

Hoog percentage achtergrondbestuivingen in eikenzaadgaard in Nederland

Zaadgaarden zijn beplantingen van geselecteerde klonen, die op een zodanige wijze worden aangelegd en beheerd dat er veel en gemakkelijk genetisch hoogwaardig zaad geogst kan worden. Een hoge genetische kwaliteit van het zaad is van belang omdat deze tot uitdrukking komt in de gunstige eigenschappen van de bomen zoals snelle groei, rechte stamvorm zonder zware takken, laat uitlopen of betere ziekteresistentie.

Teneinde bestuiving van externe stuifmeelbronnen te voorkomen worden zaadgaarden zoveel mogelijk afgeschermd van omlig-

gende beplantingen van dezelfde soort. De vraag is of zaadgaarden altijd aan deze eisen van isolatie voldoen. Met de DNA-merkers die ons heden ten dage ter beschikking staan kunnen we hier meer inzicht in krijgen.

Genetische kwaliteit

Het zaad dat geogst wordt in een zaadgaard moet een weerspiegeling zijn van de kwaliteit van het uitgangsmateriaal (de klonen) in de zaadgaard. Belangrijke kwaliteitseigenschappen waarop gelet wordt bij vrijwel alle boomsoorten zijn groei, productie, boomvorm, ziekteresistentie en houtkwaliteit (takkigheid, waterlot etc.). Gebruik van genetisch hoogwaardig zaad heeft vele voordelen. Het kan bij-

voorbeeld een wijder plantverband mogelijk maken, hetgeen direct kostenbesparend werkt. Ook zal in een later stadium minder onderhoud nodig zijn, omdat de opstand dan minder terugkerende selectie- en dunningswerkzaamheden vergt. Door een hoger percentage bomen met gewenste goede eigenschappen kan er tevens effectiever gedund worden in de opstand. Bovendien kan een snellere hoogtegroei de kosten van onkruidbestrijding drukken (Van 't Leven, 1979).

Voor beplantingen en herbebossingen werd nog wel eens zaad gebruikt van onbekende en niet-erkende opstanden. Beter is zaad te gebruiken uit zogenaamde selectieopstanden. Dit zijn op uiterlijke kenmerken geselecteer-

Fig. 1. Plattegrond van de eikenzaadgaard 'Bremerberg'. De 3 beoogste moederbomen zijn omkaderd. X = *Fraxinus excelsior*, welke is aangeplant als ondersteunende soort.

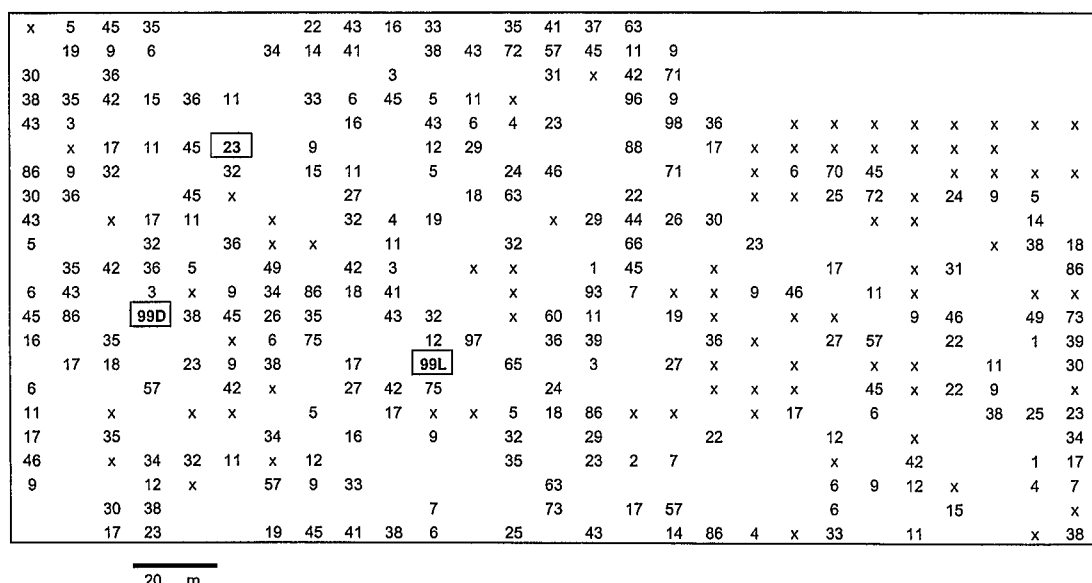
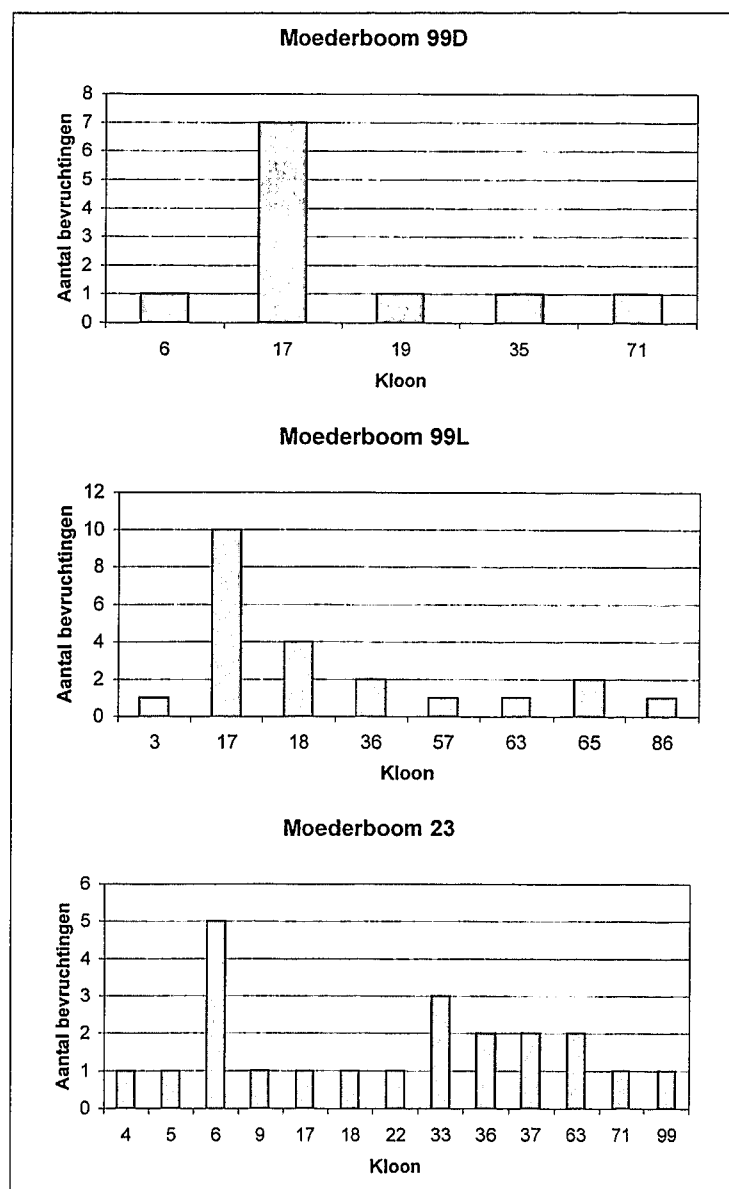


Fig. 2. Weergave van het aantal bevruchtingen per zaadgaadvader, gespecificeerd per moederboom (23, 99L en 99D).

de opstanden die vermeld staan in de Rassenlijst voor Bomen (Anonymus, 2002). Nog beter is om op basis van vergelijkingen van herkomsten opstanden te gebruiken (categorie 'getest') voor zaadoogst. Dit is echter een traject van tientallen jaren, omdat het testen van bomen een langdurige zaak is. Voor het verbeteren van de kwaliteit van het zaad is het vegetatief vermeerderen van plusbomen (op uiterlijke kenmerken geselecteerde bomen) en die samenbrengen in een klonale zaadgaard ook een stap in de goede richting. De beste garantie op genetisch kwalitatief goed zaad is wanneer de klonen waarmee een dergelijke zaadgaard wordt aangelegd zijn geselecteerd op basis van de resultaten uit nakomelingschaptesten. Dan zijn de nakomelingen van alle bomen in de zaadgaard zowel onderling vergeleken als ten opzichte van standaard teeltmateriaal.

Doel van zaadgaarden

Een zaadgaard is dus een aanplant van geselecteerde klonen die speciaal voor de productie van zaad is aangelegd. Een zaadgaard moet voldoen aan een aantal voorwaarden. Zo wordt deze zodanig aangelegd en beheerd dat zelfbevruchting zoveel mogelijk wordt voorkomen en waarbij alle kruisingscombinaties een even grote kans hebben om voor te komen. In het ideale geval bloeien alle klonen in de zaadgaard in dezelfde periode, zijn alle kruisingscombinaties verenigbaar en leveren alle klonen dezelfde hoeveelheid zaad op. Bovendien wordt in een zaadgaard verondersteld dat 'vervuiling' met ongewenst pollen



van buiten de zaadgaard verwaarloosbaar is. Om te zorgen dat uitsluitend de geselecteerde klonen meedoen aan de bestuiving, wordt een ruime afstand genomen tussen de zaadgaard en overige beplantingen met dezelfde soort (ruimtelijke isolatie) of worden beplantingen met andere soorten ertussen aangelegd (buffer-isolatie). Met name bij zaadgaarden van windbestuivers is

dit van belang. De bomen worden meestal in een wijd verband geplant om bloei te bevorderen. In Nederland is dit afhankelijk van de soort om de 3 à 6 meter. Om een te smalle genetische basis van het uitgangsmateriaal te voorkomen, worden meestal minimaal 30 klonen gebruikt. Omdat zaadgaarden speciaal worden aangelegd voor zaadwinning is hun voortbestaan op



Fig. 3. Zaadgaard 'Spijk-Bremerberg' (Foto Alterra).

Onderzoeksobject: zaadgaard 'Bremerberg'

Als onderzoeksobject is de zaadgaard 'Bremerberg' gekozen. Dit is de enige zaadgaard van zomereik die operationeel is in Nederland. De zaadgaard ligt in de Staatsbosbeheer beheers-eenheid regio 3, Boswachterij 'Spijk-Bremerberg' in Flevoland. In de zaadgaard staan 57 klonen. De klonen zijn als plusbomen geselecteerd op uiterlijke kenmerken uit 17 verschillende herkomsten in Nederland. De bomen zijn vegetatief vermeerderd als enten op zaailingonderstammen. De klonen zijn in een groot aantal herhalingen *at random* in de zaadgaard geplant (Figuur 1). Door de jaren heen zijn door onverenigbaarheid van de enten met de onderstam veel bomen dood gegaan van bepaalde klonen. Hierdoor komen sommige klonen maar één keer voor, terwijl andere tot 15 kopieën hebben. De zaadgaard heeft een geïsoleerde ligging ten opzichte van vreemd eikenstuifmeel. De dichtstbijzijnde beplantingen waarin eik voorkomt liggen op meer dan 400 meter.

Vaderschapsanalyse

Voorheen was het lastig om het percentage achtergrondbestuivingen te schatten. Het plaatsen van stuifmeelvalen levert niet de gewenste informatie op. Vandaag de dag is er een andere techniek om met behulp van DNA-merkers na te gaan of er vreemd stuifmeel meedoet aan de bevruchting en tevens kan het aandeel hiervan bepaald worden. Op deze manier is het mogelijk om exact de stuifmeeldonoren (vaders) aan te wijzen. Voor deze zogenaamde vaderschapsanalyse zijn eerst alle bomen (57 klonen) in de zaadgaard

lange termijn beter gegarandeerd dan die van zaadopstanden (bijvoorbeeld door kaprijp zijn van de opstand). Een praktisch nut van zaadgaarden is bovendien dat zaadgaarden zodanig kunnen worden beheerd dat het zaad relatief gemakkelijk geoogst kan worden (Van 't Leven, 1979). Het onderhoud van een zaadgaard is duurder dan van een gewone zaadopstand. Of deze extra kosten zich terug betalen in de prijs van het zaad hangt af van de soort en van de zaadopbrengst.

Ideaalbeeld

De zaadgaard zoals deze hierboven geschetst wordt is een ideaalbeeld. In de praktijk blijkt dat zaadgaarden zelden aan alle voorwaarden tegelijk voldoen. Zo tonen vele studies aan dat een groot deel van de bevruchtingen in zaadgaarden het resultaat zijn van inbreng van stuifmeel van omringende stuifmeelbronnen, ook wel achtergrondbestuiving genoemd. De meeste studies over achtergrondbestuivingen in zaadgaarden zijn uitgevoerd bij naaldboomsoorten, waarvoor

percentages tot 89% worden genoemd. Over bestuivingen in zaadgaarden van loofboomsoorten is minder bekend. Dit was voor ons een reden om bestuivingen in een zaadgaard van een loofboomsoort nader te bestuderen. Van de loofboomsoorten hebben we zomereik gekozen omdat dit de meest voorkomende en aangeplante soort in ons land is. Ongeveer 16% van het totale bosareaal is bedekt met zomereik als hoofdboomsoort, terwijl een kwart van de weg- en laanbeplantingen uit eik bestaat. Ook voor zaadhandelaren en boomkwekers is eik een belangrijke soort. Gemiddeld wordt er 400.000 kg eikels geoogst per jaar.

De vragen waarop wij graag een antwoord wilden hebben waren:

- 1) Wat is het percentage achtergrondbestuivingen in onze eikenzaadgaard?
- 2) Dragen alle klonen in de zaadgaard in dezelfde mate bij aan de bestuivingen?
- 3) Zijn er bepaalde klonencombinaties die vaker met elkaar kruisen dan andere?
- 4) Treedt er zelfbevruchting op?

Fig. 4. Mannelijk katje (bloeiwijze) van eik (Foto Alterra).

gekaracteriseerd met deze DNA-merkers (microsatellieten). Vervolgens zijn van 3 bomen in de zaadgaard (zie figuur 1) per boom 60 eikels geplukt, welke ook genetisch gekarakteriseerd zijn. Alle nakomelingen hebben voor de ene helft hun genetische informatie van de moeder en voor de andere helft de genetische informatie van hun vader gekregen. We weten welk deel in de eikel van de moeder komt, dit komt namelijk overeen met de moederboom waarvan de eikel geplukt is. Hierdoor kan ook het vaderlijk genetisch patroon herleid worden uit het genetisch patroon van de nakomeling. Omdat microsatellieten vele varianten hebben, heeft elke boom een uniek genetisch patroon. Vervolgens kunnen we met statistische programma's zoeken naar een passende overeenkomst met de genetische patronen van de potentiële vaderbomen. Vinden we een dergelijke *match* met een kloon in de zaadgaard dan kunnen we de vader aanwijzen. Wanneer geen *match* wordt gevonden, dan betekent dit dat de vader onbekend is en van buiten de zaadgaard moet zijn gekomen (Buiteveld et al, 2001).

Achtergrondbestuiving

Het opmerkelijke resultaat van onze bevindingen is dat het merendeel van de eikels bevrucht blijkt met vreemd stuifmeel, afkomstig van vaders van buiten de zaadgaard: 64% van de bevruchtingen wordt veroorzaakt door achtergrondbestuiving. Het aantal achtergrondbestuivingen was niet hetzelfde voor de drie moederbomen en varieerde van 62% tot 82%. Daarentegen maakt het niet uit waar in de kroon (onder, midden, boven, of één van de vier zijden) de eikels geplukt zijn. In



alle gevallen is het percentage bestuivingen met stuifmeel van buiten de zaadgaard hetzelfde. Een andere opvallende waarneming is dat niet alle klonen in de zaadgaard bijdragen aan de bevruchtingen. Van de 57 klonen blijken 19 bij te dragen als vader (Figuur 2). Uit figuur 2 blijkt ook dat beide bomen van kloon 99 (D en L) opvallend vaak zijn bestoven door kloon 17. Op het eerste gezicht zou dit kunnen wijzen op een voorkeur voor bepaalde kruisingscombinaties. Kloon 17 komt echter ook vaak voor in de zaadgaard. Uit een statistische analyse, waarbij ook rekening wordt gehouden met het aantal enten van een kloon blijkt niet dat er voorkeuren optreden. Op grond hiervan wordt verondersteld dat er 'random mating' optreedt tussen de klonen in de zaadgaard. Van de 180 eikels die zijn geanalyseerd bleek er niet één te zijn ontstaan uit zelfbevruchting. Dit is volgens verwachting, aangezien eik in de literatuur beschreven wordt als een overwegend kruisbevruchter.

Consequenties voor het beheer van zaadgaarden

Een beter inzicht in de bestuivingen en het gedrag van de klonen

in een zaadgaard kan ons helpen bij het beheer van zaadgaarden en kan van waarde zijn bij het opzetten van nieuwe zaadgaarden. Het hoge percentage achtergrondbestuivingen is opmerkelijk, gezien ook het feit dat de zaadgaard redelijk geïsoleerd ligt. De zaadgaard is omgeven door gras- en bouwland, waar binnen een afstand van 400 m geen eiken aanwezig zijn. Binnen een straal van 5 km worden wel een paar alleenstaande eiken en enkele kleine groepjes jonge, nog niet-volggroeide eiken aangehouden. Het is echter onwaarschijnlijk dat deze paar eikjes voor die 64% bestuivingen hebben gezorgd. Vermoedelijk zijn stuifmeelwolken afkomstig van verder gelegen gebieden (bijvoorbeeld de Veluwe) verantwoordelijk voor het hoge percentage achtergrondbestuivingen. Volgens berekeningen zou eikenpollen afstanden tot 200 km kunnen afleggen. Het hoge percentage achtergrondbestuivingen komt overeen met wat wordt gevonden voor natuurlijke eikenbossen in Frankrijk (Streiff et al 1999).

Een duidelijke verklaring voor het hoge percentage bestuivingen van vaders van buiten de op-

stand of zaadgaard is er niet. In Amerika zijn verschillende factoren onderzocht die het succes van de potentiële vaders kunnen beïnvloeden zoals afstand tot de moederboom, genetische verwantschap, richting en kroonvolume van de stuifmeeldonor (Dow & Ashley, 1998). Echter uitsluitend het kroonvolume van de vaderboom bleek enigszins van invloed te zijn. In ons onderzoek zien we voor de overige 36% bestuivingen, waarvan de vader wel uit de zaadgaard komt, dat er een overeenkomst is tussen het aantal enten van een kloon (vader) en het aantal bevruchtingen. De toename van het aantal kronen (totale kroonvolume) met het aantal enten heeft mogelijk een positief effect op de stuifmeelproductie. Hiermee is geen verklaring gegeven voor de bestuivingen over lange afstand, maar kunnen mogelijk wel de bestuivingen binnen de zaadgaard geoptimaliseerd worden. Een advies ten behoeve van de aanleg van zaadgaarden zou dan zijn een zo groot mogelijke zaadgaard aan te leggen met zoveel mogelijk herhalingen per kloon.

Belangrijke eisen die aan een zaadgaard worden gesteld zijn: voorkomen van zelfbevruchting en achtergrondbestuiving, alle klonen zijn verenigbaar en leveren een gelijk aandeel in de zaadoogst. Wanneer niet aan deze eisen tegemoet wordt geko-

men, kan men zich afvragen in hoeverre dit consequenties heeft. De genetische winst zou lager kunnen zijn dan verwacht, door de hoge mate van 'vervuiling' met vreemd stuifmeel. De enige manier om hier achter te komen is de kwaliteit van de eikenzaailingen uit de zaadgaard te vergelijken met ander materiaal.

Het zaadgaardmateriaal is in acht herkomstentesten op verschillende locaties geplant en beoordeeld op kenmerken zoals slaging, groei, uitloopstadium en gevoeligheid voor meeldauw. In deze testen blijkt het zaadgaardmateriaal zeer goed te presteren ten opzichte van andere bekende Nederlandse herkomsten (Jager et al., Alterra-rapport in voorbereiding). Volgens Staatsbosbeheer is het zaad uit 'Spijk-Bremerberg' ook zeer gewild materiaal. De zaadgaard geeft meestal een goede oogst aan eikels, terwijl het plantsoen een goede groei en een hoog aantal rechte spullen levert.

In de praktijk blijkt dat de ideale situatie bijna nooit gerealiseerd wordt. In onze eikenzaadgaard is er een hoge inbreng van onbekende vaders. De omvangrijke pollenuitwisseling over lange afstanden is inherent aan het genetisch systeem van deze soort. Voor andere loofboomsoorten wordt wellicht wel aan deze eis voldaan. De hoge inbreng van onbekende vaders heeft echter niet direct gevolgen voor de

kwaliteit van het zaad. De kwaliteit van de onbekende vaders doet mogelijk niet onder voor de kwaliteit van de klonen in de zaadgaard. De zaadgaard vervult in deze zin dan ook uitstekend zijn functie. Achtergrondbestuivingen kunnen daarentegen wel een serieus probleem zijn wanneer een zaadgaard in een gebied ligt met slecht aangepaste en inferieure eiken.

Literatuur

- Anonymus 2002: 7^e Rassenlijst voor Bomen, Lijst van aanbevolen soorten, rassen en herkomsten van bomen voor gebruik in bos, landschap en stedelijk groen. Centrum voor Genetische Bronnen, Plantijn Casparie Hilversum, 372 pp.
- Buiteveld J., Bakker, E.G., Boven-schen, J., de Vries, S.M.G., 2001: Paternity analysis in a seed orchard of *Quercus robur* L. and estimation of the amount of background pollination using microsatellite markers. *Forest Genetics* 8 (4): 331-337.
- Dow, B.D. & Ashley, M.V. 1998: Factors influencing male mating success in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *New Forests* 15: 161-180.
- Streiff, R., Ducouso, A., Lexer, C., Steinkellner, H., Gloessl, J. & Kremer, A. 1999: Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. *Mol. Ecol.* 8:831-841.
- Van 't Leven, E.M. 1979: De zaadgaarden van Staatsbosbeheer. I. Over zaadgaarden. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 51 (7/8): 164-170.