

## Selectie en veredeling van het IBW

### Klassieke bosboomveredeling en behoud van genetische diversiteit : een contradictie ?

door ir. Bart De Cuyper

Instituut voor Bosbouw en Wildbeheer

#### 1. INLEIDING

EEN algemene consensus bestaat omtrent de hoge eisen die moeten gesteld worden aan de kwaliteit van zowel bossen, als van bomen in open landschappen en parken, dit in het bijzonder in een dicht bevolkt gebied als Vlaanderen. Deze kwaliteit wordt niet enkel bepaald door omgevingsfactoren en de bosbouwkundige behandeling, doch tevens door de inherente kwaliteit van het gebruikte plantmateriaal.

De impact van de genetische achtergrond van het bosplantsoen op de kwaliteit van het toekomstige bos werd in het verleden echter al te vaak miskend, terwijl het belang van de milieumstandigheden terecht, maar té eenzijdig werd beklemtoond.

Gedurende de voorbije decennia werd bij herhaling onomstotelijk aangetoond dat de groei en de kwaliteit van bosbomen en dus ook



Het tot op heden enige Vlaamse zaadbestand van Wintereik gelegen in Buggenhout bos.  
(Foto: B. De Cuyper)

de kans op welslagen van (her)bebossing en/of bestandsomvorming wezenlijk kan verhoogd worden door selectie en veredeling. Derhalve kan niet langer getwijfeld worden aan het belang van de bosboomveredeling. Meer nog, bosboomgenetica heeft een essentiële plaats verworven in een integraal groenbeheer in Vlaanderen.

#### 2. KLASSIEKE SELECTIE EN VEREDELING AAN HET IBW

HET predicaat "klassiek" is ingegeven door de onmiskenbare economische ondertoon eigen aan de in dit zeer uitgebreide veredelingsprogramma nagestreefde doelstellingen, met name een verhoogde productie van hoog kwalitatief hout.

Inspelend op de prioriteiten die worden gesteld door het huidige bosbeleid wordt het selectie-en veredelingsprogramma aan het IBW sedert enige jaren gekenmerkt door een duidelijke accentverschuiving ten voordele van inheemse loofboomsoorten. Het veredelingsonderzoek op naaldhout wordt teruggeschroefd, met dien verstande dat geen nieuwe onderzoeksthema's meer worden opgestart, noch nieuwe soorten in het programma worden opgenomen. Immers, voor de belangrijkste naaldboomsoorten is geselecteerd uitgangsmateriaal reeds voorhanden én productief en dit onder de vorm van aanbevolen herkomsten, zaadbestanden, zaadtuinen en multiklonale variëteiten.

Selectie en veredeling wordt derhalve in hoofdzaak bedreven voor een zeer ruim spectrum aan loofboomsoorten, met name Boskers, Gewone es, Zomereik, Wintereik, Beuk, Zwarte els, populier en

wilg. Met uitzondering van beide laatstgenoemde soorten, is het veredelingsonderzoek voor de overige loofboomsoorten zeer gelijklopend en wordt gekenmerkt door het simultaan volgen van 4 onderscheiden pistes.

## 2.1. HERKOMSTONDERZOEK

Elk veredelingsprogramma, gericht op het voortbrengen van genetisch hoogwaardig vermeerderingsmateriaal - door selectie en creatie van respectievelijk zaadbestanden en zaad-tuinen - dient bij voorkeur te vertrekken van inheemse herkomsten.

Voorname bronnen van teeltmateriaal (zaden), zijn heden echter ontoereikend en kunnen geenszins voldoen aan de hoge vraag vanuit het bosbeheer naar bosplantsoen van hoge inherente kwaliteit. Enerzijds werden zaadboomgaarden nog niet aangelegd of ze zijn nog niet produktief, anderzijds is de zaadproduktie binnen de erkende zaadbestanden vaak ontoereikend en/of onregelmatig en zijn de mogelijkheden tot bewaring van zaden voor bepaalde soorten uiterst beperkt.

Bijgevolg wordt nog steeds noodgedwongen en systematisch gebruik gemaakt van allochtone zaadbronnen. Aangezien de waarde van deze uitheemse herkomsten doorgaans ongekend is, schuilt hierin het gevaar op een voortschrijdende genetische vervuiling, waardoor de kwetsbaarheid van het boscysteem wordt verhoogd.

Herkomstonderzoek poogt aan dit euvel te verhelpen door het vergelijken van de geschiktheid van een zo groot mogelijk aantal herkomsten en dient uiteindelijk uit te monden in het opstellen van een "Lijst van Aanbevolen Herkomsten".

Een eerste herkomstproef werd opgestart in 1989, i.c. voor Wintereik, gevolgd door Gewone es en Beuk in 1995. De basis voor een herkomstproef op Boskers werd in 1999 gelegd door de uitwisseling van zaden met onderzoeksinstellingen in Nederland, Duitsland en Wallonië.

## 2.2. SELECTIE VAN ZAADBESTANDEN

Zaadbestanden worden gedefinieerd als bosbestanden die fenotypisch superieur zijn voor de belangrijkste bestandskarakteristieken: minimaal 50 bomen per ha met uitzonderlijk goede vorm en een bestandsgroei minstens gelijk aan die welke kan worden verwacht voor de hoogste boniteitsklasse.

Eenmaal geselecteerd worden de zaadbestanden ingeschreven in de "Catalogus van het Belgische Uitgangsmateriaal voor Bosboomsoorten". Heden zijn voor 24 boomsoorten (naald- en loofhout) in het totaal 281 erkende zaadbestanden, alsmede 19 zaadboomgaarden in de catalogus opgenomen (ANONIEM, 1999).

Het opsporen van zaadbestanden is een permanent doorlopende opdracht aan het IBW. Zodoende zullen in 1999 voorstellen geformuleerd worden tot opname in de catalogus van 4 bijkomende

*Silva Belgica* - 107- n° 1/2000



Een klimmer maakt zich klaar voor de oogst van enten op een geselecteerde plusboom van Wintereik (Foto: W. Stevens)

bestanden, respectievelijk van Boskers, Gewone es, Gewone esdoorn en Wintereik (uitbreiding van het bestaande zaadbestand te Bugghout) (VAN LANGENHOVE et al., 1999).

## 2.3. AANLEG VAN ZAADBOOMGAARDEN

Zaadboomgaarden worden gecreëerd door het samenbrengen op een geïsoleerde site van geselecteerde zaailingen (zaailing zaadgaard) of replica's van mature plusbomen (klonale zaadtuin). De bedoeling ligt in het bekomen van een generatieve afstamming die voor relevante kenmerken superieur is tegenover het nakomelingschap van de basispopulaties waarin de selectie werd doorgevoerd.

### 2.3.1. KLONALE ZAADTUINEN

De basis voor het aanleggen van een klonale zaadtuin is de selectie van plusbomen. Deze fenotypisch hoogwaardige bomen worden gekenmerkt door goede groei, een uitmuntende habitus en het ontbreken van ernstige gebreken en/of aantastingen.

Op de geselecteerde plusbomen wordt vegetatief materiaal (griffels) geoogst, teneinde door enting een aantal duplikaten van elke moederboom onder te brengen in een klonale zaadboomgaard.

Reeds in de 70'er jaren werd een aanvang genomen met een jarenlange zoektocht naar plusbomen van Boskers, hetgeen resulteerde in de selectie van niet minder dan 92 fenotypisch hoogwaardige moederbomen (STEENACKERS & GEYSENS, 1987). Deze geniteurs werden ondergebracht in 5 multiklonale aanplantingen, waarvan er in 1999 uiteindelijk 3 zullen voorgedragen worden om als zaadboomgaard in voornoemde catalogus te worden opgenomen. Dit jaar werd de eerste zaadtuin van Wintereik aangelegd met een effectief van 50 klonen, een aantal dat als streefdoel, zoniet als minimum norm, voor klonale zaadtuinen wordt gehanteerd. Binnen afzienbare tijd zal hetzelfde eindresultaat worden bereikt voor de overige voormelde loofboomsoorten en dit dank zij een in de voorbije twee jaar hernieuwde campagne tot selectie van plusbomen (VAN LANGENHOVE et al., 1999).

### 2.3.2. ZAAILING ZAADGAARDEN

In tegenstelling tot klonale zaadtuinen, zijn zaailing zaadgaarden niet opgebouwd uit replica's van plusbomen, maar worden ze aangelegd met zaailingen, geselecteerd in de proefkwekerij. De selectie wordt verricht binnen de generatieve afstamming van aanbevolen herkomsten, zaadbestanden of plusbomen en is gebaseerd op de observatie van groeikracht, vorm, fenologie en ziekteresistentie.

Aanleg (zeer ruime plantafstanden) en behandeling (snoei, bemesting, ...) zijn identiek aan die van een klonale tuin en zijn gericht op het bekomen van een vroegtijdige, regelmatige en abundante zaadzetting.

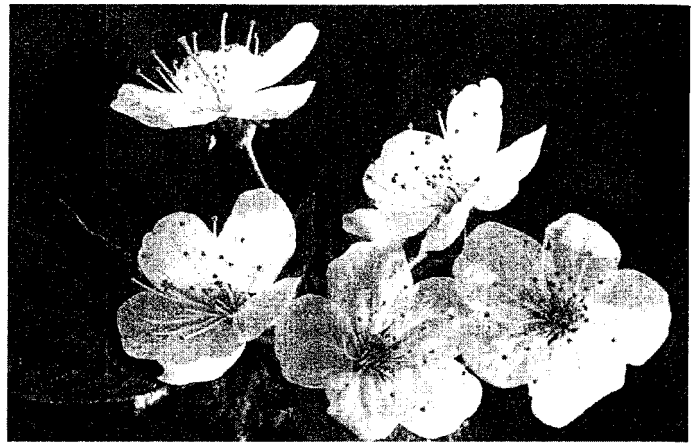
In 1997 werden binnen de afstamming van voornoemde klonale zaadtuinen van Boskers 123 zaailingen geselecteerd. Zij vormen heden de eerste zaailing zaadgaard van betreffende soort. Op basis van de eerste resultaten van een in 1999 hernieuwde selectie campagne wordt een uitbreiding met 25 bijkomende individuen voorzien.

### 2.4. AANLEG VAN MULTIKLONALE VARIËTEITEN

Een *multiklonale variëteit* (MV) is een verzameling van meerdere streng geselecteerde en genetisch hoogwaardige klonen (*ortets*), met de bedoeling deze op grote schaal vegetatief te vermeerderen via stekken en/of *in vitro* technieken.

Het belang van een MV wordt vooral gezien in het kader van de discrepantie tussen enerzijds de hoge vraag naar vermeerderingsmateriaal van bepaalde boomsoorten en anderzijds de ontoereikende en/of onregelmatige zaadopbrengst in zaadbestanden of tuinen. Niet onbelangrijk hierbij is tevens de mogelijkheid tot het realiseren van een hoge genetische winst op zeer korte termijn.

Aangezien de vegetatieve propagatie van mature bomen vaak problematisch is, wordt een MV doorgaans gevoed door selectie van bomen op zeer jeugdige leeftijd (i.e. zaailingen of infantiele klonen) en dit door screening op groeikracht, vorm, fenologie en resistentie.



Gecontroleerde kruisingen openen nieuwe perspectieven in het veredelingsonderzoek. Boskers leent zich hier uitstekend toe gezien de onmogelijkheid tot zelfbestuiving.

(Foto: J. De Meester)

Vooraleer een MV volop ingeschakeld wordt als uitgangsmateriaal, dient ze onderworpen te worden aan een kritische onderzoek aangaande volgende aspecten :

- i. Bepalen van de mate waarin elk van de ortets zich vegetatief laten vermeerderen.
- ii. Opsporen van een verouderingseffect waarbij, bij toenemende leeftijd van de ortets, de vegetatieve vermeerdering moeizamer verloopt en de kwaliteit van de vegetatieve nakomelingen afneemt.
- iii. Bepalen van het minimum aantal klonen dat in de MV dient te worden aangehouden tot het verzekeren van een voldoende ruime genetische basis.
- iv. Achterhalen van de erfelijke onderbouw van de kenmerken die bij selectie als criteria worden gehanteerd.

Een pilootstudie wordt gepland betreffende zowel de mogelijkheden, als de beperkingen verbonden aan het gebruik van een MV als bosbouwkundig uitgangsmateriaal, waarbij Boskers als testsoort werd weerhouden.

## 3. ZIN OF ONZIN VAN SELECTIE EN VEREDLING

**D**E essentie van elk selectieprogramma ligt in het maken van een keuze binnen de veelheid aan uiterlijke verschijningsvormen van hetzij bestanden, hetzij individuele bomen. De basis voor deze selectie wordt in eerste instantie noodgedwongen gevormd door observatie van het fenotype, dat een samenvatting is van een aantal waarneembare en relevante kwantitatieve en kwalitatieve kenmerken.

Vraag blijft in hoeverre de geobserveerde fenotypische kenmerken erfelijk onderbouwd zijn. Met het al dan niet aanwezig zijn van deze genetische basis staat of valt immers de zin en betekenis van de selectie. Het achterhalen van de erfelijkheid is dus primordiaal en begint met het definiëren ervan.

### 3.1. ERFELIJKHEID

De waarde van een kenmerk (bv. hoogtegroeit) zoals deze bij een bepaald individu wordt gemeten, wordt gedefinieerd als de *fenotypische waarde*  $P$ , die zich laat opsplitsen in componenten toe te schrijven aan de invloed van genotype en omgevingsfactoren. De waarde van het beschouwde kenmerk, indien deze enkel door het genotype zou zijn gedetermineerd, wordt de *genotypische waarde*  $G$  genoemd. De omgeving veroorzaakt echter steevast een afwijking in de één of andere zin t.o.v. de  $G$ -waarde, zodat uiteindelijk geldt:  $P = G + E$ , waarbij  $E$  staat voor de *milieu-afwijking*.

Binnen een populatie wordt doorgaans een variatie vastgesteld van de fenotypische waarde van een gegeven karakteristiek, uitgedrukt door de *fenotypische variantie*  $V_p$ . Deze variatie kan worden toegeschreven aan twee factoren. Enerzijds wordt de waargenomen variatie veroorzaakt door verschillen in genotype tussen de individuen, weergegeven door de *genotypische variantie*  $V_G$ . Anderzijds kunnen veranderingen in de  $P$ -waarde geïnduceerd worden door een variatie van omgevingsfactoren doorheen de populatie, gekwantificeerd als de *milieu-variantie*  $V_E$ :  $V_p = V_G + V_E$ .

Het relatieve belang van elk der termen van voormelde som vindt zijn uitdrukking in het begrip *heritabiliteit*  $h^2$ , een parameter waarvan twee onderscheiden betekenissen kunnen worden toegekend:

- De *heritabiliteit in de brede zin*  $h^2_G$  karakteriseert de mate waarin een fenotypisch kenmerk van een individu wordt gestuurd door zijn genotype. Kennis van deze parameter is cruciaal bij selectie voor vegetatieve vermeerdering (klonenparken).
- De *heritabiliteit in de enge zin*  $h^2_A$  geeft weer in hoeverre een eigenschap door de ouder wordt doorgegeven naar zijn afstamming en is derhalve essentieel bij selectie voor generatieve vermeerdering (zaadtuinen). Deze parameter is verschillend van de  $h^2_G$ -waarde aangezien ouders enkel hun genen en niet hun volledige genotype aan hun nakomelingschap overdragen.

De bepaling van voornoemde heritabiliteitswaarden vormt de hoeksteen van elk veredelingsprogramma. Blijkt uit onderzoek van het vegetatieve of generatieve nakomelingschap dat de  $h^2$ -waarde voor een gegeven kenmerk nihil of verwaarloosbaar klein is, dan wordt selectie voor dit kenmerk volkomen zinloos. In dit geval wordt het verwezenlijken van genetische winst onmogelijk.

### 3.2. GENETISCHE WINST

Het streefdoel van veredelingsonderzoek is het maken van *genetische winst*  $\Delta G$ , zijnde een verhoging binnen de vegetatieve of ge-

neratieve afstamming van de gemiddelde genetische waarde  $G$  van een bepaald kenmerk en dit in vergelijking met de oorspronkelijke basispopulatie waarbinnen werd geselecteerd.

Het waargenomen verschil tussen de gemiddelde waarden van de beschouwde karakteristiek in de oorspronkelijke en de geselecteerde populatie is de *selectie differentiaal*  $S$ . Deze  $S$ -waarde is slechts een schijnbare winst voor het betreffende kenmerk. De reële of genetische winst  $\Delta G$  volgt na correctie met een reductiecoëfficiënt, die precies de heritabiliteit is:

$$\Delta G = S \cdot h^2$$

Afhankelijk van de bestemming van de geselecteerde individuen is de geboekte genetische winst rechtstreeks gekoppeld aan de waarden van respectievelijk de heritabiliteit in brede en enge zin:

- Worden binnen de basispopulatie individuen geselecteerd met de bedoeling ze onder te brengen in een MV, dan zal hierdoor enkel genetische vooruitgang worden geboekt in zoverre hun uitzonderlijke fenotype ook teruggevonden wordt in hun vegetatieve afstamming, m.a.w. als  $h^2_G \neq 0$ .
- Een hogere kwaliteit van de afstamming van een zaadtuin zal enkel worden vastgesteld in zoverre de ouders hun positieve eigenschappen, waarvoor ze werden geselecteerd, doorgeven naar hun offspring, m.a.w. indien de  $h^2_A \neq 0$ .

De selectie differentiaal  $S$  is omgekeerd evenredig aan het deel van de oorspronkelijke populatie dat bij de selectie wordt weerhouden. Geïnspireerd door de wens om zo snel mogelijk een zeer hoge genetische winst te boeken, is de verleiding derhalve groot om een zeer hoge selectiedruk aan te houden (extreem hoge  $S$ -waarden). Hierin schuilt het gevaar op het verliezen van een groot deel van de genetische diversiteit aanwezig in de oorspronkelijke populatie. Dit roept meteen de vraag op naar de vereiste minimale genetische basis van het uitgangsmateriaal (zaadtuinen, klonenparken).

## 4. BOSBOOMVEREDELING EN BEHOUD VAN GENETISCHE DIVERSITEIT

### 4.1. SELECTIE VOOR VEGETATIEVE VERMEERDERING - KLONALE BOSBOUW

**K**LONALE bosbouw duidt op het gebruik van de vegetatieve afstamming van een relatief beperkt aantal klonen tot het verwezenlijken van (her)bebossing en/of bestandsvorming. Het lijkt geen twijfel dat bij het aanwenden van een MV als uitgangsmateriaal het aantal genotypes in de initiële bestands-



Rechtheid van de stam is het preponderante criterium bij de selectie van plusbomen (Foto: B. De Cuyper-)

ontwikkelingsfase beduidend lager ligt dan wanneer geopteerd wordt voor natuurlijke verjonging of verjonging op basis van zaailingen.

Een veel belangrijker vraag is echter wat de daadwerkelijke gevolgen zijn van het werken met een vernauwde genetische basis. Het verengde genetische spectrum wordt veelal gezien als een zware hypotheek op de latere bestandsontwikkeling. Eerder dan over te gaan tot dergelijke voorbarige, en niet zelden gevoelsmatig beladen conclusies, dient men zich kritische vragen te stellen aangaande de stabiliteit van dergelijke bosbestanden in relatie tot een mogelijke verandering van de omgevingsfactoren in de loop van de bedrijfstijd.

Voornoemde vraag kan vertaald worden in het zoeken naar en het vervolgens ook respecteren van het vereiste minimum aantal klonen dat in een MV dient te worden opgenomen. Dit minimum wordt bereikt indien het aantal klonen in een menging in die mate wordt verminderd dat het gedrag van de klonenmenging in relatie tot de standplaats afhankelijk wordt van de erin opgenomen klonen. In dit geval treedt een significante menging/standplaats interactie op (FOSTER, 1993).

#### 4.2. SELECTIE VOOR GENERATIEVE VERMEERDERING - ZAADBOOMGAARDEN

ZELFS wanneer de als selectiecriteria gebruikte karakteristieken slechts ten dele erfelijk onderbouwd zijn, vertoont een zaadtuin als "kweekcollectie" een veranderde genetische structuur in vergelijking met de oorspronkelijke populatie. De vraag blijft of deze veranderde genetische structuur synoniem is aan een verlies aan genetische diversiteit.

De genetische variabiliteit binnen een populatie wordt doorgaans gekwantificeerd door bepaling van de *heterozygositeit*, zijnde het aandeel van heterozygote loci<sup>1</sup> t.o.v. alle aanwezige of bestudeerde loci. Belangrijk is dat de heterozygositeit rechtstreeks gekoppeld is aan de *fitness* van een individu, in die zin dat deze laatste toeneemt met het aantal heterozygote loci (MITTON and JEFFERS, 1989).

Onderzoek heeft uitgewezen dat de allelendistributie binnen een klonale collectie (i.e. zaadtuin) niet verschillend is van die van de populaties waarin oorspronkelijk werd geselecteerd (BERGMANN en RUETZ, 1991). Deze gelijkenis in genenfrequentie bewijst dat selectie van plusbomen geen wezenlijke invloed heeft op het voorkomen van de bestudeerde allelen. Een uitermate belangrijke gevolgtrekking is dat zaadboomgaarden in staat zijn om de genetische diversiteit en de genenpool van de oorspronkelijke populaties te behouden. Anderzijds werd vastgesteld dat de gemiddelde heterozygositeit van de klonencollectie zelfs hoger ligt dan die van de oorspronkelijke bosbestanden, met dien verstande dat in de collectie het aantal individuen met een hoog aandeel aan heterozygote loci veel groter is.

TIGERSTEDT en YAO (1997) verrichtten theoretische studies op basis van een simulatiemodel, waarin enerzijds de allelenfrequentie op 1 locus binnen 2 basispopulaties en anderzijds de relatieve bijdrage van elke populatie tot de opbouw van een zaadtuin (i.e. het aantal er in geselecteerde plusbomen) als variabelen worden gehanteerd. Een belangrijke gevolgtrekking is dat, onafhankelijk van de allelenfrequentie in de basispopulaties, de zaadboomgaard een grotere en, in het "slechtste" geval, een even hoge genetische variabiliteit heeft als elk van de oorspronkelijke populaties en beide populaties samen. Alles hangt hierbij samen met een juiste keuze van het aantal vertegenwoordigers van elke populatie binnen de zaadtuin.

Onderzoek werd niet enkel verricht op de constitutie van zaadtuinen zelf, doch tevens op de genetische variabiliteit van het nakomelingschap van een boomgaard in vergelijking met dat van de bemonsterde basispopulaties. Studies verricht in Zweden (SZMIDT and MUONA, 1985) tonen aan dat er geen esentieel ver-

<sup>1</sup> Genen zijn gelokaliseerd op bepaalde plaatsen binnen het chromosomaal complex, met name de loci. Allelen zijn de verschillende vormen van een gen die op een bepaalde locus worden aangetroffen. Een locus wordt heterozygoot genoemd als de erop voorkomende allelen verschillend zijn.



Zaailing zaadgaard van Boskers te Groenendaal met één van de geselecteerde vierjarige zaailingen. (Foto: W. Stevens)

schil bestaat in genetische diversiteit tussen zaden geoogst in zaadtuinen en in de populaties waarbinnen de selectie van plusbomen werd doorgevoerd.

De aan dit onderwerp gewijde studies zijn legio. De algemene te-  
neur is dat geen verlies aan genetische diversiteit wordt geleden  
zelfs wanneer slechts een beperkt aantal individuen van de basis-  
populaties in het reproductieve proces worden betrokken door ze  
onder de brengen in een zaadtuin. Meer nog, het gros van de ver-  
richtte studies noopt tot het besluiten tot het tegendeel, in die zin  
dat de diversiteit toeneemt.

## 5. BESLUIT

**D**E klassieke bosboomveredeling richt zich op de selectie en  
creatie van genetisch meerwaardig bosbouwkundig uit-  
gangsmateriaal. Gezien de lange generatietijden van  
bomen, worden bruikbare resultaten vaak pas bereikt na jaren  
doorgedreven onderzoek. Bosboomveredeling dient derhalve  
steeds op langere termijn te worden gepland en een continue

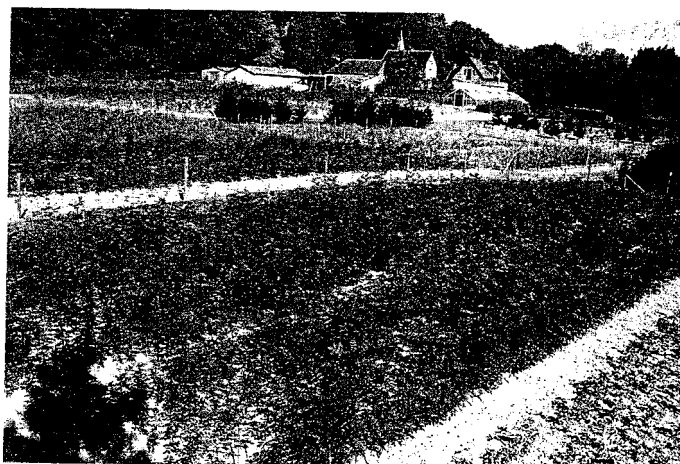
hoofdpoddracht te vormen van het toegepast wetenschappelijk on-  
derzoek in de bosbouw.

Ongeacht het feit dat de doelstellingen sterk economisch geïnspi-  
reerd zijn, draagt veredelingsonderzoek een onmiskenbare bijko-  
mende dimensie. Immers, een belangrijke spin-off is dat de con-  
crete realisaties in het kader van elk van voormelde onderzoeks-  
thema's onrechtstreeks fungeren als behoudsentiteiten binnen een  
strategie tot *ex situ* conservatie van genetische hulpbronnen

De zorg voor het behoud van een voldoende genetische diversiteit  
dient een constant gegeven te zijn in het werk van elke rechtge-  
aarde veredelaar. Dit betekent geenszins dat hij in zijn verede-  
lingsprogramma een bont amalgaam van al dan niet aangepaste  
genotypes zal betrekken. Dit betekent wel dat, bij het streven naar  
genetische winst, de verenging van het in de natuur aanwezige ge-  
netisch spectrum slechts wordt doorgedreven tot op een bepaald,  
aanvaardbaar niveau. Genetische diversiteit is geen doel op zich,  
wel een voorwaarde.

## BIBLIOGRAFIE

- ANONIEM, 1999. Catalogus van het Belgisch Uitgangsmateriaal voor Bos-  
boomsoorten. Ministerie van Middenstand en Landbouw.
- BERGMANN, F. and W. RUETZ, 1991. Isozyme genetic variation and hetero-  
zygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Nor-  
way spruce plantations. *Forest Ecol. Manage.*, 46, pp. 39-47.
- FOSTER, G.S. (1993). Selection for extreme genotypes. In : Ahuja M.R., Libby  
W.J. (eds.) *Clonal forestry*, vol 1. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg, pp. 50-67.
- MITTON, J.B. and R.M. JEFFERS, 1989. The genetic consequences of mass  
selection for growth rate in Engelmann spruce. *Silvae Genetica* 38(1), pp. 6-12.
- SZMIDT, A.E. and O. MUONA, 1985. Genetic effects of Scots pine (*Pinus syl-  
vestris L.*) domestication. *Lect. Notes Biomath.* 60, pp. 241-251.
- STEENACKERS, V. en C. GEYSENS, 1987. Lijst der klonen opgenomen in de  
basisverzameling van Boskers. Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap,  
A.R.O.L., Werkgroep voor Bosboomveredeling.
- TIGERSTEDT, P.M.A. and Y. YAO, 1997. Traditional tree improvement and  
the question of genetic diversity. In : Matyas C. (eds) *Perspectives of forest ge-  
netics and tree breeding in a changing world*. IUFRO World Series, vol 6.  
IUFRO Secretariat, Vienna.
- VAN LANGENHOVE, G., B. DE CUYPER en B. MUYS, 1999. Uitgangsmate-  
riaal voor bosbouwkundig teeltmateriaal ten behoeve van de bebossing van  
landbouwgronden. Onderzoeksopdracht B&G/14/1997. Tussentijds Verslag nr.  
3.



Het begin van de herkomstproef op gewone es: éénjarige zaailingen in de kwekerij van Groenendaal. (Foto: W. Stevens)