

Genetische diversiteit, genetische aanpassing en de bosboomveredeling

Genetic diversity, adaptation and forest tree improvement

H. M. Heybroek

Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp" Wageningen

Inleiding

Het is een wijdverbreide gedachte dat bosboomveredeling leidt tot een vernauwing of verarming van de genetische diversiteit, en daarom misschien op de korte termijn wel wat gewin oplevert, maar op langere zicht gevaren meebrengt. De angst daarvoor leeft bij De Lange (1985), terwijl Koop (1986) het als een gegeven beschouwt: hij spreekt over het "genetische identiek plantmateriaal" dat in cultuurbossen gebruikt zou worden en dat slecht in staat zou zijn tot zelfduining. Deze gedachte stoelt vermoedelijk grotendeels op discussies over de veredeling van landbouwgewassen, die onlangs zelfs in een (niet zo erg goed) stuk tot de voorpagina van de NRC doordrong onder de alarmistische koppen: "Plantenzaad wordt zwakker - kweken leidt tot genetische erosie" (20-11-1985).

Genetische diversiteit is een groot goed en in dit artikel zal dan ook nagegaan worden of de genoemde opinie juist is. Daarbij twee beperkingen. Ten eerste beperk ik me tot de Nederlandse situatie: elders zijn de natuurlijke omstandigheden soms anders. Ten tweede beperk ik me in dit artikel tot de soorten die in de praktijk door zaad vermeerderd worden. Bij klonaal vermeerderde bomen is de vraag weliswaar net zo urgent, maar ook veel gecompliceerder, en voor Nederland op dit moment minder relevant. (Enige aspecten ervan zijn te vinden in Libby 1982, in Heybroek 1976, 1978, 1982, 1984 en in Heybroek en Van Tol 1985).

In het volgende zal eerst nagegaan worden hoe weinig we van de genetica van onze Europese boomsoorten afweten. Daarna valt het artikel in drie delen uiteen. Als we spreken over vernauwen en verarmen, dan is de vraag: ten opzichte van wat? We kunnen daarbij denken aan twee vergelijkingen: ten eerste ten opzichte van een (hier veelal hypothetische) natuurlijke, autochtone populatie, ten tweede ten opzichte van de feitelijke genetische constellatie van het Nederlandse bos. Daarom volgt eerst een hoofdstuk over de genetische diversiteit en genetische aangepastheid aan het milieu (biologisch zowel als bosbouwkundig) van autochtone populaties, daarna een hoofdstuk over de feitelijke aanwezige populaties. Een en ander wordt gevolgd door discussie, leidend tot de conclusie dat de bos-

Summary

Genetic diversity is an explicit goal in the improvement of Dutch forest trees. The improved seedling populations that are produced are believed to have a wider range of genetic diversity than an autochthonous local population. The latter, which are rare in the Netherlands, are not necessarily the best adapted populations for their sites. By accidents of migrational history, by genetic drift, by passage through periods or areas with a very different climate, and by some degree of inbreeding, valuable genes may have been lost and diversity decreased. Approved seed stands of Scots pine, however, were selected from virtually pan-European basic material, introduced in the Netherlands when tree seed trade was unrestricted. Stands approved for seed collection were selected on criteria of health and good growth, irrespective of origin. A similarly broad range of clones has been selected for the seed orchards, which can therefore be expected to produce seed of a very wide genetic diversity and a high adaptability.

Genetic diversity can be deployed either in individual mixtures or in a mosaic pattern, or, at a higher level, by the use of a number of species. Therefore, the tree breeder should produce and make available a range of good populations and clones of many species. At the same time, he should seek to maintain autochthonous populations, because they may have unique properties.

boomverdeling in Nederland niet gekarakteriseerd kan worden met "vernauwing en verarming", maar met "behoud en vernieuwing".

Genetische patronen bij bosbomen

Eén premisse moet genoemd worden. We gaan er in de volgende redeneringen van uit dat de betreffende soorten genetisch vrij flexibel zijn, en zich door genetische verschuivingen dus zullen aanpassen aan gewijzigde omstandigheden van klimaat, bodem of biotisch milieu. Dat klinkt redelijk, maar hoeft niet waar te zijn.

Ten eerste zijn er (weinig?) boomsoorten die vrijwel homozygoot zijn. Een voorbeeld is de Noordamerikaanse Red pine (*Pinus resinosa*) die de veredelaars tot wanhoop heeft gedreven omdat er vrijwel geen genetische variabiliteit in gevonden kon worden. Van genetische flexibiliteit was dus geen sprake, en de veredelaar kon niets beginnen. Op de geologische tijdschaal moeten we de soort beschouwen als een kandidaat voor spoedig uitsterven.

Maar ook afgezien van deze uitzondering blijken verschillende soorten vaak verschillende genetische (reactie)patronen te hebben. (De biologen praten dan over de "strategie van de soort", een m.i. wat ongelukkig want antropomorf woord dat bij die soort een vooropgezette bedoeling, conceptie en keus veronderstelt). Heel duidelijk is dat geworden door een Nederlands gezamenlijk biologisch onderzoek over de verschillende weegbreesoorten (Woldendorp 1985). In dit inter-universitaire onderzoek bleek dat de grote weegbree (*Plantago major*) genetisch zeer flexibel is en snel verschillende populaties vormt die blijkbaar genetisch aan verschillende lokale omstandigheden aangepast zijn. De smalbladige weegbree daarentegen (*P. lanceolata*) varieert genetisch veel minder, maar overleeft doordat hij een grote fysiologische plasticiteit heeft: hetzelfde genotype geeft onder verschillende omstandigheden geheel verschillende en goed aangepaste verschijningsvormen. Elk systeem heeft zijn eigen voor- en nadelen, maar beiden zijn effectief. De genetisch flexibele soort kan waarschijnlijk uiteindelijk het grootste gamma aan groeiplaatsen veroveren, en zich het snelst aanpassen aan een grote, algemene verandering in het milieu. Maar bij snelle veranderingen of wisselingen in het milieu zal zijn aanpassing altijd onvolledig zijn doordat hij er de tijd niet voor krijgt. Iets dergelijks geldt als het milieu op korte afstand sterk varieert: volledige aanpassing aan een milieu zal dan niet mogelijk zijn door een voortdurende immigratie van genotypen en genen uit de aangrenzende, andere milieus. Van deze problemen heeft de fysiologisch plastische soort geen last, omdat hij overal vrijwel hetzelfde genotype heeft.

Verschillen als bij weegbree zijn ook bij bomen gevonden. De douglas blijkt genetisch zeer flexibel te zijn en, evenals de grote weegbree, op korte afstand genetisch sterk verschillende populaties te vormen (Campbell 1979, Silen e.a. 1984, Neale 1985).

De Western white pine (*Pinus monticola*) daarentegen vertoont (op het punt van groeikracht) over grote delen van zijn areaal geen genetische variatie, tenminste niet in oost-west richting en over verschillende niveaus in de bergen. Tot dusver kunnen op dit punt alleen een noordelijke, een centrale en een zuidelijke groep herkomsten onderscheiden worden. De soort heeft kennelijk een hoge fysiologische plasticiteit

(Rehfeldt et al. 1984, Hunt et al. 1985).

Ook binnen één en dezelfde soort kunnen dergelijke verschillen optreden, en wel per eigenschap. Het is niet zo dat als het milieu sterk op een bepaalde eigenschap van een soort selecteert, dit ook automatisch tot een genetische verschuiving of aanpassing zal leiden. Dat kan pas gebeuren als de soort voor deze eigenschap ter plaatse een duidelijke genetische variatie bezit. En deze uitgangssituatie kan per eigenschap verschillen. Zo kan een soort een grote variatie in uitlooptijdstip (en dus resistentie tegen voorjaarsvorst) hebben, maar geen variatie in resistentie tegen een bepaalde ziekte. Ook een sterke natuurlijke selectie op resistentie tegen die ziekte haalt dan niets uit. Zie bovendien Valen (1960).

Wat voor genetische patronen vertonen de Europese bosboomsoorten nu? Daar de ijstijden in Europa zoveel sterker hebben huisgehouden dan in Amerika zouden de patronen hier best anders kunnen zijn dan daar. Het antwoord is dat we er eigenlijk schandelijk weinig van weten. Terwijl in Noord-Amerika soort na soort genetisch geanalyseerd wordt, met behulp van herkomsten uit het gehele areaal van de soort, loopt in Europa alleen voor de fijnspar een echt degelijk onderzoek, met meer dan 1000 herkomsten. Van de andere soorten hebben we slechts fragmentaire of regionale gegevens, of is het onderzoek nog in de begin- of planingsfase. Die achterstand zal wel komen doordat Europa in zoveel naties is opgedeeld. Het zou dan ook typisch een taak voor de EG moeten zijn om zulk Europees onderzoek te stimuleren.

De term "genetische aanpassing" vraagt een nadere verklaring, temeer daar het woord "aanpassen" tegenwoordig soms erg vaag gebruikt wordt, zelfs op plaatsen waar er slechts van "veranderen" of "bijstellen" sprake is. In dit artikel gaat het om het mechanisme dat een organisme zich genetisch aanpast aan de abiotische en biotische elementen van de groeiplaats, ten gevolge van de selectie die de groeiplaats uitoefent. Dit leidt tot afname of eliminatie van ter plaatse schadelijke genen, en tot toename en hergroepering van nuttige genen. Hoewel sterk schadelijke genen, bijvoorbeeld voor vorstgevoeligheid, in theorie misschien vrij snel geëlimineerd kunnen worden, kunnen voor een fijne afstemming van een populatie op de groeiplaats veel tijd en ettelijke generaties nodig zijn. Het is een continu proces van selectie dat zich afspeelt binnen de (beperkte) genetische mogelijkheden die de uitgangspopulatie heeft meegebracht. Van het ontstaan, door mutatie, van nieuwe genen die voor de aanpassing van onze boomsoorten belangrijk zijn moeten we ons geen grote voorstelling maken, temeer omdat we ons beperken tot een relatief korte periode van enkele duizenden jaren. Negatieve mutanten zijn veel alge-

mener. En wil een positief werkend nieuw gen zo sterk in aantal kunnen toenemen dat het een bijdrage levert aan de aangepastheid van de populatie, dan zijn daar vele generaties voor nodig, zeker waar het hier gewoonlijk gaat om polygeen bepaalde eigenschappen.

Het resultaat van het proces van "genetische aanpassing" aan de groeiplaats is een "aangepaste" populatie, die dus binnen zijn gegeven genetische mogelijkheden weinig of geen met de groeiplaats strijdige eigenschappen meer heeft, en er de grootste overlevingskansen en "fitness" heeft. Selectie ter plaatse is daarvoor geen absolute voorwaarde: een populatie kan een passende genetische samenstelling al van elders meegebracht hebben. In het Engels heet dat "pre-adapted".

Autochtone populaties: genetische diversiteit en aangepastheid

Vanuit natuurbehoudsoogpunt zijn, zo zou men kunnen stellen, de ijstijden de meest betreuenswaardige gebeurtenis van de laatste miljoen jaar. Het aantal daardoor uitgeroeide soorten planten is enorm. Ook vele tientallen boomsoorten overleefden deze periode niet, andere overleefden slechts in enkele zuidelijk gelegen refugia, ongetwijfeld sterk genetisch verarmd. De rekolonisatie van de vrijkomende delen van Europa in het holoceen kan echter ook niet zonder genetische verliezen plaatsgevonden hebben. De lange reeks van gebeurtenissen na het moment dat de soort zijn refugium verliet zal gemaakt hebben dat de natuurlijke populatie die hier nu is (of zou horen te zijn) onderweg allerlei genen verloren moet hebben die hem hier en nu heel best te pas waren gekomen, die hem een grotere "fitness" of een betere genetische aangepastheid hadden gegeven. Theoretisch kan men aannemen dat we hier de best mogelijke populatie hadden gekregen als er voldaan was aan drie voorwaarden, en wel als de soort vanuit zijn enige refugium over een breed front naar ons toe was gemigreerd, resp. in een gemeenschappelijk front als er meer refugia waren, en via milieus die gelijk zijn aan ons huidige milieu, of anders via een mooie gladder gradiënt. Alleen dan zou de lokale populatie de kans gehad hebben uit het totale genarsenaal van de soort die genen te selecteren die hem ter plaatse de best mogelijke aangepastheid geven. Maar de praktijk kan er heel anders uitgezien hebben.

Misschien stamt onze populatie wel uit het verkeerde refugium, zodat hij van het begin af aan suboptimaal was. Het is ook heel goed mogelijk dat de migratie niet geleidelijk over een breed front verliep, maar met sprongen, waarbij een verre voorpost, gebaseerd op een klein aantal individuen, "stichters", na vermenigvuldiging weer kleine aantallen individuen leverde voor een volgende verre sprong. Door dit herhaalde

steekproefeffect, "genetic drift" geheten, kan een aanzienlijke, toevallig bepaalde genetische vernauwing of verschuiving van de populatie optreden, en kunnen onderweg veel genen, ook nuttige, verloren gaan. Nu we de laatste tijd binnen een ecosysteem veel meer oog krijgen op het door het toeval bepaalde of "stochastische" aandeel in de spontane processen, moet het niet moeilijk vallen ons te realiseren dat ook in de genetische samenstelling van een lokale autochtone populatie toevalsprocessen een rol gespeeld kunnen hebben – met andere woorden, dat zijn genetische aanpassing aan zijn groeiplaats niet optimaal hoeft te zijn.

Zeker niet vervuld is de derde voorwaarde: tussen het moment dat de populaties het refugium verlieten en nu zijn ze aan heel andere toestanden blootgesteld geweest dan de huidige. Soms waren die beter dan de huidige: in het Atlanticum, toen de linden heersten op de Veluwe en in Drente, waren de bodems vruchtbaarder en het klimaat gunstiger dan nu. Erger is dat de soorten soms door "flessehalzen" aan ongunstiger milieu-omstandigheden heen moesten, en zo veel van hun genetisch kapitaal verloren. Het best bekende voorbeeld daarvan is de fijnspar in Midden-Zweden. Alle tekenen wijzen erop dat de lokale populatie afkomstig is van een Russische oorsprong, die Zweden bereikt heeft "om de noord", dus via Finland, ten noorden van de Botnische golf langs. Op die lange tocht moet de soort bovendien door vrij marginale klimaten heengegaan zijn, en zo allerlei eigenschappen verloren hebben die hem in het vrij gunstige klimaat van Midden-Zweden goed te pas hadden kunnen komen. Feit is in elk geval dat herkomsten uit de Karpathen reeds als eerste generatie in Midden Zweden voldoende aangepast zijn aan het klimaat en veel harder groeien. Daar voor bomen snelle groei ook een fitnessfactor is (Heybroek 1974), kunnen we constateren dat de autochtone Zweedse sparren, ook biologisch gezien, niet de lokaal best mogelijke populatie vertegenwoordigen. In het algemeen kunnen we stellen dat een natuurlijke lokale populatie zo goed als het ging aangepast is aan alle milieu-omstandigheden waar hij in het verleden doorheen gegaan is, en zich (soms pas sinds kort) bezig is aan te passen aan zijn huidige omstandigheden – en dat dus met een mogelijk te beperkt uitgangspotentieel aan genen. Het is goed daarbij te bedenken dat het milieu nooit statisch maar altijd veranderend is geweest – al heeft de mens met zijn import aan pathogenen, verhoging van CO₂-gehalte van de lucht, de luchtverontreiniging en andere ingrepen in het milieu wel een veel hogere versnelling aan de dynamiek gegeven.

Er is een andere reden, waarom de lokale populatie, ook biologisch gezien, soms niet de lokaal best mogelijke populatie is. Natuurlijke populaties vertonen soms

(of vaak?) een zekere graad van inteelt, wat de groei-kracht en de "fitness" benadeelt. We moeten daarbij niet in de eerste plaats denken aan planten ontstaan uit zelfbestuiving: die komen in de verjongingen, ondanks de veel optredende zelfincompatibiliteit wel voor, maar zijn gewoonlijk zoveel inferieur aan de andere zaailingen dat ze waarschijnlijk grotendeels tijdens de opstandsontwikkeling verdwijnen (Yeh e.a. 1983). Eerder moeten we denken aan neef-nichtkruisingen, die zeer vruchtbaar kunnen zijn door het ontbreken van incompatibiliteitsmechanismen, en die een geringere inteeltdepressie hebben dan zelfbestoven planten, zodat ze relatief vaak in de boomlaag terecht zullen komen.

Twee mechanismen helpen daarbij. Ten eerste is het wel zo dat stuifmeel tientallen kilometers ver kan vliegen, maar de percentages pollenkorrels die dat halen zijn microscopisch klein. Feit is dat een boom in het bos gewoonlijk grotendeels door zijn burens bestoven wordt (zie bijv. Langner 1952), zodat bomen die in het natuurlijk bos bij elkaar staan, relatief vaak gemeenschappelijke ouders of voorouders hebben. Bestuiven zij elkaar, dan geeft dat een zekere mate van inteelt. Ten tweede is het misschien zo dat in het onregelmatige natuurlijke bos de concurrentie tussen genotypen geringer is dan in een gelijkjarig bos, geheel in tegenstelling tot wat vaak gedacht wordt. In een gelijkjarige

verjonging of opstand heerst nl. een felle selectieslag die te scherper is naarmate de uitgangspositie (leeftijd, plantafstand, aanslag) homogener is. Een iets zwakkere groei dan die van de buurbomen wordt meteen afgestraft: het langzamer groeiende genotype raakt progressief verder achter en verdwijnt. In een onregelmatige verjongingssituatie heerst daarentegen sterk de toevalsfactor van "wie eerst komt eerst maalt": de plant die toevallig een voorsprong heeft door een leeftijdsverschil, door minder onkruid of beschaduwing, door een heterogene grond of een snellere start, die kan het vaak redden ondanks een gelijke of zelfs inferieure genetische aanleg. Ook bomen met een lichte graad van inteelt zullen vermoedelijk vaker mee kunnen komen.

Tot dusver hebben wij de biologische criteria gehanteerd van overleven, genetische aangepastheid, fitness. Het zij vergund nu een nieuw criterium in te voeren, nl. een bosbouwkundig. De bosbouwer ziet in zijn veelzijdige bos niet alleen graag dat zijn bomen gezond en aangepast zijn, maar ook dat ze snel groeien en recht zijn. De natuur zorgt daar soms wel voor, soms niet. Geargumenteerd is (Heybroek 1974) dat de natuur zelf ook sterk selecteert op snelle groei en rechtheid in gesloten natuurlijke bossen op goede grond, maar in mindere mate op minder produktieve gronden, en nog veel minder als de bomen van nature



Foto 1 Onder deze omstandigheden werkt de natuurlijke selectie niet ten gunste van genotypen met sterke langaanhoudende hoogtegroe, met rechte stam en late manbaarheid: brede, vroeg bloeiende typen zijn hier in het voordeel.

in vrijstand opgroeien. De bevindingen van Verwey (1985) over de verschillen tussen het ecotype van zwarte elzen in elzenbroekbossen op het veen en het ecotype uit de vruchtbare beekbegeleidende bossen van Twente ondersteunen dit. Op basis van deze gegevens moeten we vrezen dat het autochtone Nederlandse materiaal van groveden, waarvan Fanta (1985) en wij allen het verdwijnen betreuren, misschien wel goed aangepast was aan het klimaat en resistent tegen het schot, maar daarbij langzaam van groei was en krom. De soort groeide in Nederland immers op marginale groeiplaatsen: op stuifzanden, misschien op heiden, op de randen van (tijdelijk) uitdrogende venen, langs vennen. Dit suggereert dat de bomen vaak solitair, in kleine groepjes of in bosranden groeiden – situaties waar snelle groei en een rechte stam geen prae waren, soms zelfs een nadeel. Zeker geen situaties waarin een sterke natuurlijke selectie heerste op sterke, langaanhoudende groei van hoge, rechte bomen met late manbaarheid, zoals in het opgaande bos (foto 1).

Concluderend moeten we stellen dat we niet zonder meer mogen aannemen dat een autochtone populatie de lokaal best mogelijk genetisch aangepaste en dus meest geschikte populatie moet zijn; dat door historie en inteelt zijn genetische diversiteit ingeperkt kan wezen en dat hij bosbouwkundig niet optimaal hoeft te zijn.

Het bovenstaande is een lang requisitoir tegen de mythe dat de autochtone populatie de best mogelijke is. Men zou de slotsom kunnen verwachten dat we die populaties maar moeten vergeten. Het tegendeel is waar. De argumentatie moest alleen maar lang zijn omdat hij nieuw is. Dit doet echter niets af aan het feit dat een autochtone populatie, waar nog aanwezig, een

kostbare zaak is die onvervangbaar is en alle mogelijke bescherming verdient. Hij is een resultante van alle processen die zich ter plaatse hebben afgespeeld, en hij heeft tot dusver getoond hier te kunnen overleven, wat van een willekeurige andere herkomst nog maar moet blijken. Voor de veredelaar is hij een referentiepunt en mogelijk een bron van nuttige genen. De bosbouwer die zo'n bos te beheren krijgt zal zorgvuldig met deze populatie moeten omspringen en al te grote genetische verontreiniging trachten te voorkomen.

Terugkerend naar het hoofdthema van dit artikel echter: de populaties die de veredelaar produceert, hebben, naar men kan aannemen, een veel grotere genetische diversiteit dan de al of niet hypothetische natuurlijke populaties. Nemen wij de groveden als voorbeeld. De zaadopstanden die in de Rassenlijst staan zijn alle geplante opstanden, en leveren dus zaad zonder de inteelt die bij zaad uit natuurlijke opstanden kan voorkomen. Gewoonlijk is die zaadopstand ontstaan uit zaad dat in een regio verzameld is, en niet in een enkele opstand – dat betekent op zichzelf al dat het zaad dat hij produceert een grotere genetische diversiteit heeft dan een autochtone populatie.

Bovendien verschillen de diverse zaadopstanden onderling ook. Vermoedelijk hebben ze gewoonlijk een verschillende genetische achtergrond. Daarmee kunnen we aannemen dat ze samen een aanzienlijk breder genetisch spectrum vertonen dan de gezamenlijke natuurlijke populaties van die soort in Nederland zouden hebben.

Deze variatie tussen-de-zaadopstanden komt, daar het mengen van herkomsten onder de regels van de NAKB niet toegestaan is, in de verjongingen weer tot uiting in variatie-tussen-opstanden. Iets anders ligt dat bij de zaadgaarden; daarin zijn de beste of tenminste



Foto 2 De malebossen met hun kromme bomen zijn mede zo geworden door negatieve selectie: veelal werden de rechte, goedgroeiende bomen gekapt terwijl de kromme bleven staan.

zeer goede representanten uit een groot aantal opstanden (meestal erkende zaadopstanden) bijeengebracht, nadat ze eerst nog een toetsing op aangepastheid, resistentie en groeikracht hadden doorstaan. Dit leidt tot een kunstmatige populatie met een zeer brede genetische diversiteit, en met vermoedelijk allerlei herkomsthybriden; kortom een populatie waarin, naar men kan verwachten, voor een brede reeks van groei- plaatsen en teeltsystemen de voors elk meest geschikte genotypen te vinden zijn. Voorts bestaan verschillende zaadgaarden gewoonlijk ook weer uit verschillende series klonen als uitgangsmateriaal.

De feltelijk aanwezige boompopulaties

Over de genetische constitutie van het Nederlandse bos zoals het nu is, weten we weinig. Er zijn allerlei redenen waarom een nadere studie daarvan wenselijk zou zijn, al is het alleen maar om aan te kunnen geven waar natuurlijke verjonging uit genetische overwegingen is aan te bevelen of te tolereren, of af te raden, maar zover is het nog niet.

Wel is er iets te zeggen over de processen en menselijke ingrepen die de genetische constitutie hebben gemaakt tot wat hij nu is. Ik wil er drie van noemen: uitroeiing, negatieve selectie en import.

Uitroeiing

Van de zware eiken-, iepen- en essenbossen die langs de grote rivieren gestaan moeten hebben is niets overgebleven, en van de ongetwijfeld waardevolle populaties van die soorten resteren hoogstens relictten. De inheemse populatie van *Populus nigra* is vrijwel verdwenen, de populierenveredelaars op De Dorschkamp hebben getracht er nog zoveel mogelijk van te redden en te bewaren. De linden die volgens de palaeobotanici onze hoge gronden bevolkt moeten hebben, zijn volslagen verdwenen, misschien door natuurlijke processen of ook door menselijke activiteiten. Men kan vermoeden dat er vroeger berkenpopulaties waren die een plaats hadden in de verjongingsfasen van de natuurlijke bossen op rijke gronden, en die, net zo als Verwey's Bentheimse ecotype van elzen, alle eigenschappen van een decente bosboom hadden, in tegenstelling tot het extreme pioniertype dat tegenwoordig in de berkenpopulaties overheerst.

Negatieve selectie

Ook waar men kan aannemen dat er nog min of meer autochtone populaties te vinden zijn, kunnen ze nog sterk beïnvloed zijn door de mens. Waar de gebruikers door de eeuwen heen kaptten wat ze konden gebruiken en lieten staan wat ze niet of minder konden ge-

bruiken, daar is een sterke negatieve selectie geweest. We danken er onze boombossen aan (foto 2). Het is te verwachten, maar helaas in Nederland nog niet getoetst, dat ook de nakomelingen van de beuken en eiken uit deze bossen krommer zullen zijn en langzamer zullen groeien dan andere herkomsten. De bomen zijn weliswaar decoratief, en natuurbeschermers zijn er blij mee omdat ze meer niches bieden dan rechte, maar zo heel natuurlijk zijn die ver vormde niet, en het is niet onwaarschijnlijk dat de ver vormde populatie ook een deel van zijn aanpassingsvermogen of genetische flexibiliteit verloren heeft.

Het zal wel niet toevallig zijn dat dit duidelijkste staaltje van negatieve selectie komt uit bossen die in gemeenschappelijk bezit waren. Ook elders kan deze factor een rol van betekenis gespeeld hebben. Het is wel gesuggereerd dat de Drentse eiken slechter van groei en vorm zijn dan de Brabantse tengevolge van lange negatieve selectie, maar zeker is dat niet, andere verklaringen lijken ook mogelijk.

Overigens gaan de bosbouwers van de laatste eeuw op dit punt ook niet vrij uit. Volgens de verhalen hebben bosbeheerders in dennenopstanden, om snel geld te vangen, nogal eens de rechte bomen als palen verkocht en de kromme laten staan, geheel tegen het boekje. Daar we nu weten dat "rechtheid" mede erfelijk bepaald wordt, is zo'n vooropbrengst een vorm van roofbouw op het genekapitaal. Die is te verdedigen als je volgende generatie bos toch weer uit Zundert komt, maar niet acceptabel als je de mogelijkheid van natuurlijke verjonging open wilt houden.

Import

De geschiedenis van de Europese handel in zaad en plantsoen van bosbomen is, zover ik weet, nog niet geschreven. De gegevens die we wel hebben, wijzen erop, dat er sinds oude tijden geweldig met het materiaal gesleept is, over heel Europa. De import van den (en sparren?) in 1544 voor het Mastbos bij Breda, vermoedelijk vanuit Neurenberg, is bekend genoeg. Maar ook inheemse soorten werden aangevoerd. Wie Richens (1983) leest, krijgt de indruk dat zeker sinds de ijzertijd allerlei locale typen van veldiep (*Ulmus carpinifolia* en *procera*) over heel West- en Zuid-Europa van hot naar haar versleept zijn. Schriftelijke gegevens over zulke bewegingen komen uiteraard veel later en blijven schaars. Voor het Haagse bos werden tussen 1470 en 1508 beuken aangevoerd uit Gelderland, het Gooierbos en de Haarlemmerhout. Vanaf 1493 kwamen eiken jaarlijks uit Brabant (dus België?), van 1550-1554 iepen uit Vlaanderen. In 1552 werden 180.000 popels geplant, in 1558 een 158.000 elzen; misschien waren die van een locale herkomst, maar misschien ook niet. Linden kwamen uit Brugge, abelen

populaties en klonen in een zo breed mogelijk gamma. Daar heeft hij nog lange tijd de handen aan vol.

Literatuur

- Beck, M. E. 1971. Het Haagse bos, een sociologische benadering. Rijksplanologische Dienst, Den Haag. 179 pp.
- Campbell, R. K. 1979. Genecology of Douglas-fir in a watershed in the Oregon Cascades. *Ecology* 60 (5): 1036-1050.
- Geerts-Ronner, S. J. 1941. Het bos in Den Haag. Alg. Ver. Natuurbescherming 's-Gravenhage e.o. 96 p.
- Fanta, J. 1985. Ecologische achtergronden van de teelt van groveden in Nederland. *Ned. Bosb. Tijds.* 57 (3) 83-92.
- Heybroek, H. M. 1974. Selection pressures on tree populations in different plant formations. In: Proc. Joint IUFRO Meeting S.02.04.1-3, Stockholm. 271-282.
- Heybroek, H. M. 1976. Chapters on the genetic improvement of elms. In: Better trees for metropolitan landscapes, Symposium Proceedings. USDA For. Serv. Techn. Rep. NE 22, 1976 (202-213).
- Heybroek, H. M. 1982. Monocultures versus mixture: interactions between susceptible and resistant trees in a mixed stand. In: Heybroek, H. M., B. R. Stephan and K. von Weissenberg. Resistance to diseases and pests in forest trees. Pudoc, Wageningen, 326-341. Mededeling Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 199.
- Heybroek, H. M. 1984. Clones in forestry and in nature. *Arboric. Journ.* 8 (4): 275-286.
- Heybroek, H. M. 1985. Veredelen van bomen, vandaag en morgen. *Ned. Bosb. Tijds.* 57 (2): 37-42.
- Heybroek, H. M. & G. van Tol. 1985. Experiences with genetically mixed forest plantations in The Netherlands. *Forest Ecology and Management* 12 (3/4): 155-162; Mededeling Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 224.
- Hunt, R. S., E. von Rudloff, M. S. Lapp and J. F. Manville. 1985. White pine blister rust in British Columbia III. Effects on the gene pool of Western White Pine. *For. Chron.* 61 (6): 484-488.
- Koop, H. J. 1986. Omvormingsbeheer naar natuurlijk bos: een paradox? *Ned. Bosb. Tijds.* 58 (1): 2-11.
- Lange, C. J. de 1985. De bosbouwer denkt er het zijne van. *Ned. Bosb. Tijds.* 57 (2): 43-47.
- Langner, W. 1952. Die diagnostische Bedeutung eines Aurea-Faktors bei *Picea abies* für die genetisch wirksame Pollenverbreitung. *Zeits. Forstgenetik* 2 (1) 21-22.
- Libby, W. J. 1982. What is a safe number of clones per plantation? In: Heybroek, H. M., B. R. Stephan and K. von Weissenberg. Resistance to disease and pests in forest trees. Pudoc Wageningen, 342-360.
- Neale, D. B. 1985. Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas-fir in southwest Oregon. *Forest Sci* 31 (4): 995-1005.
- Oosten-Slingeland, J. F. van. 1973. Uit de geschiedenis van het Middachterbos. *Ned. Bosb. Tijds.* 45 (9): 246-257.
- Rehfeldt, G. E., R. J. Hoff and R. J. Steinhoff. 1984. Geographic patterns of genetic variation in *Pinus monticola*. *Bot. Gaz.* 145 (2): 229-239.
- Richens, R. H. 1983. Elm. Cambridge etc., 347 p.
- Silen, R. and N. L. Mandel. 1984. High resolution maps of genetic variation. *Tree Improvement News* 45, March 1984: 1-5.
- Valen, L. van. 1960. Nonadaptive aspects of evolution. *Amer. Naturalist* 96, 305-308.
- Verwey, J. A. 1986. Comparisons between a pioneer and a forest ecotype of *Alnus glutinosa*. *Plant and Soil* (in press).
- Woldendorp, J. W. 1985. Planten in een veranderende wereld: genetische, fysiologische en morfologische aanpassingen aan het milieu. *Vakblad Biologen* 65 (11): 248-253.
- Wolterson, J. F. 1972. Veredelingsaspecten van *Pinus sylvestris* in Nederland. *Ned. Bosb. Tijds.* 44 (3): 68-77; Mededeling Stichting Bosbouwproefstation "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 125.

Zie voor genetische verliezen bij migratie vanuit refugia ook König, A. 1986. Ueber genetische Ressourcen bei der Fichte. *Allgemeine Forstzeitschrift* 41 (18): 425-427.