



Identificatie van autochtone eikenpopulaties in Nederland: chloroplastDNA als hulpmiddel

Joukje Buiteveld, Toon Helmink & Sven de Vries

Autochtone eiken in Kootwijk/Eikenheg
(bron: CGN/WUR).

Door de eeuwen heen zijn de landelijke gebieden in Nederland sterk in cultuur gebracht. Hierdoor is het bij eiken moeilijk autochtone van niet-autochtone populaties te onderscheiden. Als aanvulling op veldinventarisaties kan DNA-onderzoek ingezet worden om autochtone eikenpopulaties te identificeren. DNA-onderzoek heeft laten zien dat variatie in het chloroplastDNA (cpDNA) van eiken in Europa een duidelijke geografische structuur heeft die grotendeels de postglaciale herkoloniseringsroutes weerspiegelt. De afgelopen 20 jaar zijn er veel cpDNA gegevens verzameld van zomer- en wintereikenbossen in Nederland. Welk beeld levert dat nu op?

Zijn er duidelijke verschillen tussen aangeplante en natuurlijke eikenbossen wat betreft hun cpDNA samenstelling? En zijn er grote verschillen tussen de soorten?

Genenbronnen

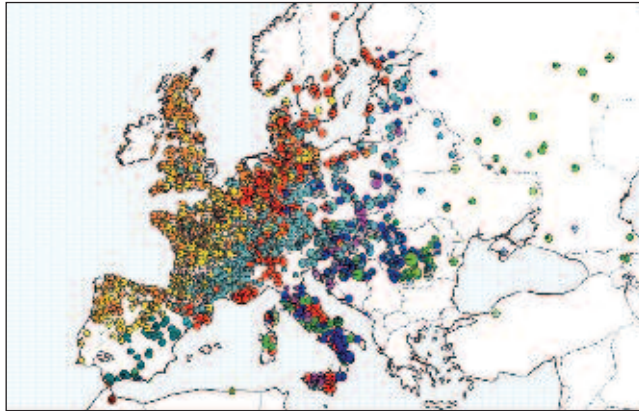
Om te bepalen welke eikenbossen waardevol zijn in relatie tot behoud van genetische bronnen, zijn autochtone eikenbossen een goed uitgangspunt. Autochtone ofwel lokale eikenpopulaties hebben hier al eeuwen gestaan en zijn daarom mogelijk beter aangepast aan het Nederlandse klimaat en de lokale ecologische omstandigheden dan eiken elders uit Europa. Helaas is hier nog weinig over bekend. Bladuitloop is een belangrijke ecologische eigenschap, waar wel onderzoek naar is gedaan. Wanneer populaties van verschillende herkomst met elkaar worden vergeleken, blijken Centraal- en Oost-Europese eiken hier eerder uit te

lopen dan Nederlandse eiken. Deze eiken lopen daardoor gemakkelijker schade door late voorjaarsnachtvorst op dan eiken, die wel fenologisch in de pas lopen met ons klimaat. Met de komst van klimaatverandering staat trouwens de veronderstelling dat lokaal het beste is volop ter discussie. Desalniettemin is het belangrijk dat een beheerder weet wat er in zijn bos staat en of een eikenbos autochtoon is of dat er is aangeplant met niet-lokaal materiaal in het verleden. Hierdoor kan hij gericht keuzes maken. Welke populaties zijn de moeite waard om te behouden en in welke moet energie gestoken worden in het beheer ervan?

Europese eikenbossen en cpDNA variatie

Autochtoniteit is helaas lastig aan te tonen. Dit geldt in het bijzonder voor soorten als eik en beuk, die al sinds eeuwen om economische redenen worden aangeplant. De meest gangbare methode om autochtoniteit aan te tonen is gebaseerd op veldcriteria en historische gegevens (Maes, 1993, 2002). CpDNA erft via de moeder over en cpDNAmerkers zijn dan ook bij uitstek geschikt om de geografische oorsprong van eiken te achterhalen en kunnen daardoor aanvullend gebruikt worden om autochtone eikenpopulaties te identificeren. Zo'n 20 jaar geleden is de basis voor deze cpDNA-analyses bij eiken gelegd in een geheel Europa omvattende inventarisatie. In eiken verspreid over heel Europa werden in totaal méér dan 32 cpDNA-varianten (haplotypen) gevonden. Door deze DNA informatie te combineren met pollendata konden zes afstammingslijnen gereconstrueerd worden, die nauw samenhangen met de postglaciale herkoloniseringsroutes. Zo blijkt dat eiken Europa herkoloniseerden vanuit refugia in Zuid-Spanje, Italië en de Balkan. Deze haplotypen hebben zich als een soort 'lappendeken' over Europa verspreid (fig. 1). Grote eikenbossen wor-

Fig. 1. Haplotypenkaart van eikenbossen in Europa. De haplotypen 1, 7, 10, 11 en 12 die voorkomen in Nederlandse eikenbossen zijn respectievelijk als rode, lichtblauwe, gele, witte en oranje bolletjes aangegeven (bron: Fair oak, Petit et al., 2002).



den meestal gedomineerd door slechts één haplotype. In gebieden waar Winter- en Zomereiken gemengd voorkomen zien we voor de soorten dezelfde ruimtelijke structuur voor de haplotypen. Aangezien de soorten hybridiseren worden in beide dezelfde haplotypen aangetroffen. De Franse onderzoekers speculeerden dat een dergelijk lappendekenpatroon kon ontstaan, doordat af en toe een lange afstand dispersiegebeurtenis tijdens postglaciale kolonisatie werd gevolgd door een massale golf van ter plekke verspreide eikels (Petit et al., 1997). Het vergt vele generaties om dit patroon te verstoren, waardoor deze zogenaamde voetafdruk van de kolonisatie nog terug is te zien in de hedendaagse Europese eikenbossen. Met name in gebieden waar de menselijke invloed gering was, is dit patroon nog grotendeels intact gebleven.

Menselijke invloed

In Nederland worden vijf haplotypen gevonden in eiken, waarvan de haplotypen 10, 11, 12 (uit Spanje) en 1 (uit Italië) hier als autochtoon worden beschouwd (van Dam & de Vries, 1998; Petit et al., 2002). Haplotype 7 heeft zijn oorsprong in de Balkan en is wijdverspreid in West- en Centraal-Europa. Echter in Nederland, België en West-Duitsland is dit haplotype zeldzaam en worden zelden eikenpopulaties gevonden met alleen dit haplotype. Dit suggereert dat dit type niet van nature thuis hoort in deze gebieden. Het aantreffen van dit haplotype duidt hier dus op aanplant van eiken (König et al., 2002). Een andere indicatie dat een populatie niet-autochtoon is, is het aantreffen van een mix van haplotypen in de populatie. Uitgaande van de veronderstelling dat natuurlijke eikenbossen uit één haplotype bestaan, betekent een mix van haplotypen dat er waarschijnlijk menselijke bemoeienis in het verleden heeft plaatsgevonden. Dit kan zijn in de vorm van aanplant met plantgoed van andere oorsprong of dat er gemengd is op de kwekerij.

Haplotype-variatie in eikenbossen op de Veluwe

Om de vraag te beantwoorden of achteraf op basis van cpDNA-haplotype samenstelling menselijke invloed achterhaald kan worden, zijn aangeplante eikenbossen vergeleken met nog resterende natuurlijke eikenbossen (Buiteveld & Koelewijn, 2006). De studie is uitgevoerd op de Veluwe, omdat het één van de best bewaarde natuurlijke bosgebieden is en daarmee een waardevol gebied voor autochtone eikenpopulaties. De hypothese was dat de oude natuurlijke eikenpopulaties op de Veluwe voornamelijk uit één haplotype bestaan, terwijl aangeplante populaties afwijken van dit natuurlijke patroon en een hogere

diversiteit aan haplotypen hebben. Daarnaast werd onderzocht of er een verschil is in de ruimtelijke genetische structuur. De verwachting is dat aangeplante populaties een bepaalde ruimtelijke structuur missen, maar dat deze nog wel intact is in de natuurlijke eikenbossen. De aangeplante eikenbossen werden geselecteerd op basis van de 4de bosstatistiek (CBS, 1985). Vervolgens werden op basis van een grid 28 eikenpopulaties (Zomereik, Wintereik en gemengd), aangeplant tussen 1783 en 1980, over de gehele Veluwe bemonsterd. Ter vergelijking werden 50 natuurlijke eikenpopulaties (Winter-, Zomereik en gemengd) verspreid over de Veluwe geselecteerd. Deze populaties zijn als autochtoon geïdentificeerd op basis van eerdere inventarisaties naar autochtone bomen en struiken door Rövekamp & Maes (2002). De bemonsterde bomen werden in het veld morfologisch op soort getypeerd. De verschillen tussen aangeplante en natuurlijke eikenpopulaties waren in meerdere opzichten duidelijk. Zo werd in aangeplante eikenbossen ook het Balkan haplotype 7 aangetroffen, nl. in 9 van de 28 bossen (fig. 2). Dit is een duidelijke

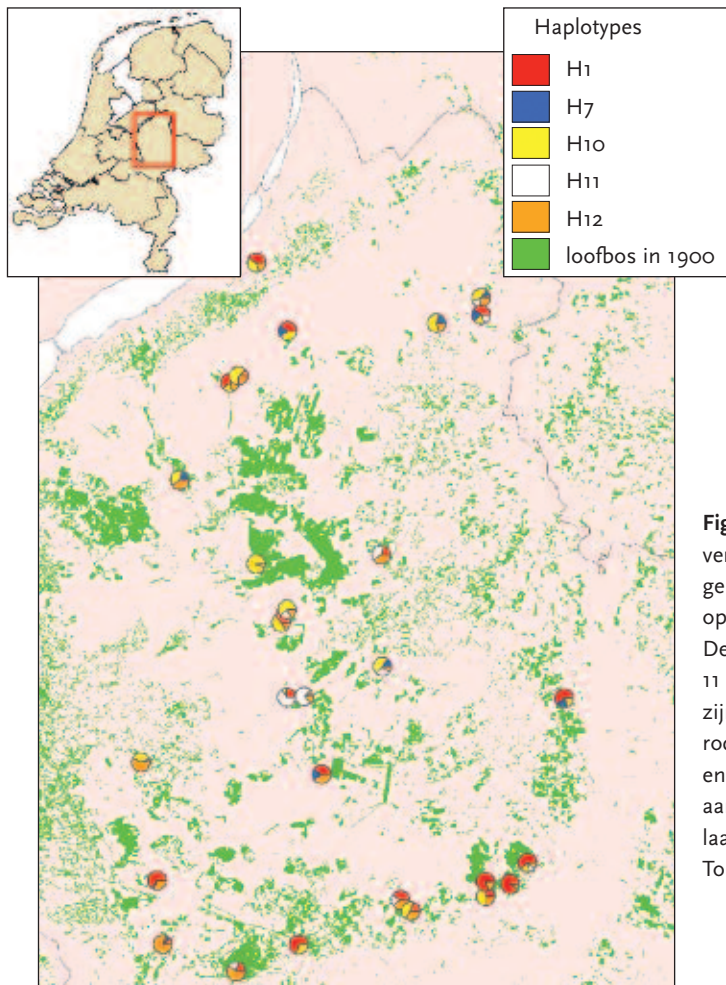


Fig. 2. Haplotype-verspreiding in aangeplante eikenbossen op de Veluwe. De haplotypen 1, 7, 10, 11 en 12 in een opstand zijn respectievelijk als rode, blauwe, gele, witte en oranje sectoren aangegeven (bron kaartlaag HGN1900: Alterra/Topografische Dienst).

indicatie dat er is aangeplant met niet-lokaal plantgoed. Dit materiaal kan afkomstig zijn uit andere streken in Nederland, maar ook uit het buitenland. In de 50 natuurlijke eikenbossen vonden we dit haplotype niet (fig. 3). In de aangeplante eikenbossen was de diversiteit aan haplotypen hoger: 86% van de populaties had drie of meer haplotypen. Dit is een indicatie dat materiaal werd gemixt, voordat het geplant werd, ook al was het afkomstig van nabij gelegen bossen. De gevonden haplotypen geven uiteraard geen inzicht waar het plantgoed vandaan is gehaald. De verspreiding van de haplotypen van autochtone eiken op de Veluwe blijkt een duidelijke ruimtelijke structuur te hebben die nog niet geheel verstoord is door menselijk ingrijpen. Bij de aangeplante eiken ontbreekt deze ruimtelijke structuur geheel. In de natuurlijke eikenbossen clusteren de Spaanse haplotypen 10 en 12 duidelijk samen. Haplotype 10 is duidelijk dominant in het noordoosten van de Veluwe, in de oude boskernen als Vierhouterbosch en Gortelse bos. In de westelijke Veluwe, waar de oude malebossen als het Speulderbosch en Sprielderbosch liggen, komen beide haplotypen voor. Het Italiaans haplotype 1 beperkt zich tot

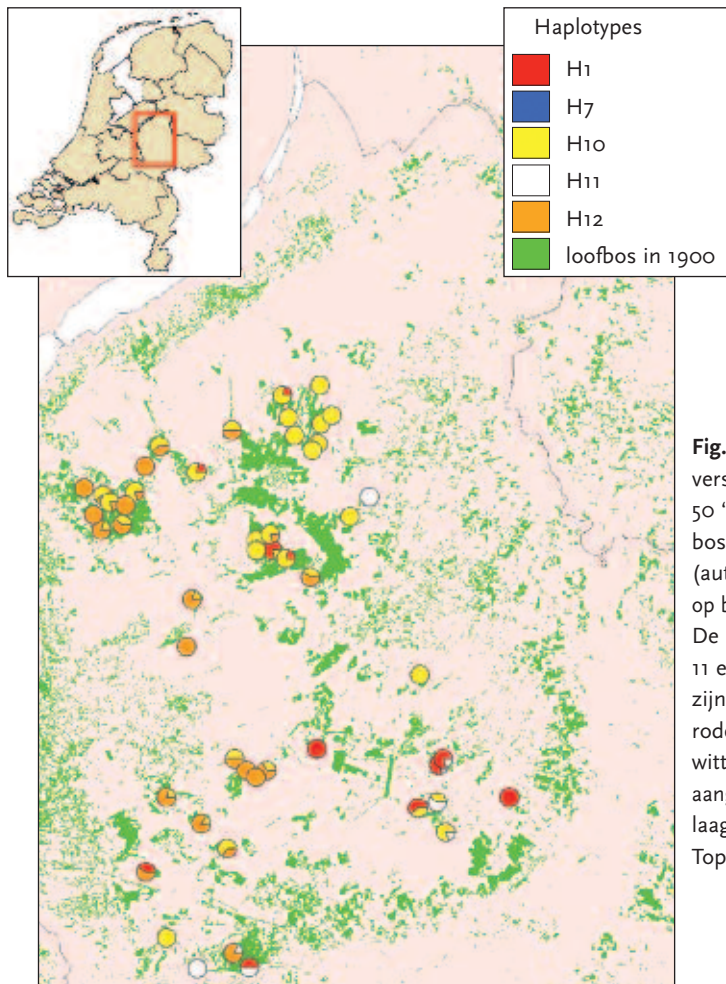


Fig. 3. Haplotypeverspreiding in 50 'natuurlijke' eikenbossen op de Veluwe (autochtoniteit bepaald op basis van veldcriteria). De haplotypen 1, 7, 10, 11 en 12 in een opstand zijn respectievelijk als rode, blauwe, gele, witte en oranje sectoren aangegeven (bron kaartlaag HGN1900: Alterra/Topografische Dienst).

het zuidoosten van de Veluwe. De 50 natuurlijke eikenpopulaties liggen eigenlijk allemaal in gebieden die op de topografische kaart van 1900 als loofbos zijn

geïdentificeerd. In figuur 3 is dit loofbos in 1900 als groen aangegeven, terwijl overig landgebruik als wit is aangegeven. Slechts vijf vallen er buiten. Deze vijf bevinden



Autochtone eiken in Vierhouten (bron: CGN/WUR).

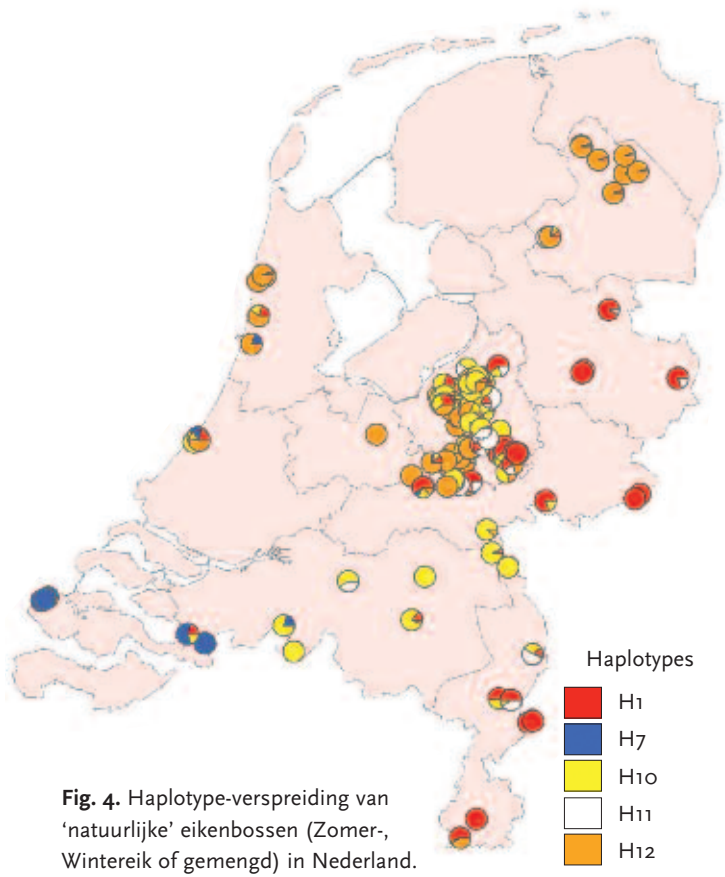


Fig. 4. Haplotype-verspreiding van ‘natuurlijke’ eikenbossen (Zomer-, Wintereik of gemengd) in Nederland.

De haplotypen 1, 7, 10, 11 en 12 in een opstand zijn respectievelijk als rode, blauwe, gele, witte en oranje sectoren aangegeven.

zich in gebieden die op kadastrale kaarten van 1850 als stuifzand of heide geïdentificeerd waren en mogelijk zijn deze eiken ontstaan uit overblijfselen van voormalige bos. Rond 1850 - 1880 werd heide op de Veluwe nog niet bebost. Het is dan ook onwaarschijnlijk dat deze eiken zijn geplant. Mogelijke verklaringen voor de oorsprong van deze eiken zijn spontane verjonging van omliggende eiken of eikenstruiken die in de heide begraasd werden. Van de natuurlijke eikenbossen op de Veluwe wordt verwacht dat deze uit één haplotype bestaan. In bijna de helft (46%) van de populaties was dit ook het geval. Toch is dit een laag percentage vergeleken met eikenbossen elders in Europa. Dit kan menselijke invloed zijn geweest. Menselijke impact is naar verwachting sterk in gebieden met vroeg menselijke bewoning en intensief landgebruik. De Veluwe is zo'n gebied. Het gebruik van hakhoutstelsel en spaartelgen door de eeuwen heen maakt het aannemelijk dat materiaal werd uitgegraven en eiken werden bijgeplant. Vermoed wordt dat echte autochtone eiken dan ook zeer schaars zijn. Aan de andere kant kan het voorkomen van meer dan één haplotype in een populatie door natuurlijke processen ook niet worden uitgesloten. Dit kan wel degelijk voorkomen in zones waar migratieroutes van twee verschillende afstammingslijnen bij elkaar komen.

Aangeplante eiken in Liesbosh (bron: CGN/WUR).



Haplotype-variatie in eiken in Nederland

In de afgelopen 20 jaar zijn ook meer dan 200 populaties van Zomer- en Wintereiken elders in Nederland gekarakteriseerd op haplotype, waaronder aangeplante bossen, natuurlijke populaties en wegbeplantingen. Deze informatie heeft een beter inzicht in de menselijke invloed op onze eiken opgeleverd. Conform de Veluwe studie zien we in aangeplante bossen en wegbeplantingen veelal een mix van haplotypen, waaronder het Balkan type. In 145 onderzochte ‘natuurlijke’ populaties, die op basis van veldcriteria autochtoon werden genoemd, vinden we meestal de Spaanse haplotypen 10 en 12. Eiken met het Italiaanse haplotype 1 vinden we voornamelijk in oostelijk Veluwe, de Achterhoek en Limburg (fig. 4). Dit geldt zowel voor Winter- als Zomereiken,

waarin dezelfde haplotypen voorkomen. Van deze 145 populaties hebben 12 het Balkan haplotype. Het Balkantype wordt hoofdzakelijk gevonden in Noord-Holland, Zeeland en Brabant. Dit strookt niet met de migratielijn uit de Balkan die niet doorloopt in Nederland en België. Ook blijkt dit haplotype 7 zeldzaam te zijn. In bijna alle gevallen gaat het hier om Zomereiken (tabel 1). Dit ondersteunt de hypothese dat eikels van Zomereiken vaker zijn verslept door de mens en aangeplant dan die van Wintereiken. Deze trend komt overeen met wat in andere delen van Europa werd gevonden (König et al., 2002). In 43 van 145 natuurlijke populaties blijken drie of meer haplotypen voor te komen, wat eveneens duidt op menselijke invloed.

Soort	Aantal bomen	Haplotype				
		Italiaans	Balkan	Spaans	Spaans	Spaans
Zomereik	1028	186	28	378	51	385
Wintereik	479	157	1	161	47	113
Hybride	8	1	0	1	0	6
Totaal	1515	344	29	540	98	504

Tabel 1. Haplotypen in zomer- en wintereiken en hun hybride in “natuurlijke” populaties in Nederland.

Tot slot

De cpDNA-informatie kan veel aanvullende informatie leveren over de herkomst van eiken. Zo kunnen we het eerder gemaakt onderscheid autochtoon – allochtoon nog steller brengen en kunnen we nog specifiekere informatie geven over de oorsprong van eikenpopulaties.

Literatuur

Buiteveld, J. & H.P. Koelewijn, 2006. CpDNA haplotype variation reveals strong human influence on oak stands of the Veluwe forest in The Netherlands. *Forest Ecology and Management* 228: 160–167.

CBS, 1985. De Nederlandse Bosstatistiek: deel 1 de oppervlakte bos, 1980-1983. Staatsuitgeverij, 's-Gravenhage.

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.

König, A.O., B. Ziegenhagen, B.C. van Dam, U.M. Csaikl, E. Coart, B. Degen, K. Burg, S.M.G. de Vries & R.J. Petit, 2002. Chloroplast DNA variation of oaks in western Central Europe and genetic consequences of human influences. *For. Ecol. Manage.* 156 (1–3): 147–166.

Maes, N., 1993. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken. Deelproject: Randvoorwaarden en knelpunten bij behoud en toepassing van inheems genenmateriaal, IBN-rapport 020, Wageningen.

Maes, N.C.M., 2002. Bomen en struiken in Nederland; Inheems, autochtoon, exoot en archeofiet. *Gorteria* 28: 1–20.

Petit, R.J., E. Pineau, B. Demesure, R. Bacilieri, A. Ducouso & A. Kremer, 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 94: 9996–10001.

Petit, R.J., U.M. Csaikl, S. Borda 'cs, K. Burg, E. Coart, J. Cottrell, B.C. van Dam, J.D. Deans, S. Dumolin-Lapègue, S. Fineschi, R. Finkeldey, A. Gillies, I. Glaz, P.G. Goicoechea, J.S. Jensen, A.O. König, A.J. Lowe, S.F. Madsen, G. Mátyás, R.C. Munro, M. Olalde, M.H. Pemonge, F. Popescu, D. Slade, H. Tabbener, D. Turchini, S.G.M. de Vries, B. Ziegenhagen & A. Kremer, 2002. Chloroplast DNA variation in European white oaks phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *For. Ecol. Manage.* 156 (1–3): 5–26.

Rövekamp, C.J.A. & N.C.M. Maes, 2002. Inheemse bomen en struiken op de Veluwe, autochtone genenbronnen en oude bosplanten. WCLVeluwe.

Summary

Identification of autochthonous oak populations in The Netherlands: chloroplastDNA as a tool
Identification of autochthonous oak stands is complicated. In addition to field inventories chloroplastDNA (cpDNA) markers can be used to distinguish autochthonous oak stands from non-autochthonous stands. Studies in

native oak populations in Europe have shown that variation in the cpDNA of oaks has a clear geographical structure which largely reflects the postglacial recolonization routes. During the past 20 years chloroplast variants (haplotypes) in many oak populations have been identified in The Netherlands, which gives us valuable information on the geographic origin of these stands and possible human influence. Comparison between natural oak forests and planted populations at the Veluwe showed that planted stands lack a spatial genetic structure and have a higher within-population diversity. Also the occurrence of a non-autochthonous haplotype, originating from the Balkan, in the planted populations indicated human-mediated seed transfer. In combination with the European reference map of haplotype distribution our data on Dutch oaks may serve the identification of autochthonous oaks in addition to field evaluations and can be applied to the identification of seed stands in the National Register for the production of forest reproductive material.

Dr.ir. J. Buiteveld, ing. T. Helmkink & ir. S.M.G. de Vries
Centrum voor Genetische Bronnen Nederland (CGN), Wageningen UR
c/o Alterra, Wageningen UR
Postbus 47
6700 AA Wageningen
Joukje.Buiteveld@wur.nl

Autochtone eiken in Kootwijkerzand (bron: CGN/WUR).

