoon dood. Aanpassingsvermogen is een essentiële eigenschap voor een soort bij wijziging van zijn milieu, hetzij doordat hij als exoot in een ander continent geplaatst wordt, hetzij doordat het klimaat verandert. In beide gevallen moet nog maar blijken of de soort het redt. In termen van evolutie is de "red pine" de eerste kandidaat voor uitsterven, wegens zijn minieme aanpassingsvermogen. Genetische diversiteit vraagt dus grote aandacht.

Genetische homogeniteit en kwetsbaarheid

Het is van belang vast te stellen dat de vestiging van een exoot vaak met een genetische wijziging gepaard gaat. Er zijn nu, heel onlangs, genetische technieken beschikbaar gekomen die dat zullen kunnen onderzoeken en specificeren. Maar ook zonder dat kunnen we al constateren dat "onze" populaties van enkele succesvolle exoten zoals *Prunus serotina*, *Quercus rubra*, *Amelanchier lamarckii* en *Aronia prunifolia* duidelijk afwijken van de gemiddelde populaties van die soorten in hun oorsprongsgebied in de USA. De Amerikaanse vogelkers is daar een eerbiedwaardige en rechte bosboom met kostbaar meubelhout. De Amerikaanse eik heeft er al jong een heel ruwe bast; ons type met een gladde bast is er onbekend of misschien zeldzaam. De appelbes *Aronia* zoals die hier voorkomt is onbekend in de US en wordt nu geïnterpreteerd als een zaadvaste hybride tussen twee Amerikaanse soorten. Onze (morfologische uiterst homogene) krentebom is ook maar nauwelijks te correleren met een Amerikaanse soort en is in elk geval niet meer dan een klein element uit een breed gamma van

verwante *Amelanchier*-soorten in N-Amerika. De relatief geringe genetische diversiteit van deze vier exoten kan deels liggen aan een beperkte import van een kleine en toevallige steekproef uit het bredere genetische potentieel van deze soorten, ook zeker aan de mogelijkheid dat het slechts een klein segment uit de soort of het soortcomplex zich hier goed thuis voelt en gedijt. Voor een massaal en onder wetenschappelijke begeleiding geïmporteerde soort als de douglas geldt dit minder, daarvan is een brede genetische diversiteit binnen gebracht, al blijft ook hierbij de vraag gelden of we wel de best mogelijke herkomsten hebben gepakt.

Nieuw is echter het besef, dat genetische verarming, een inperking van de genetische diversiteit, een gevaar kan zijn voor alle exoten, dus ook voor onze voormalige exoten (de "inheemse soorten") en de huidige Europese exoten; dus feitelijk voor al onze boomsoorten. Daarvoor terug naar *Abies alba* en figuur 1. Het blijkt dat de soort op zijn 12.000 jaar lange trek van Albanië en Z-Italië via de Alpen naar midden Europa een enorm verlies aan genetische diversiteit heeft geleden en daardoor bijzonder kwetsbaar is geworden. Gebleken is dat op twee plaatsen. In Thüringen en Saksen, aan de rand van zijn huidige areaal is de soort, hoewel veel voorkomend, onlangs op de rode lijst geplaatst wegens grote sterfte en verminderde vitaliteit. Bij genetisch onderzoek (Genetik etc. 1995) bleek dat de genetische diversiteit van de soort hier slechts één derde bedraagt van die van de zilverdennen in het Zwarte Woud. En in vroeger onderzoek (Larssen 1986, Bergmann 1991, Bergmann e.a. 1990) was al aangetoond dat de zilverdennen van Zuid Duitsland op



Figuur 3. De Hongaarse eik Quercus frainetto heeft een goede en mooie kroon, het mooiste eikenblad, en groeit harder dan onze zomereik; hij is bovendien resistent tegen de meeldauw en tegen zeewind.

Zorgen over de toekomst

Het is nu een communis opinio dat er zich een broeikas-effect aan het ontwikkelen is. We hebben gelukkig een goed en recent rapport van het IBN dat beschrijft wat we hier kunnen verwachten: hogere temperaturen, meer neerslag, mogelijk meer droogte in de zomer, meer en heftiger stormen (Nabuurs e.a. 1997). Dit alles binnen 50 jaar. Ook andere scenario's zijn trouwens denkbaar: als de Golfstroom verstoord zou worden, is het denkbaar dat ons klimaat juist kouder en meer continentaal wordt. Maar hoe dan ook, het lijkt zeker dat we op korte termijn met belangrijke klimaatveranderingen te maken zullen krijgen en als bosbouwers dienen we ons daar ernstig zorgen over te maken. Wat moeten we doen, wat kunnen we doen om ons op die onzekere toekomst voor te bereiden?

Variatie, diversificatie, het spreiden van risico is daarvoor het enig mogelijke beleid. Daarom zijn er maar twee antwoorden:

- a. blij met exoten
- b. zorg voor grote genetische diversiteit.

Ad a: Reeds Nabuurs c.s. bevelen een omvormingsbeheer aan met een groter aandeel van exoten uit een wat warmer klimaat zoals tamme kastanje, walnoot, zomerlinde, zilverlinde, plataan, en ook de overzeese exoot Robinia. Daar zouden vele andere overzeese exoten aan toegevoegd kunnen worden. In tegenstelling tot hun advies hoort daar de douglas bij: die soort heeft een veel grotere droogteresistentie dan zij aangeven, al moet de voorkeur misschien naar iets andere herkomsten uitgaan.

hun beurt opvallend arm zijn aan genetische variabiliteit in vergelijking met hun soortgenoten in Zuid Italië (waar ze oorspronkelijk vandaan komen, fig. 1). Aan die genetische armoede wordt geweten dat de zilverden, meer dan enige andere boomsoort, is verzwakt en afgestorven in het kader van het "Waldsterben". Voor deze soort klopte die term wel!

In hoeverre ook andere soorten een genetische verarming hebben geleden bij hun tocht naar

het noorden is nog niet bekend. Wel zou volgens zeer voorlopige gegevens de Nederlandse zomereik minder diversiteit hebben dan de Franse (mededeling B. van Dam).

En onze gele dovenetel is een hoogst kieskeurige gast van onze beste eikenhaagbeukenbossen, terwijl de als sierplant (uit Florence? via Frankrijk) geïmporteerde var. florentinum een veel bredere oecologische amplitude heeft en ook in schrale eiken-berkenbossen nog floreert.

Eén en ander betekent in praktische termen, dat we, als de toekomst van het bos ons lief is, zonder uitstel herkomstproeven aan moeten leggen met een aantal van de bovengenoemde en andere exoten. Daarbij hoort bijv. ook de Hongaarse eik *Q. frainetto*: die is mooier dan onze zomereik, groeit harder, en is resistent tegen de meeldauw en zeewind. Dat geldt tenminste voor de kloon die hier nu veel geplant wordt. Ad b: Gestreefd moet worden in al onze boompopulaties de genetische diversiteit groot te houden en/of groot te maken. Dat moet een voortdurende zorg zijn. Maar hoe doe je dat? Geconfronteerd met de slechte situatie van de zilverdennen in Zuid Duitsland verzuchtte een Freiburgerse hoogleraar dat ze dan maar een vliegtuig vol moesten laden met zaad van de zilverden uit Zuid Italië, en dat moesten uitstrooien over de bossen van Zuid Duitsland. Maar ook een praktischer aanpak is mogelijk.

Het moment van de bosverjonging geeft het beste aangrijpingspunt. Drie punten: bij een kunstmatige verjonging zou men, in afwijking van de conventionele wijsheid, moeten denken aan het bewust mengen van verschillende herkomsten. De NAKB-regels (en dus de EEG-Richtlijn) moeten op het punt van het mengen van herkomsten aan de nieuwe inzichten aangepast worden. Bij elke natuurlijke verjonging van enige omvang zou men voorts enkele groepen bij moeten planten van een heel andere herkomst om het genenreservoir te verbreden. Dat is een verzekeringspremie voor de gezondheid van de volgende generatie. Zeker zal men dat ook moeten doen bij verjongingen met autochtoon materiaal, dat immers mogelijk door negatieve selectie in het verleden en door effecten

van genenverlies in kleine populaties licht aan genetische diversiteit ingeboet kan hebben (Heybroek 1992). Alleen in puur museale situaties kan men daar van afzien. Het zal nog nader uitgewerkt moeten worden aan wat voor herkomsten de voorkeur gegeven moet worden. Het soort genetisch onderzoek dat nu op het IBN uitgevoerd wordt kan daar aanwijzingen voor geven. Voorlopig is blindelings mengen nog altijd beter dan niet mengen; het ligt voor de hand om Rassenlijstpopulaties te nemen.

Maar voor de douglas kan wel een meer specifieke suggestie gegeven worden, zeker nu bij het jubileum van Schovenhorst. In 1950 hebben de hoogleraren Houtzagers en Becking samen met de nestor T.C. Oudemans een studiereis gemaakt naar de VS, onder meer om zien welke herkomsten van de douglas het meest geschikt zouden zijn voor ons (Becking e.a. 1951). Daarbij hielden ze er rekening mee, dat de douglas hier op meer droogtegevoelige gronden moet groeien dan in zijn herkomstgebied. Door het bestuderen van klimaatgegevens kwamen zij tot de conclusie dat mede daarom de herkomsten uit wat drogere gebieden rond de Puget Sound de voorkeur verdienen. Helaas zijn de herkomstproeven die op deze studie moesten volgen mislukt. Later is op grond van de vroege resultaten van de IUFRO-herkomstproeven de keus gevallen op herkomsten van hoger gelegen, vochtiger gebieden. Maar misschien hadden Houtzagers, c.s. toch enig gelijk en zou een nog iets meer droogteresistente herkomst ons beter passen - zeker in het zicht van de zomerdroogte in de broeikas. Een wat geringere (jeugd)groei is geen groot bezwaar als daar een hogere vitaliteit tegenover staat.

De natuurfunctie

Het Nederlandse bos heeft mede een natuurfunctie. De vraag is dus van belang wat exoten daaraan af- of toe doen. Sommige natuurbeschermers blijken te denken dat exoten negatief zijn en de natuurlijke vegetatie compromiteren. Dat is een heel beperkte opstelling.

De samenstelling van onze natuurlijke vegetatie is niet het gevolg van een Hoger Plan of van ijzere wetten, het is niet een horloge dat stopt als er één tandje afbreekt, het is geen zorgvuldig uitgebalanceerd equilibrium dat meteen degenerereert bij menselijke aanraking. In de natuur speelt het toeval een grote rol: processen kunnen zó uitvallen, maar ook anders. En de ene toestand is dan niet natuurlijker dan de andere.

Onze natuurlijke vegetaties zijn samengesteld uit, positief geformuleerd, een selecte groep van soorten, reislustige en agressieve overlevingsspecialisten die het jojoën van klimaatzones over Europa hebben kunnen doorstaan. Negatief geformuleerd: ze zijn samengesteld uit een samenspel van soorten die er toevallig in geslaagd zijn te overleven in refugia en wie het gelukt is ons van daar na de ijstijd weer te bereiken, vermoedelijk ten koste van een goed deel van hun genetische variatie. Als allerlei andere soorten, die door toevallige en triviale oorzaken niet uit de Balkan en Zuid Italië zijn weggekomen, ons wél hadden bereikt, dan was onze natuur heel anders geweest, niet minder natuurlijk en ongetwijfeld rijker. Met die andere soorten zouden we hier andere ecosystemen hebben gehad, met andere interacties. En terwijl ons referentiebeeld van de ongegrepte natuur dus al vrij zwak is en mede door toeval bepaald, verliest het bovendien zijn waarde bij de ingang van het broeikas-

tijdperk: hoe klimaat en natuurlijke vegetatie zullen zijn is niet zeker, het enige zekere is dat ze anders zullen zijn dan nu.

Als het referentiebeeld van de natuurlijke vegetatie als oriëntatiepunt voor de natuurbescherming minder steun gaat bieden, dan neemt het belang toe van dat andere oriëntatiepunt: de biodiversiteit, vroeger biologische rijkdom of natuurwaarde genoemd (Heybroek 1984). En als het toeval niet perse de vijand van de natuur is, dan kan er weinig tegen zijn als de mens dat toeval een handje helpt. Of de resulterende vegetatie al of niet natuurlijk mag heten is dan een semantisch, niet wezenlijk biologisch probleem.

Ook vanuit natuurbehoudoogpunt dus: vrij baan voor de import van Europese exoten, voor zover ze de biodiversiteit niet benadelen. En, zoals al gezegd, de op de soort gespecialiseerde fauna en flora kunnen volgen als ze dat willen.

Voor de overzeese exoten ligt de situatie iets anders. Voor hun eigen verbredingsmiddelen is de barrière naar Europa onoverkomelijk, zo ook voor hun gespecialiseerde flora en fauna. Hun afwezigheid is niet het gevolg van een recent geval van willekeur van het klimaat in de vorm van een ijstijd. Als soorten zijn ze ontstaan in een ander fysisch en biologisch milieu.

Nemen we dan weer de biodiversiteit als criterium, dan is dus de vraag of deze soorten in onze vegetaties volledige "Fremdkörper" zullen blijven, vijandige steriele elementen, of dat ze zich kunnen inpassen in onze ecosystemen en zelfs kunnen bijdragen aan de biodiversiteit. Ik geloof dat het laatste mogelijk is, als ik tenminste in mijn tuin zie hoe de mezen en goudhaantjes foerageren op de Hamamelis, hoe de goudvink smult van de knoppen van de

krentenboom, hoe een half dozijn vogels diens bessen savouereert, hoe allerlei varens massaal klemen op stobben van de douglas. En omdat een ecosysteem geen hermetisch gesloten systeem is, kan een exoot er in principe heel goed met succes in opgenomen worden en een aanwinst blijken. Voorbeeld: de plant waterpest, *Elodea* sp. was in het begin van de eeuw misschien de meest beruchte exoot. Nu wordt hij geprezen als de component die in bepaalde zoetwaterplassen het stabiele helder water ecosysteem verreweg het beste kan handhaven (Bionieuws 31-1-1998, 8(2): 4-5).

Essentieel daarbij is hoe de soort gebruikt wordt. Bij de aanblik van een dicht, donker en steriel jong douglasbos zal een vegetatiekundige al gauw die soort als exoot vervloeken; maar ten onrechte, want zou een dicht en donker jong bos van de zeer inheemse *Taxus* niet net zo steriel zijn? Dichte opstanden van de inheemse beuk en esdoorn zijn niet veel beter. Onderzoek kan aangeven hoe diverse soorten gebruikt moeten worden om een rijke levensgemeenschap te vormen. Menging (individueel of in groepen) zal daarbij zeker een rol spelen. De ene exoot zal zich makkelijker voegen dan de andere, maar dat geldt net zo voor de inheemse soorten, de voormalige exoten.

Conclusies

- Genetische diversiteit = genetische flexibiliteit = aanpassingsvermogen. In het zicht van de broeikas moeten we dus zonder uitstel streven naar een grote genetische diversiteit in onze boomsoorten in ons bos.
- We zullen meer moeten doen met exoten,
- Herkomstproeven met een serie exoten moeten opgezet worden.

- Wijs gebruik van exoten vergroot de biodiversiteit.
- Bosbeheerders die zich beperken tot het gebruik van inheemse soorten werken aan de natuur van gisteren.

Literatuur

- Becking, J.H., Houtzagers, G. en Oudemans, T.C. 1951. Eindverslag van de Nederlandse herbebossings - en bebossingsmissie naar de V.S. van Noord - Amerika, 16 juni - 19 augustus 1950.
- Bergmann, F. 1991. Die genetische Struktur in Weisstannenpopulationen Mittel- und Südeuropas. In: *Contributions Biologiae Arborum*. Birkhauser Verlag, Basel.
- Bergmann, F., J.B. Larsen en H.R. Gregorius, 1990. Genetische Variation in verschiedenen Arealen der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). Schriftenreihe forstl. Fakultät Univ. Göttingen u. Niedersächsische forstl. Versuchsanstalt. Band 98, p. 130-140.
- Genetik und Waldbau der Weisstanne, Teil 2. Schriftenreihe der Sächsischen Landesanstalt für Forsten, Heft 5/95.
- Heybroek, H.M. 1984. Bosbeheer ten behoeve van natuurwaarden. *Ned. Bosb. Tijds.* 59(9/10): 229-239.
- Heybroek, H.M. 1992. Behoud en ontwikkeling van het genetisch potentieel van onze bomen en struiken. Dorschkamprapport 684.
- Lang, G. 1994. Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Gustav Fischer Verlag, Jena etc. 462 p.
- Larsen, J.B. 1986. Das Tannensterben: eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weisstanne. *Forstwiss. Cbl.* 105: 382-395.
- Mai, D.H. 1995. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Gustav Fischer Verlag, Jena etc., 691 p.
- Nabuurs, G.J., K. Kramer en G.M.J. Mohren. 1997. Effecten van klimaatverandering op het Nederlandse bos en bosbeheer. IBN-rapport 256. 55 p.
- Phillips, P.C. 1997. The rise and fall of new mutations. *Trends in Ecology and Evolution* 12 (12): 466-468.