

Zaad
232.311

Factoren die de zaadproductie van bomen beïnvloeden; Analyse, prognose en consequenties voor de praktijk*

Factors affecting the seed production of trees; analysis,
forecasting and consequences for forestry practice

J. G. A. la Bastide en C. L. H. van Vredenburg
Bosbouwproefstation

Inleiding

De meeste naald- en loofhoutsoorten voor de bosbouw worden uit zaad geteeld en het behoort dan ook geen betoog dat, indien men op enige schaal bos wil planten, een geregelde voorziening van boomzaden van groot belang is.

Hesselink (1921) wees vijftig jaar geleden reeds op de noodzaak een inzicht te verkrijgen in de factoren die de voorziening van boomzaden beïnvloeden. Het is mede aan hem te danken geweest dat in 1921 begonnen werd met het verzamelen en berichten van oogstgegevens van de voor de Nederlandse bosbouw belangrijke houtsoorten. Deze oogsttaxaties zijn zonder onderbreking tot op heden uitgevoerd en hoewel in 1931 (Geerling, 1931) een wijziging werd gebracht in de methodiek met betrekking tot de numerieke waardering van deze opbrengstschattingen, geven de oogstprognoses een zeer waardevol inzicht in de kegel- en zaadrecht van onze belangrijkste houtsoorten gedurende een halve eeuw.

Uit deze gegevens blijkt duidelijk dat zgn. "oogstjaren", jaren met veel zaad, bij iedere houtsoort onregelmatig voorkomen en bovendien sterk uiteenlopen. Bij de Pinus soorten is ieder jaar wel een kleine oogst te verwachten en goede tot zeer goede oogsten liggen niet meer dan vijf tot zes jaar langer. Bij douglas liggen goede oogsten tien jaar en langer uiteen en komen matige oogstjaren weinig voor. Dit heeft belangrijke consequenties voor de zaadvoorziening, vooral nu er voor verschillende houtsoorten in Nederland zaadopstanden zijn aangewezen en men steeds meer inheems selectiezaad gaat gebruiken. Geen of onvoldoende oogsten en ontoereikende voorraden betekenen dat men herkomsten moet importeren waaraan, zoals bekend, grotere risico's verbonden zijn.

Weersomstandigheden gedurende een of meer fasen van de voortplantingscyclus vormen een van de belangrijkste uitwendige factoren die de zaadproductie van bomen beïnvloeden. Deze invloeden doen zich vermoedelijk in meer of mindere mate gelden over de

Summary

The article summarizes previous work (la Bastide and van Vredenburg, 1970) on the influence of meteorological factors on the cone and seed crops of ten forest species growing in the Netherlands over a 37-year period. Certain suggestions are made to allow future seed crop estimates to be made with as little bias as possible.

gehele periode vanaf het tijdstip dat de aanleg der knoppen plaats vindt tot het ogenblik dat het zaad uit de bomen valt (Matthews, 1963).

Vele houtsoorten in de gematigde luchtstreken leggen jaarlijks generatieve knoppen aan, die in het jaar daarop zaad kunnen leveren. Een voorbeeld is de douglas die, gerekend van de aanleg van de bloei-knoppen tot aan de zaadval, een voortplantingscyclus heeft van zeventien maanden. Uitzonderingen vormen o.a. de Amerikaanse eik, waarbij meer dan twee jaar mee gemoeid is en de Pinus soorten met een voortplantingscyclus van drie jaar (zie tabel).

Tabel 1. Enkele fasen in de voortplantingscyclus bij de douglas en groveden; een voorbeeld

opmerkingen remarks	douglas Douglas-fir	groveden Scots pine
aanleg bloei- knoppen primordia initiated	begin april 1969	maart-juli 1969
bloei en bestuiving flowering and pollination	april-mei 1970	maart-april 1972
bevruchting fertilization	juni 1970	juni-juli 1971
zaadval seed fall	aug.-sept. 1970	april-mei 1970

Table 1. Reproductive cycle with Douglas-fir and Scots pine

* Verschijnt tevens als Bericht nr. 72 van het Bosbouwproefstation.

Foto's: Bosbouwproefstation.

Aan de hand van de jaarlijkse zaad- en kegelopbrengstschattingen en meteorologische gegevens van het KNMI te De Bilt over een periode van 38 jaar werd bij een tiental verschillende houtsoorten met behulp van statistische methoden een onderzoek ingesteld naar de invloed van weersomstandigheden (tot uitdrukking gebracht in aantal uren direct zonlicht, gemiddelde temperatuur en totale neerslag per maand) op deze zaad- en kegelprognoses. Dit onderzoek werd in de Engelse taal gepubliceerd (La Bastide en Van Vredenburg, 1970) en het leek gewenst enkele belangrijke conclusies uit dit rapport samen te vatten en kort toe te lichten.

Weersinvloeden

In het algemeen blijken de weersomstandigheden gedurende de zomer, waarin de aanleg der bloeiknop-primordia plaats vindt een belangrijke invloedsfactor te vormen. In feite betekent dit dat de mate van zaad- en kegelopbrengst bij houtsoorten als douglas, fijnspar, inlandse eik, beuk, berk en zwarte els in hoge mate bepaald wordt door het weer reeds een jaar vóór de zaadval, en bij de groveden, Corsicaanse en Oostenrijkse den zelfs twee en een half jaar tevoren. De vragen die op grond van dit resultaat onmiddellijk naar boven komen zijn dan natuurlijk:

- 1 Welke weersomstandigheden zijn in dit verband van belang.
- 2 Hoe precies werken de belangrijkste factoren die de weersomstandigheden bepalen op de zaadontwikkeling.

Jammer genoeg echter zijn de gegevens van de opbrengstschattingen te zeer vertroebeld door allerlei, deels bekende, deels onbekende nevenfactoren en is bovendien onze eigen kennis betreffende de fundamentele fysiologische processen die zich tijdens alle stadia van de vruchtzettingscyclus afspelen ontoereikend om geheel bevredigende antwoorden op deze beide vragen te geven. Wel zijn er aanwijzingen die, onder het nodige voorbehoud, aanleiding mogen zijn tot het uiten van bepaalde veronderstellingen.

ad 1 Zo vermoeden wij ten aanzien van het eerste punt dat de invloed van het weer als volgt geïnterpreteerd kan worden. Er is een gunstige werking van direct zonlicht die zich uit in straling en relatief hoge temperatuur, mogelijk in combinatie met droogte, gedurende of kort na de periode van differentiatie der generatieve knoppen. In ieder geval kon, voor wat betreft de dennen, worden aangetoond dat temperatuur en in het bijzonder zonnestraling in de maand september een significante en positieve invloed heeft op de zaadval die twee en een half jaar later plaats vindt.

Alhoewel ook voor alle andere der onderzochte houtsoorten, met uitzondering van de Amerikaanse eik, de invloed van het weer gedurende de analoge periode, dus tijdens of kort na de differentiatie der knop-

pen, wel vast staat, is een ondubbelzinnige interpretatie van de werking van elk der drie weersfactoren afzonderlijk, of van bepaalde wisselwerkingen tussen hen, vrijwel onmogelijk. Dit vindt o.m. zijn oorzaak in de nauwe onderlinge relaties die tussen deze drie weersfactoren gedurende bepaalde maanden van het jaar bestaan. Wel is uit de literatuur bekend dat er een positieve invloed van de gemiddelde temperatuur en een negatieve invloed van neerslag gedurende de zomer voorafgaande aan het jaar van de bloei en vruchtvorming bestaat bij beuk, douglas, ook vruchtbomen als appel e.d.

ad 2 Ten aanzien van de tweede vraag: hoe werken deze weersomstandigheden dan op de zaadontwikkeling, moeten wij geheel terugvallen op hetgeen bekend is uit de literatuur. Zo weet men dat de primordia bij groveden worden aangelegd in het voorjaar (Stanley, 1958) en dat de geslachtsdifferentiatie plaats vindt eind juli begin augustus (Wareing, 1958). Bij dit onderzoek werd echter vastgesteld dat de invloed der weersomstandigheden het duidelijkst in een latere periode tot uiting komt en wel in september. Vermoed wordt dan ook dat de positieve invloed van zonnestraling en relatief hoge temperatuur op de kegelopbrengst bij dennen geïnterpreteerd moet worden als een negatieve invloed van bewolking en relatief lage temperatuur op de ontwikkeling der generatieve knoppen.

De betekenis van deze, op het eerste gezicht wat spitsvondig aandoende opmerking is, dat ongunstige weersomstandigheden gedurende september, zoals weinig zon en koude er de oorzaak van zouden kunnen zijn dat een in eerste instantie "voldoende" aantal generatieve knoppen voor een groot deel aborteren of terugtransformeren tot vegetatieve knoppen; hetgeen uiteindelijk resulteert in een lage opbrengst twee en een half jaar later.

Ook voor douglas is er aanleiding voor een soortgelijke hypothese. De knoppen bij douglas differentiëren in mei (Silen, 1967), terwijl de invloed van het weer pas nadien (mei tot september) het duidelijkst aan de dag treedt. In feite constateerde Silen zelfs een grote mate van abortie in juli, hoewel hij geen verband legde met weersomstandigheden.

De invloed van de zaad- en kegelopbrengst van voorgaande jaren

Een andere factor die de zaad- en kegelopbrengst in een bepaald jaar zou kunnen beïnvloeden is de zaad- en kegelopbrengst van één of meer voorgaande jaren. Uit het onderzoek is gebleken dat alleen bij douglas, beuk, berk en zwarte els de opbrengst significant en negatief wordt beïnvloed door de zaad- en kegelopbrengst van het direct voorafgaande jaar. Een andere vorm van periodiciteit kon bij geen van de onderzochte houtsoorten worden aangetoond. Ook hier wordt een bevredigende verklaring van het verschijnsel bemoeilijkt door onze gebrekkige kennis van de fysiologie van het



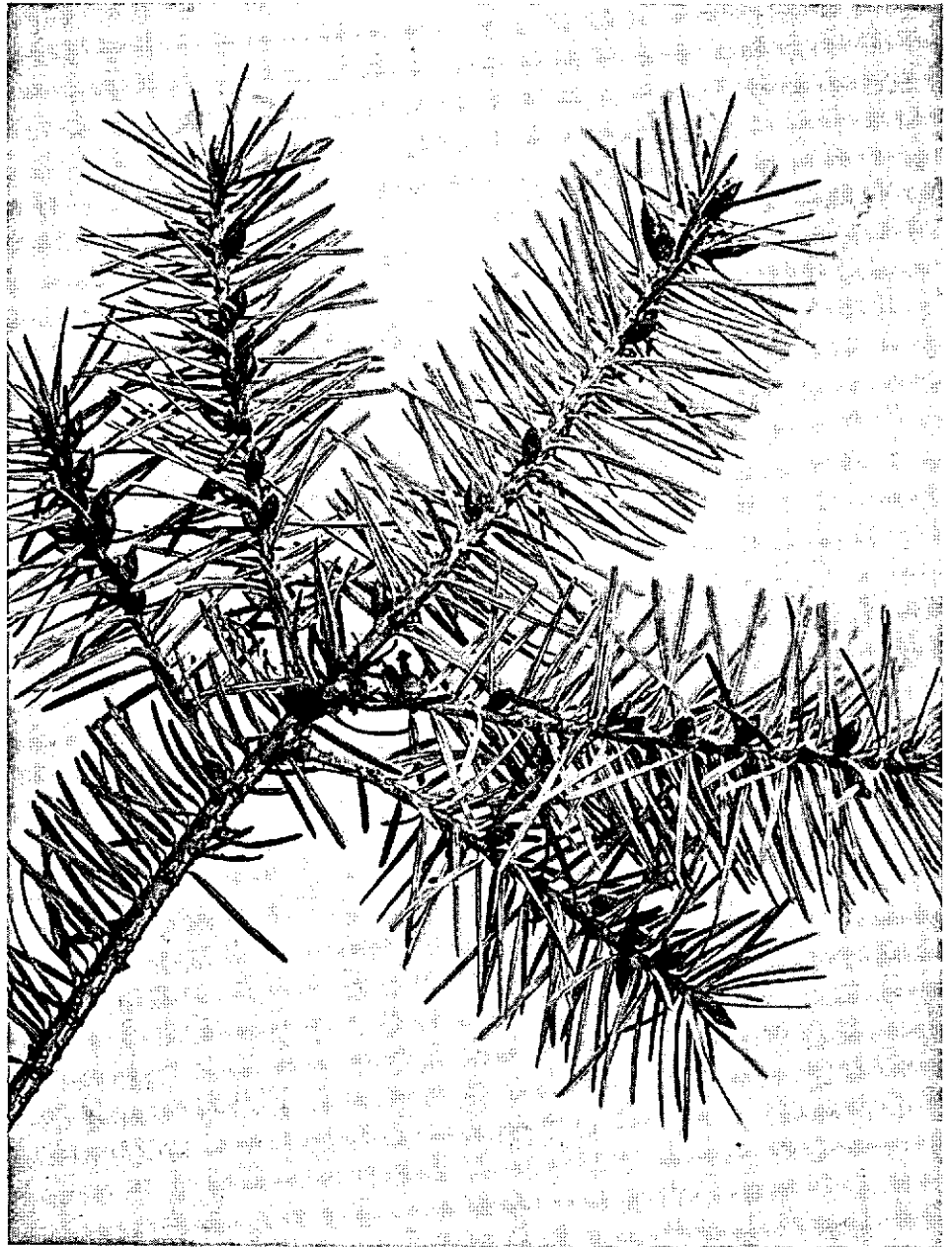
Vrouwelijke bloeiknoppen van douglas.

vruchtzettingsproces.

Bij vruchtbomen is het optreden van elkaar afwisselende grote en kleine oogsten die men "beurtjaren" noemt al lang bekend. Dit verschijnsel wordt waarschijnlijk deels veroorzaakt doordat tijdens de vruchtzetting hormonen ontstaan die de aanleg van bloemknoppen voor het volgend jaar remmen. Zodoende zou een sterke vruchtzetting in 'dit jaar leiden tot weinig bloesem en vrucht in het volgende jaar (Chan en Cain, 1967).

Onbekende invloeden en iets over "onzuivere" schattingen

1 Een zeer opvallend resultaat uit het onderzoek zijn allerlei, deels onverwachte, correlaties tussen de oogsttaxatieseries van verschillende houtsoorten. Zo zijn de opbrengstschattingen van Oostenrijkse en Corsicaanse den zo nauw met elkaar verbonden, dat ten behoeve van het statistische onderzoek beide waarnemingsreeksen werden samengevat tot één



Mannelijke bloeiknoppen van douglas.

reeks en behandeld als *Pinus nigra*. Waar de hoge onderlinge correlatie tussen deze twee nauw verwante houtsoorten nauwelijks verwondering hoeft te wekken, is dit wel het geval bij de eveneens zeer hoge correlatie tussen bijvoorbeeld douglas en beuk. Ten dele moet dit verband een gevolg zijn van het feit dat beuk en douglas beide onderhevig zijn aan "beurtjaren", tot op zekere hoogte "in synchronisatie" gehouden door weersomstandigheden. Dit impliceert dat deze twee botanisch geheel verschillende planten in hun fysio-

logische processen, die leiden tot bloei en zaadvorming, toch in belangrijke mate op dezelfde manier reageren op uitwendige stimuli. (Zie grafiek).

2 Anderzijds is het niet onmogelijk dat er invloeden van 'buiten af een rol kunnen spelen bij het ontstaan van afhankelijke waarnemingsreeksen, als gevolg van andere systematische oorzaken, of ook van de waarnemingstechniek zelf, die geen enkele fysiologische betekenis hoeven te hebben en die de onderzoeker dan op een ernstig dwaalspoor kunnen bren-

gen. Dergelijke afhankelijke waarnemingsreeksen worden in de statistische terminologie "onzuiver", of in het Engels "bias" genoemd. Dit verschijnsel is van voldoende belang om er even bij stil te staan en te illustreren met enkele hypothetische voorbeelden.

Het eerste voorbeeld heeft betrekking op twee verwante houtsoorten; men denke bijvoorbeeld aan Corsicaanse en Oostenrijkse den. In veel boswachterijen komen beide houtsoorten voor. Men kan zich een beheerder voorstellen die, na een paar opstanden van Corsicaanse den gezien te hebben, en druk door allerlei andere noodzakelijke werkzaamheden, licht geneigd is de Oostenrijkse en de Corsicaanse den zijn beheer vrijwel "over één kam te scheren" met de gedachte: "Het zit wel goed, of het is slecht, met de kegels van *Pinus nigra* dit jaar." Gevolg: "bias" in de waarnemingen.

Een andere vorm van "bias", nu binnen één houtsoort, zou kunnen ontstaan (indien twee of meer waarnemers, voor het maken van hun oogsttaxaties betreffende deze houtsoort onderling contact zouden opnemen om naar elkaars opinie te vragen. "Hoe is het bij jou? Een uitstekend jaar voor de beukenootjes, vind je niet?")

Het nu volgende voorbeeld is geen fictie maar werkelijkheid. Ten behoeve van het onderzoek stonden jaarlijkse schattingen ter beschikking van zowel een- als tweejarige kegels van alle drie *Pinus* soorten. Bij een poging om na te gaan of in de groeiperiode van een- tot tweejarige leeftijd ook nog op enige schaal abortie kon optreden werden de correlatiecoëfficiënten berekend tussen de schattingen aan eenjarige kegels en de schattingen aan tweejarige kegels een jaar later. Dit waren dus waarnemingen twee keer gedaan aan dezelfde kegels met een tussenpoos van een jaar. Deze correlatiecoëfficiënten waren voor groveden zowel als voor *Pinus nigra* onverwacht laag en aanvankelijk werd hieruit de conclusie getrokken dat abortie gedurende deze periode inderdaad op grote schaal had plaats gevonden. Bij latere berekeningen werden als routineprocedure echter ook de correlatiecoëfficiënten tussen de schattingen aan een- en tweejarige kegels van hetzelfde jaar uiterekend. Het merkwaardige is nu, dat deze laatste correlatiecoëfficiënten groter zijn dan de eerste.

Dit verschijnsel kan niet anders geïnterpreteerd worden dan dat de personen, die de jaarlijkse opbrengsttaxaties uitvoerden daarbij onvoldoende onderscheid hebben gemaakt tussen een- en tweejarige kegels. Vanzelfsprekend is hiermee iedere conclusie met betrekking tot abortie op basis van de eerst berekende correlatiecoëfficiënten (tussen de schattingsreeksen van eenjarige kegels en tweejarige kegels een jaar later) dusdanig op losse schroeven gezet, dat hierover geen enkele uitspraak meer kan worden gedaan.

Op deze voorbeelden van onzuivere schattingstechnieken moet wat dieper ingegaan worden om te bena-

drukken hoe belangrijk het is dit soort uiterst waardevolle reeksen, waarmee arbeid van bijna een halve eeuw gemoeid is geweest, zo goed mogelijk in takt te houden door conscientieuze schattingen. Daarom wordt dit hoofdstuk besloten met een beknopte aanbeveling over de te volgen schattingstechniek.

In de boswachterij waarvan de beheerder gevraagd is een oogsttaxatie te maken voor een bepaalde houtsoort moet, indien mogelijk, iedere opstand worden bezocht en beoordeeld op potentiële opbrengst (aan kegels of zaad) volgens de gebruikelijke numerieke methode. Na afloop van deze bezoeken moeten de opstandsgewijs gemaakte waarderingsgetallen worden opgeteld en gemiddeld. Indien niet iedere opstand bezocht kan worden is het ook goed te volstaan met een willekeurig gekozen kleiner aantal opstanden.

Van het grootste belang hierbij is geen voorafgaand contact op te nemen met collega's om naar hun opinie te vragen over de opbrengstmogelijkheden van dezelfde (of andere) houtsoorten in hun verantwoordelijkheidsgebied.

Even belangrijk is om ook binnen dezelfde boswachterij de schattingen in verschillende opstanden van dezelfde houtsoort zo onafhankelijk mogelijk van elkaar te doen. Dus niet, na een of twee opstanden te hebben gezien te volstaan met: "het is wel goed (of slecht) met de grovedennenkegels dit jaar."

Tenslotte moet nogmaals de nadruk worden gelegd op de noodzaak (bij *Pinus*) te proberen zo goed en onafhankelijk mogelijk onderscheid te maken tussen de hoeveelheden een- en tweejarige kegels.

Toepassingsmogelijkheden van de resultaten van het onderzoek

Deze resultaten bieden interessante perspectieven voor de praktijk. In de eerste plaats wordt de mogelijkheid geschapen om langere tijd voor de zaadval met een te berekenen nauwkeurigheid voorspellingen te doen over de komende zaad- en kegelopbrengst. Het ligt in de bedoeling om voor enkele der belangrijke houtsoorten binnenkort met deze voorspellingen te starten middels een eenmaal per jaar in het Nederlands Bosbouw Tijdschrift te publiceren kort bericht, getiteld: "Oogstvoorspellingen voor 19...".

Een andere toepassingsmogelijkheid zou kunnen zijn het aan de hand van regionale meteorologische gegevens lokaliseren van gemiddeld gunstige omstandigheden voor de aanleg van zaadtuinen. Op experimentele schaal zijn voor douglas al dergelijke berekeningen gemaakt. Ook voor de andere houtsoorten is dit in principe mogelijk, althoewel voor een klein land als Nederland de hiermee geschapen mogelijkheden klimatologisch optimale gebieden te vinden voor zaadproductie natuurlijk veel beperkter perspectieven biedt, dan wanneer een dergelijk onderzoek zich zou kunnen richten op bijvoorbeeld heel West-Europa.

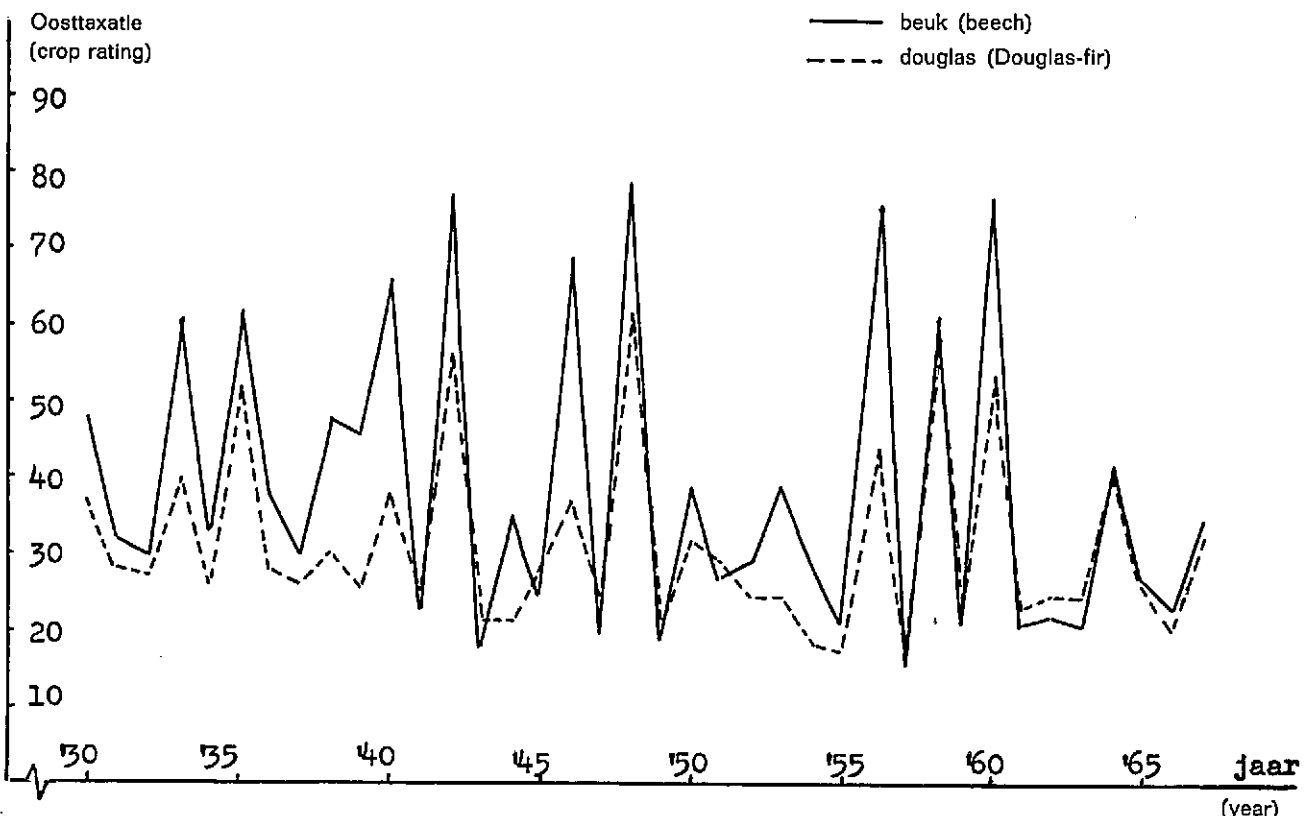
Tenslotte kunnen de resultaten van groot belang

zijn voor fundamenteel onderzoek, voornamelijk als leidraad bij diepgaand onderzoek in heel het gecompliceerde mechanisme van knopvorming, differentiatie, bloei en vruchtdracht van bomen, in het algemeen en van houtsoorten die van belang zijn voor de Nederlandse bosbouw in het bijzonder.

Literatuur

Bastide, J. G. A. la, and C. L. H. van Vredenburg. 1970. The influence of weather conditions on the seed production of some forest trees in the Netherlands. Meded. Bosbouwproefstation, Wageningen, nr. 102.
 Chan, B. C., and J. C. Cain. 1967. The effect of seed formation on subsequent flowering in apple. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 91: 63-68.
 Geerling, L. C. 1931. Oogstbericht van boomzaden 1931/32. Ned. Bosb. Tijdschr. 3: 67-83.

Hesselink, E. 1921. Voorzlening van boomzaden. Tijdschr. Ned. Heidemaatschappij 33: 132-143.
 Matthews, J. D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. For. Abstr. 24: 1-13.
 Silen, R. R. 1967. Earlier forecasting of Douglas-fir cone crop using male buds. J. For. 65: 888-892.
 Stanley, R. G. 1958. Methods and concepts applied to a study of flowering in pine. In: K. V. Thimann (ed.). The physiology of forest trees. Ronald Press, New York. (583-599).
 Vredenburg, C. L. H. van, and J. G. A. la Bastide. 1969. The influence of meteorological factors on the cone crop of Douglas-fir in the Netherlands. Silvae Genetica 18 (5-6): 182-186.
 Wareing, Ph. F. 1958. Reproductive development in Pinus sylvestris. In: K. V. Thimann (ed.). The physiology of forest trees. Ronald Press, New York. (643-654).



Relatie tussen oogstschattingen van beuk en douglas.
 Relation between crop ratings of beech and Douglas-fir.