

Is bastaardering tussen Zomer- en Wintereik een gevaar voor de vitaliteit van eiken?

De variatie in de bladmorphologie van Zomer- en Wintereik houdt zowel dendrologen als bosbeheerders (nog) steeds bezig. Alhoewel dendrologen de verschillen tussen de twee soorten duidelijk hebben beschreven en een beheerder met deze kenmerken goed kan bepalen of hij met een Zomer- of een Wintereikenbos te maken heeft, ontstaan er toch problemen met de soortbepaling van individuele bomen in gemengde Zomereiken-Wintereiken bossen.

In deze gemengde bossen komen bomen voor die kenmerken hebben die tussen de kenmerken van de twee soorten in liggen of ze hebben zowel kenmerken van de ene soort als van de andere soort. In deze gevallen wordt vaak voor de volgende oplossing gekozen: bomen die kenmerken vertonen zoals beschreven voor één van de twee soorten worden tot deze soort gerekend; de tussenvormen worden beschouwd als bastaards (hybriden) van de twee soorten. Ze worden in de flora aangeduid met de naam *Quercus x rosacea*. Op basis van het percentage bomen met intermediaire kenmerken in gemengde eikenbossen in Europa wordt het voorkomen van hybriden geschat op 10-40 %. Ook in Nederland is op deze wijze het bestaan van hybriden in gemengde bossen aangetoond.

Maar zijn deze intermediaire ty-

pen nu echt bastaards? Bekend is dat de vitaliteit van bastaards aanmerkelijk kan verschillen van de vitaliteit van de ouders. Deze kan zowel beter of slechter zijn. Als er veel bastaards voorkomen in de gemengde eikenbossen, welke gevolgen heeft dat dan voor de vitaliteit van de eik in Nederland?

Eén of twee soorten?

Als we het in Nederland over de "eik" of de "inlandse eik" hebben dan wordt meestal de Zomereik (*Quercus robur* L.) bedoeld. Maar in Nederland komt ook de Wintereik voor. Deze soort is net als de Zomereik autochtoon voor Nederland en uit het oogpunt van het behoud van autochtone genenbronnen is er steeds meer aandacht voor de Wintereik (Prins et al. 1993). Alhoewel de twee soorten ecologische verschillen vertonen komen ze in heel Europa regelmatig voor in gemengde bossen. Verondersteld wordt dat de twee soorten in deze gemengde bossen met elkaar kruisen en hybriden vormen. Dit idee wordt gevoed met het gegeven dat in gemengde bossen bomen voorkomen die kenmerken van beide soorten vertonen of kenmerken hebben die tussen de kenmerken van de twee soorten in liggen (intermediair zijn).

Maar wat is nu eigenlijk precies een soort? Er bestaan twee definities; de eerste behandelt de morfologische soort en de tweede de biologische soort. Een morfologische soort bestaat uit individuen die morfologisch sterk op elkaar lijken. Een biologische soort is een groep van individuen

die niet met een andere soort kan kruisen (of wel kan kruisen maar dan geen vruchtbare nakomelingen krijgt).

De meeste auteurs nemen aan dat de Zomer- en Wintereik twee (morfologische) soorten zijn. Ze zijn morfologisch van elkaar te onderscheiden. De soorten kruisen weliswaar met elkaar maar de hybriden zijn minder vitaal. Maar er zijn ook auteurs die stellen dat de Zomer- en de Wintereik behoren tot één (biologische) soort en dat de Zomer- en Wintereik twee ecotypen zijn van deze soort (Kleinschmit & Kleinschmit 2000). Ze kruisen namelijk met elkaar en er is geen aanleiding om te vermoeden dat de nakomelingen niet vruchtbaar zijn.

Wat is nu waar en waarom zouden we een antwoord willen hebben op deze vraag? Het belangrijkste argument komt vanuit de vraag rond het beheer en behoud van genenbronnen. Als de Zomer- en Wintereik twee aparte soorten zijn, die bovendien belangrijke ecologische verschillen vertonen, dan moet worden nagegaan hoe we beide soorten het best kunnen beheren en behouden. Maar de vraag over het voorkomen van hybriden heeft ook alles te maken met de vraag rond de vitaliteit van eiken. Hybriden kunnen vitaler zijn dan hun beide ouders (heterosis effect), maar ze kunnen ook een lagere vitaliteit hebben (inteeit depressie). Vooral vanwege dit laatste probleem zal er in Europees verband worden nagegaan of er kruisingen tussen de twee soorten voorkomen in het Europese eikenbos. Als blijkt dat er veel hybriden voorkomen in ge-

Figuur 1: Vruchtsteellengte van Zomereik (boven) en Wintereik (onder)

mengde bossen, dan zal tevens worden nagegaan hoe het met de vitaliteit van de hybriden in het bos is gesteld.

Morfologische kenmerken

Voor de determinatie van de twee soorten lenen zich de bladen en vruchtkenmerken het best. Kenmerken die betrekking hebben op de habitus van de boom, de knoppen, de bloeiwijzen en de schors zijn minder eenduidig (Prins et al. 1993). Het meest in het oog lopende verschil tussen de twee soorten is het verschil in de steellengte van de eikel (Figuur 1). De eikels van de Zomereik hebben een lange steel (2-7 cm), terwijl de eikels van de Wintereik zittend zijn of een zeer korte steel hebben. Aangezien dit kenmerk niet altijd beoordeeld kan worden, is men meestal afhankelijk van de verschillen in de bladkenmerken (Figuur 2).

De bladeren van de Wintereik zijn veelal glanzend donkergroen van kleur en steviger dan die van de Zomereik. De bladsteel van de Wintereik is veel langer en de bladeren zijn regelmatig gelobd dan die van de Zomereik. Het aantal lobben is bij de Zomereik gemiddeld kleiner dan bij de Wintereik. De bladeren van de Zomereik hebben hun grootste breedte boven het midden en de bochtige insnijdingen zijn diep en niet symmetrisch. Bij de Zomereik komen veel nerven voor die lopen vanaf de middennerf tot aan de bladinsnijding (tussennerven). Kenmerkend voor de Wintereik is de aanwezigheid van sterharen op de onderzijde van het blad. De grote sterharen langs de hoofdnerf zijn meestal nog wel met het blote oog te zien. Om ook de kleine ha-



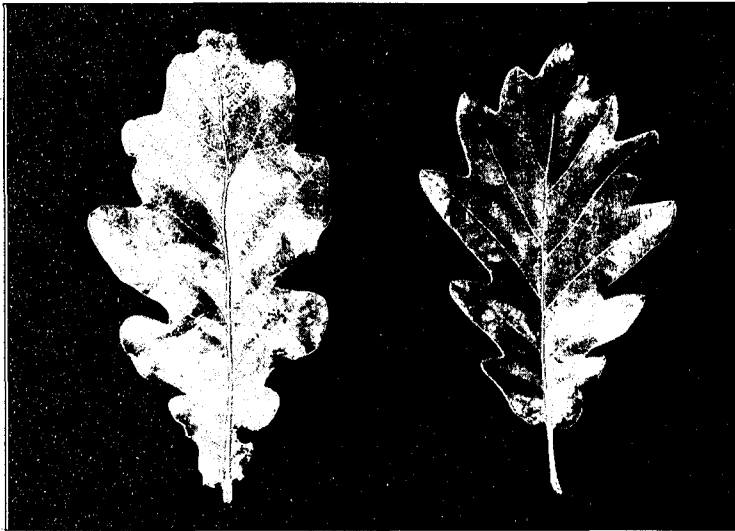
ren te kunnen zien is het gebruik van een loep noodzakelijk. (Ietswaard & Feij 1989).

Na intensieve metingen en schattingen van de bladkenmerken van volledig ontwikkelde bladeren (gemiddeld 5-10), willekeurig uit de kroon verzameld, kan met behulp van uiteenlopende statistische methoden een uitspraak worden gedaan over de soort waartoe een boom behoort (Dupoy & Badeau 1993, Ietswaard & Feij 1989, Kleinschmit et al. 1995). Al deze inspanningen hebben niet geleid tot een één-

duidige methode om de soorten te onderscheiden.

Overerving van bladkenmerken

Om na te kunnen gaan of bomen met intermediaire kenmerken bastaards zijn, zouden we moeten weten hoe de verschillende bladkenmerken overerven. Helaas zijn er bijna geen gegevens beschikbaar over de manier waarop de bladkenmerken van eik overerven. Volgens Rieseberg & Ellstrand (1993) is het gebruik van morfologische kenmer-



Figuur 2: Bladkenmerken van Zomereik (links) en Wintereik (rechts)

moeder lijken. Er zijn nog geen gegevens beschikbaar over oudere bomen. Het lijkt er dus op dat de bladkenmerken van eik niet intermediair overerven.

Internationaal onderzoek aan eiken

In een internationaal onderzoeksproject naar de genetische diversiteit binnen eikensoorten in Europa werden bladkenmerken gebruikt om de bomen in het proefperceel te kunnen onderverdelen in Zomer- en Wintereiken. In totaal werden 3025 bomen, afkomstig uit negen Europese landen geanalyseerd (Kremer et al 2001). In de negen gemengde bossen werden van alle bomen in de proefvakken 5 tot 10 volledig uitgegroeide bladeren uit de kroon genomen. Aan deze 16.055 bladeren werden negen bladkenmerken gemeten. De Nederlandse gegevens komen uit vak 138 van Nationaal Park De Meinweg bij Roermond. In een proefvak van circa 2 ha werden 327 bomen geanalyseerd. De gegevens werden met behulp van een multivariate analysetechniek (Principale Component Analyse = PCA) geanalyseerd. Deze methode com-

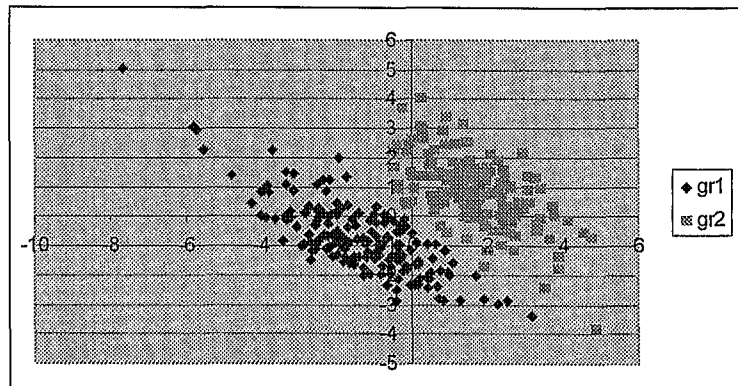
ken om hybriden te detecteren dan ook niet zinvol als deze gegevens ontbreken. Aangezien de expressie van deze kenmerken in hybriden onvoorspelbaar is worden conclusies aangaande hybriden op basis van bladkenmerken sterk ontraden. De verdeling van de bomen in twee groepen doet eerder vermoeden dat in de onderzochte bossen spraken is van twee soorten die een overlap vertonen in de distributie van de bladkenmerken.

Kruisingsexperimenten

Toch is er wel aanleiding om te vermoeden dat in gemengde bossen de twee soorten met elkaar kruisen. In verschillende landen is onderzoek gedaan naar de hybridisatie tussen Zomereik en Wintereik. Bij kunstmatige kruisingen blijkt dat de interspecifieke kruisingen meestal mislukken en dat de eikels van de hybriden vaak niet kiemen (Rushton, 1977). Het meeste succes werd behaald in Duitsland (Steinhoff 1993). Nadat

het stuifmeel van verschillende bomen werd gemengd, bleek dat het stuifmeel van de Wintereik inderdaad kan kiemen op de stempels van de Zomereik en vice versa. Na de bevruchting worden kiemkrachtige eikels gevormd. Het aantal eikels dat wordt gevormd door Zomereiken na bevruchting door een Wintereik is aanzienlijk hoger dan als de kruising andersom wordt uitgevoerd. Maar bij de interspecifieke kruisingen is het slagingspercentage altijd lager dan bij kruisingen binnen de soorten. Opvallend is dat de auteur meldt dat de nakomelingen van interspecifieke kruisingen gedurende de eerste jaren vooral op hun

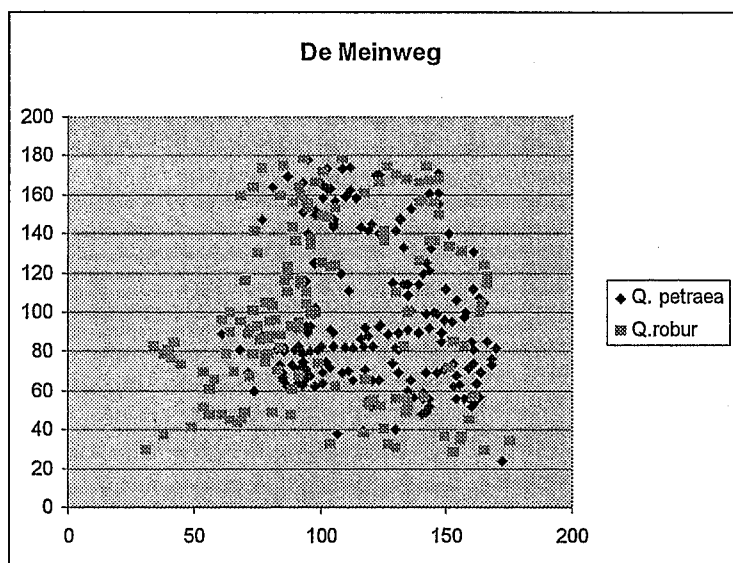
Figuur 3: Weergave van de eerste twee synthetische variabelen (uit PCA) van negen bladkenmerken van bladeren uit De Meinweg



Figuur 4. Locatie van de zomer- en wintereiken in het proefperceel in De Meinweg.

bineert de oorspronkelijke variabelen in nieuwe onafhankelijke, synthetische variabelen (principale componenten) die het grootste deel van de variatie tussen de bomen verklaren. De eerste twee principale componenten verklaren respectievelijk 42,2 en 21,2 % van de totale variatie.

Als de scores voor de eerste twee componenten grafisch worden weergegeven dan blijkt dat er twee puntenwolken zichtbaar worden (Figuur 3). Tussen de puntenwolken werd een rechte lijn getrokken en de bomen met scores boven deze lijn werden beschouwd als zijnde Zomereiken, de bomen die onder de lijn liggen zijn Wintereiken. (In figuur 3 zijn de bomen boven de lijn met vierkantjes weergegeven; de bomen onder de lijn met ruiten). Op deze manier kunnen de 327 bomen in de Meinweg worden verdeeld in 146 Zomereiken en 181 Wintereiken. De locatie van de bomen is weergegeven in figuur 4. Ongeveer 10% van de bomen kan niet goed worden ingedeeld omdat zij intermediaire kenmerken vertonen. Deze resultaten komen overeen met de resultaten die eerder voor de Meinweg wer-



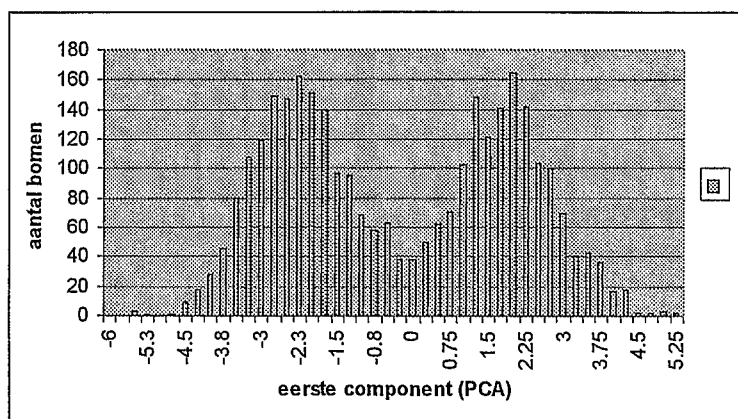
den gepubliceerd (Fey & Ietswaart 1989).

Uit het onderzoek blijkt dat de bladkenmerken van beide soorten zeer variabel zijn en dat er op basis van de synthetische variabele twee groepen gevormd kunnen worden. In alle landen komen deze groepen overeen met de twee soorten. Er is dus geen aanleiding om te vermoeden dat de intermediaire typen hybriden zijn. De hybriden zouden namelijk een derde groep vormen. De groep bomen met intermediaire kenmerken bevindt zich in dat gedeelte van de grafiek waar de

geveer 0 is. In figuur 5 is te zien dat de twee verdelingen elkaar overlappen. (Aangenomen wordt dat de verdeling van de eerste component van PCA normaal verdeeld is en dat de grafiek aan beide kanten van het maximum naar nul zal lopen). Maar als we met behulp van de bladkenmerken het probleem van de hybriden niet kunnen oplossen, hoe zou het dan wel kunnen?

Ouderschapsanalyse met behulp van DNA technologie

Uit DNA onderzoek in deze bossen blijkt dat er nauwelijks verschillen aangetoond kunnen worden in de genetische samenstelling van Zomereiken en Wintereiken in gemengde bossen. Op theoretische gronden zou dit betekenen dat er veelvuldig hybridisatie tussen de soorten voorkomt. Zelfs vaker dan je op basis van het voorkomen van de intermediaire typen verwacht. Mogelijk kan met DNA onderzoek ook bepaald worden hoeveel hybriden



Figuur 5. Verdeling van de eerste component in negen Europese bossen.

den er echt voorkomen in een gemengd bos.

Met behulp van DNA onderzoek kan ouderschapsanalyse worden verricht (Bakker & Van Dam 1999). Deze techniek zal de komende vier jaar worden ingezet om het probleem van de bastaarderding tussen Zomer- en Wintereiken in Europa op te lossen. Voor Nederland zal dit onderzoek weer worden uitgevoerd in De Meinweg. De 327 bomen in De Meinweg zijn reeds genetisch gekarakteriseerd.

In het kader van dit nieuwe Europese project zal computer software ontwikkeld worden om van ieder boom in het proefperceel na te gaan welke boom de vader dan wel de moeder is. Als dat bekend is dan wordt duidelijk welke bomen in het proefperceel hybriden zijn en of dit de bomen zijn met de intermediaire bladkenmerken. Door de vitaliteit van de hybriden te vergelijken met de ouderbomen kan de vraag over

de invloed van het voorkomen van hybriden op de vitaliteit van het bos worden beantwoord.

Literatuur

- Bakker, Erica en Barbara van Dam 1999. Vaderschapsanalyse bij eik: eikenstufmeel komt van ver. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 71 (1): 35-38
- Dupouey, J.L. & V. Badeau 1993. Morphological variability of oaks (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus pubescens* Willd) in northeastern France. *Annales des Sciences Forestières* 50(1): 35s-40s.
- Ietswaart, J.H. & A.E. Feij. 1989. A multivariate analysis of introgression between *Quercus robur* and *Q. petraea* in the Netherlands. *Acta Bot. Neerlandica* 38(3): 313-325
- Kleinschmidt, J.R.G., R. Bacilieri, A. Kremer & A. Roloff. 1995. Comparison of morphological and genetic traits of pedunculate oak (*Q. robur* L.) and sessile oak (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.). *Silvae Genetica* 44: 256-269.
- Kleinschmidt, J & J.R.G. Kleinschmidt, 2000. *Quercus robur-Quercus petraea: a critical review of the species concept*. *Glas. Sum. Pokuse* 37: 442-452.
- Kremer, A., J.L. Dupouey, J.D. Deans, J. Cottrell, U. Csaikl, R. Finkeldey, P. Goikoetxea, J. Jensen, J. Kleinschmidt, B.C. van Dam, A. Ducouso & V. Badeau. Morphological variation in mixed oak stands (*Quercus robur* and *Quercus petraea*) is stable across western European populations. *Forest Genetics* (submitted).
- Prins, G.A.H., N.C.M. Maes & M.J.T.M. Smit 1993. De winter-eik in Nederland, verspreiding, ecologie en de toekomstmogelijkheden van de winter-eik in het Nederlandse bos. Informatie- en Kenniscentrum Natuur, Bos, Landschap en Fauna, Wageningen en Stichting Kritisch Bosbeheer, Utrecht. 106 p.
- Rieseberg, L.H. & N.C. Ellstrand 1993. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization. *Critical reviews in Plant Sciences* 12: 213-241.
- Steinhoff, S. 1993. Results of species hybridization with *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Annales des Sciences Forestières* 50(1): 137-143