

Genetische variatie van zomereik in een aanplant en een spontane verjonging

In Nederland zijn de meeste eikenbossen aangeplant. Soms is daar lokaal materiaal voor gebruikt, maar vaak is het plantmateriaal opgekweekt in Nederlandse kwekerijen, uit zaden die zijn verzameld in laanbeplantingen. In deze laanbeplantingen is veel genetisch materiaal aanwezig dat is geïmporteerd vanuit Oost-Europa. Ook de spontaan gevestigde eiken in het Nederlandse bos zijn vaak nakomelingen van deze aangeplante eiken. Dit roept de vraag op of de genetische samenstelling van onze beheerde eikenbossen afwijkt van natuurlijke eikenbossen.

Genetische variatie; een voorwaarde voor duurzaamheid

Het vermogen van een soort om zich aan te passen aan veranderende omstandigheden wordt, onder andere, bepaald door het niveau en de structuur van de genetische variatie binnen en tussen populaties van de soort. In het algemeen kan worden gesteld dat planten een grote genetische variatie instandhouden, maar de grootste variatie wordt aangetroffen bij bomen (Hamrick et al., 1992). Bomen lijken dus baat te hebben bij het instandhouden van een grote genetische variatie, mogelijk omdat zij tijdens hun leven te maken kunnen krijgen met veel veranderingen in hun leefmilieu. Bossen met een groot vermogen om zich aan te passen aan veranderende omstandigheden

kunnen duurzaam worden genoemd.

Uit eerder onderzoek naar de genetische variatie binnen natuurlijke eikenbossen in Nederland is vastgesteld dat de genetische variatie inderdaad groot is. Dit ondanks het feit dat de natuurlijke, autochtone zomer- en wintereiken zeldzaam zijn en veelal in kleine lokale populaties voorkomen. De genetische verschillen tussen zomer- en wintereik zijn echter klein en tussen verschillende lokale populaties van zomereik is helemaal geen verschil te vinden. Eén van de verklaringen voor de overeenkomstige genetische variatie is de frequente uitwisseling van genetisch materiaal; niet alleen tussen populaties maar ook tussen de zomer- en de wintereik (Van Dam et al., 2001).

Kan het beheer een effect hebben op de genetische variatie?

Natuurlijk heeft het bosbeheer effect op de genetische samenstelling van bossen. Dit besef heeft de richtlijnen voor het beheer altijd sterk bepaald. Snelle groei, betere vorm en ziekteresistentie zijn slechts enkele voorbeelden van genetische eigenschappen waarmee de beheerder rekening houdt. Ook bij de aanplant van eikenbossen wordt rekening gehouden met de genetische kwaliteit, door gebruik te maken van herkomsten die geselecteerd zijn op basis van deze gunstige eigenschappen (Kranenburg & De Vries, 1999). Selectie op een beperkt aantal kenmerken zou de genetische variatie binnen de geselecteerde groep kunnen beïnvloeden.

Steeds vaker worden bossen niet meer aangeplant maar wordt gebruik gemaakt van spontane verjonging. Zo worden bijvoorbeeld spontaan gevestigde eiken gebruikt voor de omvorming van gelijkjarige dennenbossen naar ongelijkjarige gemengde bossen. In deze eiken heeft geen gerichte selectie plaatsgevonden maar ze zijn mogelijk afkomstig van slechts enkele bomen en zouden om die reden een geringe variatie bezitten. Het voorgaande roept de volgende twee vragen op:

- 1) Hebben spontaan verjongde eikenbossen een andere genetische samenstelling dan aangeplante eikenbossen?
- 2) Hebben beheerde bossen een andere genetische samenstelling dan natuurlijke bossen?

Om deze vragen te kunnen beantwoorden werd de genetische variatie in een aangeplant bos en een spontane verjonging beschreven en werden de gevonden waarden voor de genetische variatie vergeleken met de genetische variatie die in eerder onderzoek werd vastgesteld in een natuurlijk bos.

Hoe is de genetische variatie onderzocht?

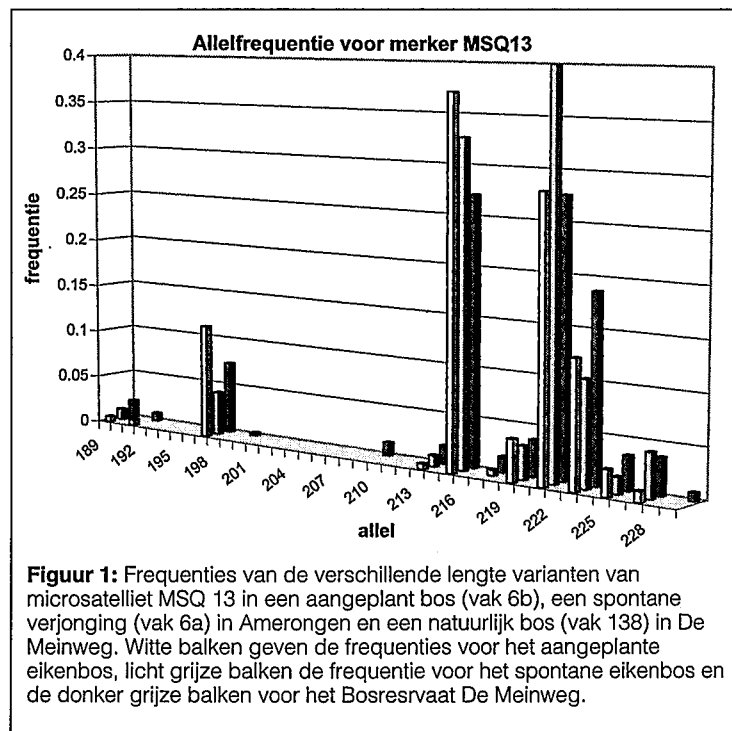
Tot voor kort was het niet goed mogelijk om de genetische variatie goed te beschrijven. Met de introductie van DNA technieken kan de genetische variatie objectief en in detail worden beschreven. Eén van de technieken die vooral geschikt is voor het beschrijven van de genetische variatie binnen populaties is de DNA techniek microsatelliet ana-

lyse (zie voor verdere uitleg over deze techniek Bakker & Van Dam, 1999). Deze techniek is gebruikt om de genetische variatie van de spontane verjonging van zomereik (Amerongen, vak 6a) en de jonge aanplant (Amerongen, vak 6b) nader te analyseren. In beide vakken werden 100 bomen bemonsterd en geanalyseerd. De genetische variatie van beide objecten wordt vergeleken met de genetische variatie in zomereiken uit het Bosreservaat De Meinweg. Een beschrijving van de bospercelen die in dit onderzoek zijn gebruikt geeft Van Dam en Van Hees (2000).

Genetische variatie binnen en tussen brongebieden

Tijdens de laatste ijstijd was het in bijna heel Europa te koud en te droog voor eiken. Kleine groepjes eiken overleefden de ijstijd in Zuid-Spanje, Italië en de Balkan. Deze "refugia" lagen zeer geïsoleerd van elkaar en daardoor konden verschillen ontstaan in de genetische eigenschappen van de drie brongebieden. Toen het klimaat veranderde migreerden de eiken vanuit de zuidelijke refugia (brongebied) naar het Noorden.

Inmiddels weten we dat het DNA dat in de bladgroenkorrels zit van eiken uit de drie brongebieden verschillend is en dat we met behulp van de analyse van deze verschillen kunnen bepalen uit welk brongebied eiken oorspronkelijk afkomstig zijn. De eiken die nu voorkomen in Nederland stammen via de moederlijke lijn af van bomen die tijdens de laatste ijstijd in Spanje, Italië en de Balkan verbleven. Bomen die tot de Spaanse en Italiaanse lijn behoren zijn voor Nederland autochtone eiken. De voorouders van deze bomen zijn na de laatste ijstijd spontaan naar Nederland gemigreerd en zij vormen



Figuur 1: Frequenties van de verschillende lengte varianten van microsatelliet MSQ 13 in een aangeplant bos (vak 6b), een spontane verjonging (vak 6a) in Amerongen en een natuurlijk bos (vak 138) in De Meinweg. Witte balken geven de frequenties voor het aangeplante eikenbos, licht grijze balken de frequentie voor het spontane eikenbos en de donker grijze balken voor het Bosreservaat De Meinweg.

de genenbronnen van de soort. Eiken die oorspronkelijk uit de Balkan komen zijn hier zeer waarschijnlijk door de mens ingevoerd en zijn dus niet autochtoon (Van Dam & De Vries, 1998; Van Dam & Van Hees, 2000).

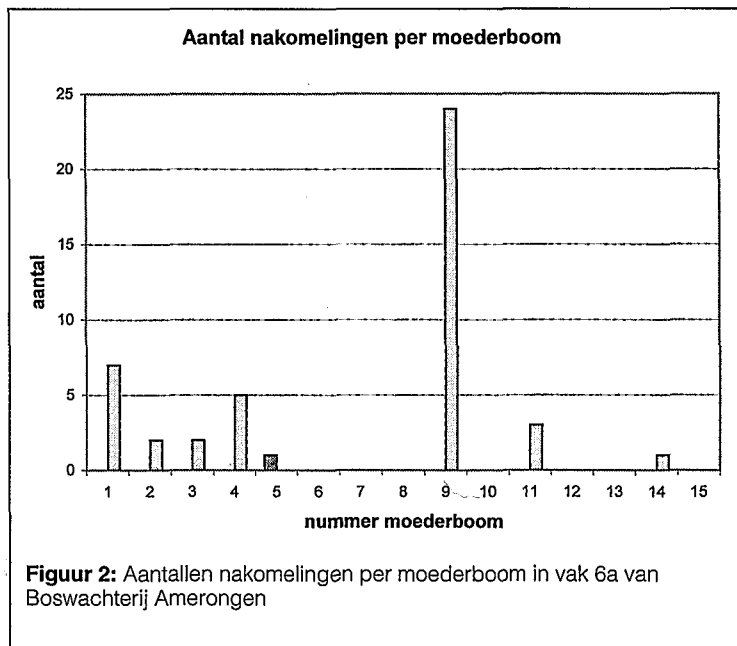
In de twee proefobjecten komen bomen voor uit de verschillende herkomstgebieden. Om de genetische variatie binnen de vakken te kunnen onderzoeken is het noodzakelijk om eerst na te gaan of er geen genetische verschillen bestaan tussen de bomen uit de verschillende brongebieden. Als dat zo is dan zouden verschillen tussen de aangeplante opstand en de natuurlijke verjonging ten onrechte worden toegeschreven aan het beheer. Om dit na te gaan zijn 20 bomen per brongebied met elkaar vergeleken. Uit deze analyse blijkt dat er geen significante verschillen kunnen worden aangetoond tussen de bomen die afstammen van bomen uit de brongebieden.

Diversiteit binnen de aangeplante opstand, de spontane verjonging en een natuurlijk bos

Nu is aangetoond dat er geen verschillen bestaan tussen de afstammelingen van bomen uit de drie brongebieden, kan de genetische variatie binnen de aangeplante opstand en de natuurlijke verjonging worden geanalyseerd.

In de aangeplante eiken en de spontaan gevestigde eiken is de genetische variatie hoog en er worden geen significante verschillen aangetoond in de genetische variatie binnen beide vakken. De genetische variatie in beide populaties is vergelijkbaar met de variatie binnen het natuurlijk eikenbos in het bosreservaat De Meinweg.

Dit betekent dat alle bomen die in dit onderzoek geanalyseerd zijn veel identiek genetisch materiaal bezitten en verwant zijn aan elkaar. Hoe dat mogelijk is wordt



besproken in de paragraaf "Conclusies en adviezen voor het beheer".

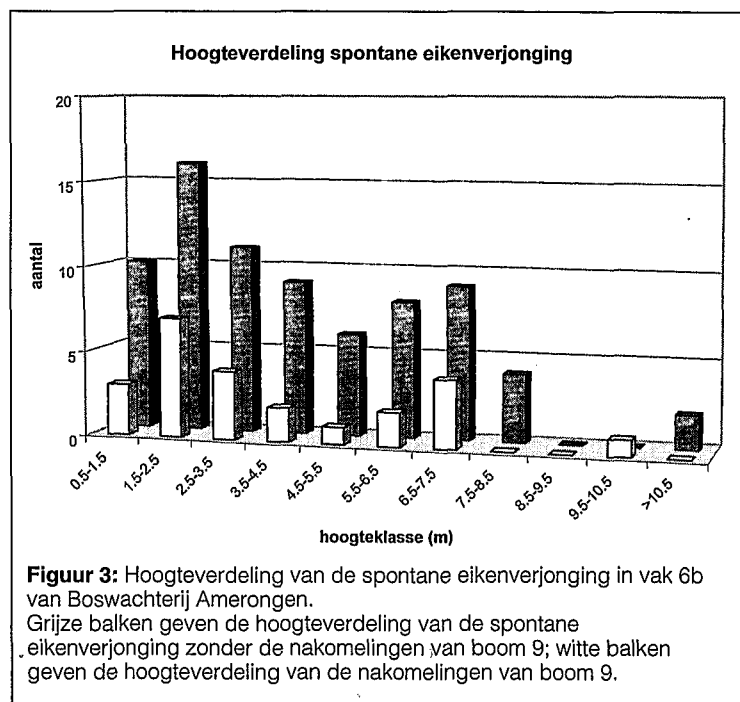
Ouderschapsanalyse

Microsatellieten van eik zijn zeer variabel en daardoor hebben individuele bomen vaak een uniek genetisch patroon. Daardoor is de techniek ook geschikt om ouderschapsanalyse uit te voeren. Als eikels die afkomstig zijn van één boom worden geanalyseerd dan kan vaderschapsanalyse meer gedetailleerde informatie geven over de bijdrage van de vaderbomen aan het nakomelingschap en over de verspreiding van genetisch materiaal via stuifmeel (Bakker & Van Dam, 1999). Maar van jonge bomen in het bos is noch de moeder noch de vader bekend. Met behulp van deze techniek kunnen de ouders van de jonge bomen worden opgespoord. Zo kan meer informatie worden verkregen over de zaadverspreiding. De onderzochte spontane verjonging van zomereik is geschikt voor ouderschapsanalyse. Het

vak wordt aan twee zijden omsloten door eikensingels en deze bomen hebben zeer waarschijnlijk de eikels geleverd voor de verjonging. Van deze singels zijn

15 bomen met microsatellieten gekarakteriseerd om na te gaan of ze de moeders van de jonge bomen kunnen zijn. Zo wordt het mogelijk om na te gaan in welke mate bomen een bijdrage hebben geleverd aan de spontane eikenverjonging.

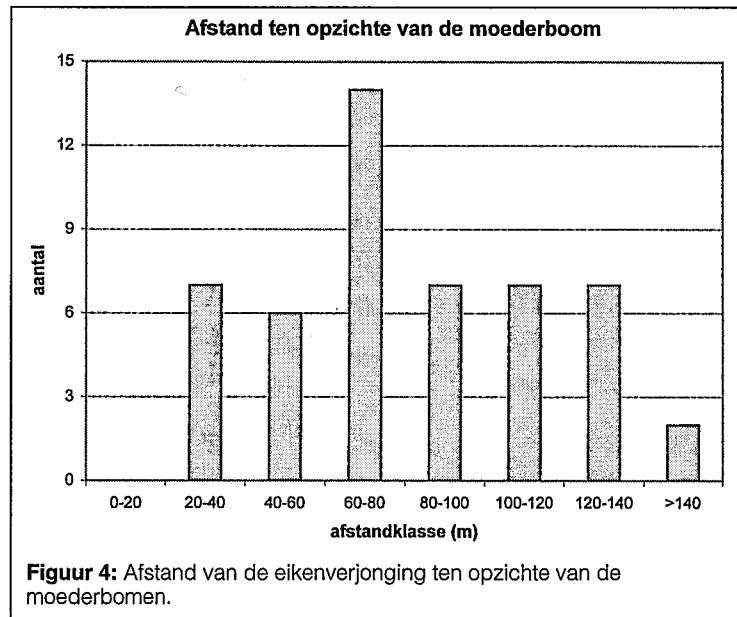
Van 45 zomereiken in de spontane verjonging kon de moeder gevonden worden binnen de 15 onderzochte eiken uit de aangrenzende singels. Aangezien niet alle bomen uit de singels zijn onderzocht, betekent dit natuurlijk niet dat de overige 55 nakomelingen niet afkomstig zijn uit deze singels. Het aantal nakomelingen per boom staat weergegeven in figuur 2. In deze figuur is te zien dat niet alle moederbomen in dezelfde mate hebben bijgedragen aan de verjonging. Maar liefst 24 van de 100 bomen hebben boom 9 als ouder. De lengte van de bomen in de spontaan gevestigde verjonging kan gezien worden als een indicator voor de leeftijd van de bomen. Uit



figuur 3 blijkt dat de lengteverdeling van de nakomelingen van boom 9 niet afwijkt van de lengteverdeling van de nakomelingen van de overige moederbomen. Dit is een duidelijke aanwijzing dat boom 9, vanaf de eerste vestiging van de eikenverjonging tot nu, een dominante rol in de verjonging heeft gespeeld. Wat deze boom zo succesvol maakt is niet duidelijk. Mogelijk is het een boom die regelmatig en veel zaad draagt. Amerikaans onderzoek aan eiken laat zien dat er over een periode van 10 jaar grote verschillen bestaan in zaadproductie. De drie meest productieve Amerikaanse eiken nemen ca 15% van de totale eikelproductie van 120 dominante en co-dominante eiken voor hun rekening (Healy et al, 1999). Het is natuurlijk ook mogelijk dat de nakomelingen van boom 9 beter aan de lokale omstandigheden zijn aangepast, waardoor de sterfte lager is dan bij nakomelingen van andere moederbomen. De gegevens van de ouderschapsanalyse zijn gebruikt om de verspreidingsafstand van eikels in beeld te brengen (fig. 4). De afstanden tussen de nakomelingen en hun moeder varieerden van 23-160 m. De gemiddelde afstand tussen de eikels en de moederbomen is ongeveer 80 meter. Deze afstanden geven aan dat vooral muizen voor de verspreiding van de eikels verantwoordelijk zijn (Verlinden, 1995). Vlaamse gaaien verspreiden de eikels meestal over grotere afstanden.

Conclusies en adviezen voor het beheer

In dit onderzoek is aangetoond dat de genetische variatie binnen een aangeplante, een spontaan verjongd en een natuurlijk eiken bos groot is. Bijna ieder boom heeft een unieke genetisch patroon. Zelfs selectie op een be-



Figuur 4: Afstand van de eikenverjonging ten opzichte van de moederbomen.

perkte set kenmerken, zoals die is toegepast op de bomen uit het aangeplante bos, of op het geringe aantal moederbomen dat bijdraagt aan een verjonging, heeft geen effect op de genetische variatie. Hierbij moet wel voor ogen gehouden worden dat deze conclusie gebaseerd is op de analyse met een beperkte set microsattelieten. Verder onderzoek zal duidelijk moeten maken of deze resultaten bevestigd worden door analyses met meer merkers. De eerste resultaten geven aan dat de conclusies niet veranderen.

Op basis van de resultaten wordt geconcludeerd dat het beheer geen aantoonbaar effect heeft op de genetische variatie en dat, vanuit genetische oogpunt, beheerde bossen even duurzaam kunnen zijn als natuurlijke eikenbossen.

De grote genetische variatie binnen bossen en het ontbreken van significante verschillen tussen natuurlijke en beheerde bossen wordt veroorzaakt door de intensieve uitwisseling van genetisch

materiaal. Bossen die meer dan 100 km van elkaar liggen wisselen genetisch materiaal uit (Van Dam & Bakker, 2001). Uit de ouderschapsanalyse blijkt dat de eikels wel "ver van de boom" kunnen vallen. Deze afstand (tot 160 m) valt echter in het niet bij de afstanden die het stuifmeel kan overbruggen. Tijdens de bloeitijd van de eiken hangt er, bij wijze van spreken, een wolk eikenstuifmeel boven Nederland.

Uit de ouderschapsanalyse blijkt dat één boom bestoven wordt door veel vaders. Hoeveel bomen hebben bijgedragen aan het nakomelingschap is niet precies uit te rekenen maar het zijn er mogelijk tientallen geweest. Een nog onbekend mechanisme veroorzaakt dat eiken bij voorkeur kruisen met bomen die niet dicht in de buurt staan (Bakker & Van Dam, 1999).

Zelfs als een bos bestaat uit nakomelingen van slechts enkele bomen, dan is door de bijdrage van de vele vaders de genetische variatie groot. Dit hele proces garandeert een hoge genetische variatie binnen eiken. Maar

de consequentie is tevens dat de bomen uit een aangeplant bos genetisch materiaal kunnen uitwisselen met bomen in autochtone bossen. Nakomelingen van autochtone bomen bezitten dus voor een klein of groter gedeelte genetisch materiaal van geïmporteerde eiken uit de Balkan. De genetische kwaliteit van de moeders bepaalt natuurlijk de kwaliteit van de nakomelingen, maar door de bijdrage van de vele, onbekende vaders is de kwaliteit niet op voorhand te voorspellen.

De bijdrage van de verschillende moederbomen aan de nieuwe generatie eiken is niet gelijk. Slechts één enkele moederboom heeft een kwart van de nakomelingen geleverd. Deze boom levert dus een grote bijdrage aan het nageslacht en heeft dus een grotere fitness. Kortom: het is vrijwel onmogelijk in het veld een voorspelling te doen wie de moederboom van een jonge eik is of

een voorspelling te doen in welke mate een potentiële moederboom aan de volgende generatie zal bijdragen.

Of de vermenging van autochtoon en niet-autochtoon genetisch materiaal consequenties heeft voor de vitaliteit en de duurzaamheid van eiken in Nederland zal worden onderzocht in een nieuw 4-jarig onderzoeksproject dat per 1 januari 2001 van start gaat.

Literatuur

- Bakker, E.G. & B.C. Van Dam, 1999. Vaderschapsanalyse bij eik: eikenstufmeel komt van ver. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 71(1): 35-38.
- Dam, B.C. van, A. Oosterbaan & S.M.G. de Vries, 1996. Nieuw onderzoek aan Nederlandse eiken. Behoud van inheemse bomen. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 68(5): 190-193.
- Dam, B.C. van & S.M.G. de Vries, 1998. In de voetsporen van de eik, postglaciale herkolonisatie-routes.

De Levende Natuur 99(1): 38-41.

Dam, B.C. van & A.F.M. van Hees, 2000. Invloed van de bosbouwpraktijk op de genetische samenstelling van eikenbossen. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 72(4): 144-148.

Dam, B.C. van & E.G. Bakker, 2001. Diversiteit in gemengde populaties van Zomer- en Wintereik. De Levende Natuur (aangeleverd).

Hamrick, J.L., M.J.W. Godt & S.L. Shernan-Broyles, 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forest* 6: 95-124.

Healy, W.M., A.M. Lewis & E.F. Boose 1999. Variation of red oak acorn production. *Forest Ecology and Management* 116:1-11.

Kranenborg, G. & S.M.G. de Vries, 1999. Provenance research, *Quercus robur* in De rips. Institute for Forestry and Nature research, Wageningen. IBN report 99/4.

Verlinden, R. 1995. Zaadpredatie en -verspreiding van eikels door muizen. Doctoraal scriptie Faculteit van Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen, Universiteit van Gent.

BERICHTEN

Eerste 'European Treeworkers' geslaagd

In november heeft het eerste Europese certificeringsexamen voor boomverzorging plaats gehad bij IPC Groene Ruimte in Arnhem. van de twaalf kandidaten die aan het examen deelnamen zijn er zeven geslaagd. Zij hebben het certificaat 'European Treeworker' ontvangen.

De kennis en vaardigheid van de kandidaten werd getest in vier examendelen: theorie, praktijk, mondeling en simulatie. Aan de orde kwamen onderdelen als het uitvoeren van werkzaamheden in en aan bomen, de kwaliteit van het plantmateriaal, de wijze van aanplant, het functioneren van de boom als organisme en kennis van de meest voorkomende organismen die op of van bomen leven, zoals schimmels, bacteriën en virussen.

Het examen werd afgenomen door medewerkers van NVB (Nederlandse Vereniging van Boomverzorgende bedrijven), KPB (kring Praktiserende Boomverzorgers), IPC Groene Ruimte en vier buitenlandse afgevaardigden namens de European Arboricultural Council.

Het certificaat 'European Treeworker' is ontwikkeld met steun van de Europese Gemeenschap in het kader van het Leonardo da Vinci-programma. De doelstelling was een certificeringskader neer te zetten, afgestemd op de nationale situaties van de deelnemende landen aan het AWEB-project (Ausbildungsprogramm zum Europäischen Baumpfleger). Voor Nederland is IPC Groene ruimte de deelnemer in dit project.

In april van dit jaar zal het volgende examen weer afgenomen worden bij IPC Groene Ruimte.