Een bijdrage aan de fytogynaekologie van vijf Salix species.

Reinier Meijer

1983

D 298
315

D 298

EEN BIJDRAGE AAN DE FYTOGYNEAKOLOGIE VAN VIJF SALIX SPECIES

door: R.G.Meijer

in samenwerking met: J.P.Zwerver

onder begeleiding van: Prof. Dr. J van Andel

december 1982 - december 1983

Laboratorium voor Planten Oecologie Rijks Universiteit Groningen

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

Inhoud.

	pagina
samenvatting	3
inleiding	5
materiaal en metoden	8
resultaten	12
diskussie	16
literatuur	21
bijlagen	23

Woord van dank.

Het hier beschreven werk zou niet in deze vorm tot stand hebben kunnen komen zonder de allom bereidwillige medewerking van velen. Mijn speciale dank is voor de vakgroep Planten Oecologie met name aan onze begeleider Jelte, aan het personeel van de kassen, in het bizonder aan Jacop Hogendorf en aan de magazijnbeheerder Cor Beukema. Verder wordt de R.IJ.P. bedankt, speciaal de sektie L.Z.P. in de persoon van de heer Keuning, Jan Hoogesteder, Prof. Dr Moeliono en Dr. Brantjes. De vakgroepen Zoölogie en Fysische Geografie treffen dank voor de uitgeleende apparatuur. Tot slot dank aan Anne, Gerdien en Hans voor hun adviezen en hulp.

Samenvatting.

In een (500) soortenrijk geslacht als Salix moeten een of meer mechanismen werkzaam zijn die de diversiteit in stand houden. Bij de wilgen gebeurd dit door de kruisbestuiving die door de tweehuizigheid noodzakelijk wordt gemaakt.

De vraag: „Welk deel dragen windbestuiving en insektenbestuiving bij aan de totale bestuiving van een vijftal wilgesoorten?" heeft tot het volgende experiment geleid: Takken van zaadleverende bomen werden met behulp van gaaskorven van insektenbestuiving uitgesloten. De zaadopbrengst van die katjes werd vergeleken met de opbrengst van katjes aan niet afgeschermde takken.

Hieruit bleek dat een vroeg bloeiende soort als S. caprea L. voor 96 % door insekten werd bestoven. In later bloeiende soorten zoals S. cinerea L. en S. repens L. dragen insekten voor respektievelijk 78 % en 72 % bij in de bestuiving. Laat bloeiende soorten zoals S. alba L. en S. aurita L. worden voor achtereenvolgens 50 % en 51 % door windverstoven pollen bevrucht. De totale effektiviteit van de bestuiving ligt altijd rond de 50 %.

Mogelijk kan de verklaring voor deze verschijnsellen gevonden worden in de bloeitijd die met de luchtvochtigheid gekorrelleerd leek te zijn.

Een oorzaak voor dit tweeweg mechanisme zou er in gelegen kunnen zijn dat pionierplanten als wilgen elke mogelijke bestuivingskans moeten benutten om de nageslacht leverende faktor onder alle omstandigheden op pijl te houden.

figuur 2 Salix caprea L. (links van het midden) en Salix repens L. (rechtsonder) in maart op de Marnewaard.

figuur 3 Salix alba L. in maart op de Marnewaard.

Inleiding.

Volgens de moderne plantensystematici behoren tot de familia Salicaceae de genera Populus, Salix en Chosenia. (9,14) Overeenkomstig hebben deze geslachten: dioecie, brakteeën en een diskusoidale periant. (9) Van deze drie geslachten is Salix de grootste met ongeveer 500 species. Populus en Chosenia hebben er respektivelijk ongeveer 60 en precies 1. In evolutionair opzicht is het een van de oudste familia. Er zijn fossielen van Salicaceae gevonden uit elke periode sinds het Boven—Krijt. (4) Van de 500 onderscheiden soorten komen er in Nederland van nature 20 voor. (10) Dit betreft allemaal planten met een groot addaptief vermogen, ze treden veel op als pionier.

De species S. alba L. en S. aurita L. komen voor in bosrijke omgeving. (28) S. viminalis L., S. triandra L., S. caprea L. en S. purpurea L. zijn de kolonisten van opgeslibde bodem. (15,28) S. repens L. en S. cinerea L. behoren tot de pioniers van de nattere duinvalleien. (10) Daarnaast kan het zaad van S. cinerea L., S. caprea L. en S. aurita L. ook uitstekend kiemen en tot ontwikkeling komen op begroeide bodem. (12,15) Samenvattend kan worden gesteld dat een matig nutrientenrijk milieu wordt verlangd met bereikbaar grondwater, een voldoende lang seizoen zonder overstromingen, stabiele temperatuur (door de buffering van een groot wateroppervlak) en een open karakter vanwege de grote lichtbehoefte en lage konkurrentie kracht. (28)

Salix species kunnen ook beschouwd worden in termen van r- en K-strategie. Onder de soorten die bomen leveren wordt meestal een min of meer uitgesproken K-strategie gevonden. (16) De wilgen zijn hier een duidelijke uitzondering op. De volgende wilgekenmerken duiden op een vergaande r-strategist onder de bomen: veel klein, snelkiemend zaad, een krachtige jeugdgroei en een korte generatietijd. (14,17) Dat wilgesoorten niet volledig aan de voorwaarden voldoen blijkt uit : de lange levensduur en de lage konkurrentiekracht bij interakties met andere plantensoorten. (28)

Wilgen hebben een aantal belangrijke aanpassingen aan het pioniersbestaan. De planten kunnen vanuit elke stand groeien, wat fysiologies wijst op sterke geo- en fototaxis. Alle onderdelen hebben een hoog regeneratievermogen wat anatomies is terug te voeren op meegroeiende meristemen, uitmondend in primordia. (14,28) Een systeem wat ook aan de basis ligt van het vermogen tot vegetatieve voortplanting. Individuen worden al in hun eerste voorjaar generatief. (2) Het in grote hoeveelheid geproduceerde zaad is klein en voorzien van een coma zodat winddispersie op kan treden. Zodra dit zaad op een vochtrijke plaats terrecht komt kan het embryo door de zaadhuid heen breken en treed de snelle jeugdgroei op. Voor de kieming is geen stratifikatieproces of obligate rustperiode nodig. (15)

Vanuit genetiese optiek zijn ook enige pionierkenmerken te vinden. Er bestaan vele polyploiden bij bijna alle onderscheiden soorten. Dit kan oplopen tot oktoploiden (2,14) of anderzijds 40 % van de individuen. (14) Ook kunnen tussen de soorten kruisingen ontstaan. Die kruisingen zijn te verdelen in twee groepen: de hybriden, nakomelingen die waarschijnlijk door niet parende chromosomen vanwege de polyploidie , niet meer fertiel zijn c.q. geen levensvatbaar nageslacht leveren, en bastaarden die wel een normale F_2-generatie kunnen produceren bij onderlinge of terugkruisingen. (28) Deze genetiese aspekten leiden tot een grote variabiliteit die van belang kan zijn wanneer telkens andere milieus gekoloniseerd moeten worden. Vanwege deze flexibiliteit wordt het genus Salix ook wel opgevat als een coenospecies. Elke afzonderlijke soort wordt dan oekospecies genoemd. Volgens dit geneties soortsbegrip komen bastaarden dus niet voor, hybriden wel. (23)

Er bestaat nog een systeem om de variabiliteit groot te houden: xenogamie. Om kruisbestuiving te bewerkstelligen liggen evolutionair gezien een vijftal wegen open. Zoveel mogelijk wordt daartoe separatie van de pistillate en staminate genitalien nagestreeft. Dit kan struktu-

eel (heterostylie), temporeel (protogynie), vektoreel (monotropie), fysiologies (inkompatibiliteit) of spatieel (dioecie) gebeuren.

De meest obligate vorm van xenogamie is ongetwijfeld dioecie. (24) Tevens treed daarbij het voordeel op dat de pistillate florecenties dragende plant de meest nutrientenrijke plaatsen uit de habitat kan bezetten. (7) Dit is evolutionair gezien voordelig omdat zaadvorming in het algemeen meer investeringen in nutrienten en energie vraagt dan pollen vorming en gunstige plaatsen per definitie schaars zijn. (3) Dit principe kan zelfs leiden tot verschoven sexverhoudingen in het voordeel van de zaadleverende bomen.

Tweehuizigheid kan alleen bestaan dankzij effektieve pollenvektoren. Immers indien eicel en stuifmeelkorrel spatieel gescheiden zijn is er een medium noodzakelijk om de afstand te overbruggen. Dit geldt voor alle niet autogame planten. Voor dit doel zijn twee abiotiese en een biotiese mogelijkheid beschikbaar te weten: water (hydrofilie), lucht (anemofilie) en dieren (zoöfilie). Voor bomen in de gematigde luchtstreken blijven alleen wind, insekten en incidenteel mensen als bestuiver over. Evolutionisten hebben grond om aan te nemen dat anemofilie de oudste bestuivingsvorm op aarde is. Pas in het Krijt bij het onstaan van de Angiospermen zullen als eerste pollen prederende kevers een bijdrage aan de dispersie zijn gaan leveren. (4,18.19)

Planten hebben in de loop van de evolutie een verzameling aanpassingen aan de bezoekende insekten aangelegd. Entomofielen hebben attraktantia zoals een opvallende periant, nektaria, groot pollen met een door pollenkit kleverige wand dat alleen vrijkomt in de aanwezigheid van een bezoeker. Vaak zitten de genitaliën verborgen en zijn zo gebouwd dat het insekt er kontakt mee moet maken wanneer het de honingklieren zoekt. (4,15,19)

Wanneer een plant in een milieu groeit waar de wind vrij spel heeft staat er echter een energetiese premie op de evolutionaire ontwikkeling tot anemofiel. Dan zijn immers geen attraktantia meer nodig. Alleen vrij staande genitaliën zijn van belang. Voor een verbeterde issue kan regulatie van de pollen afgifte van voordeel zijn. Verbeterde receptie kan bereikt worden door stigma oppervlakte vergroting, zoals haren op de stempel. Ook is het vormen van klein, licht stuifmeel zonder pollenkit energeties voordeliger. Om het risiko van steriel blijven zo veel mogelijk te voorkomen is er bij windbestuiving wel veel pollen nodig. (4,19)

Wanneer nu vanuit deze voorkennis naar de Salix species gekeken wordt dan valt het volgende op:De bomen en struiken zien er uit als windbestuivers. De bloemen hebben geen opvallende periant De genitaliën protrueren duidelijk. Het stylus en stigma oppervlak is bezet met papillen. Er wordt veel stoffijn, kitvrij pollen gevormt dat nog een retikulate wand heeft en trikolpaat van bouw is om beter te kunnen blijven zweven. Het stuifmeel komt voortdurend vrij. Aangezien bij de meeste soorten de katjes eerder dan de bladeren verschijnen heeft de wind vrij spel. Het lijkt dus alsof de wilgesoorten aan anemofilie zijn aangepast (9,21).

Alle soorten zijn evenwel ook in het bezit van nektaria en doordat de bloei vroeg in het voorjaar valt is het een belangrijke voedselbron voor diverse insekten. (4,11)

Om nu de diskussie tussen bloembiologen en plantenanatomen kort te sluiten is een experiment bedacht bij de volgende vraagstelling:

> Hoe ligt de verhouding tussen het aandeel van entomofilie en het aandeel van anemofilie in de totale bestuiving bij een vijftal Salix species?

Bij het oplossen van deze vraagstelling bleek ook het antwoord op een tweede en vrij simpel het antwoord op een derde vraagstelling gevonden te kunnen worden. Deze staan hier dan ook expliciet vermeld:

Hoe effektief is de bestuiving bij een vijftal Salix species?

Hoeveel zaad leverd een individu en is er een parameter die in het veld eenvoudig is te bepalen die daarvoor als schatter gebruikt kan worden?

figuur 4 Salix aurita L. in maart, met de werkkeet op de achtergrond.

figuur 5 Overzicht van het struweel in mei met bloeiende Salix repens L. op de voorgrond. (staminaat exemplaar)

Materiaal en metoden.

De onderzochte wilgen staan in de Lauwerszeepolder, een in 1969 afgedamd stuk van de Waddenzee, op de Marnewaard. Door een sloot gescheiden van het landbouwterrein in het Noordoosten van deze polder bevindt zich een relatief uitgestrekte opslag van spontaan gevestigde wilgebomen. De aandacht is gericht op het struweel Marnewaard 2. (2) Het totale struweel beslaat ongeveer 17 hektare.

De houtige opstand Marnewaard 2 is geselekteerd op de volgende kriteria: Vrij toegankelijk gedurende het hele jaar. Een vergelijkbaar aantal individuen van een aantal Salix species. Waaronder in elk geval S. alba en S. repens voldoende vertegenwoordigd zijn. Een in het terrein herkenbare gradient die onderzoek naar de effekten daarvan op de bomen toelaat. Gelegen op een met de fiets bereikbare afstand vanaf een bushalte en een onderkomen. Hiervoor konden we gebruik maken van het Biologies veldstation Dingeman Bakker te Lauwersoog. Aangezien de werkzaamheden in februari gestart zijn leek een onderkomen in situ noodzakelijk. Gelukkig konden we hiervoor van de R.I.J.P. een verwarmbare werkkeet ter beschikking krijgen. Zodat ook al onze apparatuur in het veld opgeslagen kon worden.

De werkzaamheden zijn begonnen met een inventarisatie van de houtige opstand. Die bestaat voor een kwart uit Hippophae rhamnoides L. (duindoorn) en voor de rest uit Salix species. Hiervan kwamen de soorten S. alba (115 exemplaren), S. aurita (152 exemplaren), S. caprea (63 exemplaren), S. cinerea (83 exemplaren) en S. repens (264 exemplaren) voldoende talrijk voor om daarmee te gaan experimenteren. De bomen zijn met behulp van een teodoliet (Wild NK2 100.019) met baak ingemeten ten opzichte van een viertal bekende punten in het terrein. Daarnaast zijn de bomen gemerkt met witte plastik hangetiketten waarop behalve een symbool voor de soortsnaam ook een individueel nummer vermeld werd. Dit alles geeft de mogelijkheid de individuen stuk voor stuk te protokolleren. Daarbij is gelet op: hoogte, bastkleur, knopkleur, datum waarop de katjes vrij komen uit de knopschub, datum van de eerste bloei als het moment waarop het eerste pollen vrij komt of de eerste stigma zich splijt en reseptief wordt, dit afhankelijk van de sexe van het individu, en tot slot de datum waarop het blad verschijnt.

Deskriptief.

Om een schatting te kunnen maken over de zaadopbrengst per boom zijn tellingen uitgevoerd op het moment dat de fruktifikatie voltooid was en met de oogst begonnen moest worden. Dit tijdstip is uitteraard soortsafhankelijk. In het veld, aan de levende boom, is een steekproef van $\pm$ 10 takken gescoord op het aantal funktionele reproduktieve eenheden (k_1). Vervolgens is met een telling dan wel schatting benaderd hoeveel soortgelijke takken de boom droeg (t). Voor een schatting is van een segment van de boom het aantal takken geteld. Het produkt van deze twee waarden is een redelijke aanname voor het aantal katjes per boom (k_1 x t). In het laboratorium zijn analoog aan analyses voor het bestuivingsonderzoek de meegebrachte monsters onderzocht op aantallen katjes per tak (k_2) en aantallen zaaddozen per katje (d). Zo mogelijk is dit voor elk van de twaalf beschouwde katjes gedaan. Het aantal funktionele zaadjes per zaaddoos is ten behoeve van het bestuivingsonderzoek gededuceerd en als getal ($\hat{x}_v$) in de berekeningen naar zaadopbrengst opgenomen. Het aantal zaden dat een boom heeft gevormd is dan als volgt te berekenen:

$$z = \left(\frac{n.k_1 + n.k_2}{n_1 + n_2} \right) \times t \times \frac{d}{n_3} \times \hat{x}_v$$

Hierbij is (n_1) het aantal in het vrije veld op katjes gescoorde takken (meestal 10) en (n_2) het aantal in het laboratorium op katjes, zaaddozen en zaad gescoorde takken (meestal 6, 3 gekorfde en 3 ongekorfde takken).

$(n.k_1)$ is het totale aantal in het veld, $(n.k_2)$ is het totale aantal in het laboratorium getelde katjes. De waarde (n_3) slaat op het voorgenoemde in het laboratorium geanalyseerde twaalftal katjes. Omgewerkt naar de gereproduceerde getallen wordt de formule:

$$z = \bar{x}_v \times \frac{\sum_{i=0}^{n} d}{n_k} \times \frac{\sum_{i=0}^{n} k}{n_t} \times t$$

Hierij is $(\bar{x}_v)$ het gemiddeld aantal zaadjes per zaaddoos, de faktor met (d) er in het gemiddelde aantal zaaddozen per katje (n: 1,2,...,12) en de faktor met (k) het gemiddeld aantal katjes per tak (n: 1,2,...,24) en tot slot (t) het geschatte aantal takken aan de beschouwde boom.

Op deze wijze worden waarden verkregen die enig idee geven over de reproduktieve investeringen van wilgebomen. Dit laat een nadere vergelijking toe van soorten die morfologiese en fysiologiese verschillen vertonen terwijl ze toch allemaal in het zelfde milieu gevestigd zijn en gehandhaafd blijven.

Experimenteel.

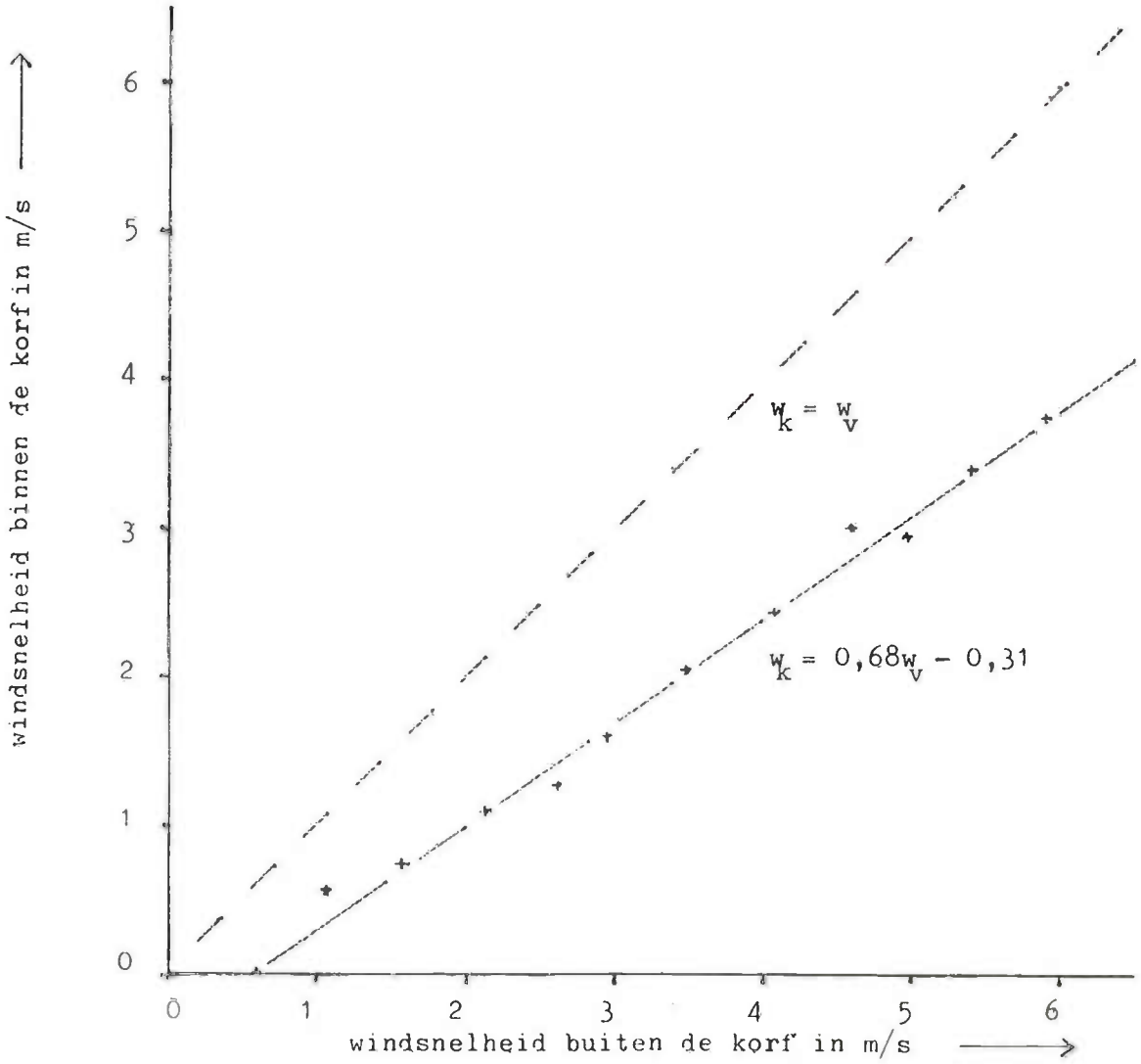
Wekelijks is kriskras door het terrein een verkenning uitgevoerd. Wanneer hierbij pistillate reproduktieve eenheden werden aangetroffen die eerdaags fertiel zouden worden, zijn van de betrokken boom drie takken met gaaskorven van entomofilie uitgesloten. Dit tot maximaal vijf exemplaren per soort in drie weken. Zo zijn achtereenvolgens: S. caprea, S. aurita, S. repens, S. aurita, S. repens en S. alba behandeld. De laatste soort is eenmalig in tienvoud behandeld omdat tijdsgebrek herhaling zou hebben uitgesloten.

De behandeling bestond uit het korven van een tak waarop zich een aantal pistillate fertiliserende reproduktieve eenheden bevonden. De gebruikte korven zijn tussen de 20 en 30 cm hoog met een middellijn van 9 cm. Deze zijn gemaakt van zware kwaliteit gepuntlast, zwavelvrij fibergaas met mazen van 0,8 bij 1,0 mm, en polystyreen petrischalen. Het gaas is in stukken geknipt en om een matrijs rondgebogen en met gewone hechtnietjes verbonden. Daarna zijn de zo gevormde kokers met behulp van een soldeerbout om de petrischalen gelast zodat een bodem en deksel werd verkregen. In zowel bodem als deksel is een gat gesmolten. Tot slot is met behulp van een kromme naald een ophangkoord door de korf gevlochten. Deze korven kunnen vrij eenvoudig om een tak met knoppen geschoven worden. Waarna de knoppen in de korf kunnen uitlopen tot katje of blad. Het ophangkoord werd met een magnussteek aan de tak bevestigd en zo mogelijk ook nog aan een naburige tak. De doorvoergaten zijn vervolgens met tape afgedicht.

Om de bruikbaarheid van de gefabriceerde korven te testen is het volgende experiment uitgevoerd. Als wind bron is perslucht gebruikt zoals dit vrijwel overal op het Biologisch Centrum voorhanden is. Dit is met behulp van een slang en een koperen pijpje gericht. Als analysator is een summerende vaneanemometer gebruikt. (Zoölogie, werkgroep ferormonen) Er is telkens een triplo bepaling uitgevoerd. Beurtelings is gemeten met de vane in de vrije luchtstroom en de vane omgeven door een gaaskorf in de luchtstroom. De resultaten zijn weergegeven in grafiek 1. Gebleken is dat de korven lineair ongeveer 40% van de wind tegenhouden. Dit kan moeilijk als bezwaar worden opgevat omdat de invang van pollen door de pistillae slechts plaats vindt bij windsnelheden van 0,2 tot 0,5 m/s. (7,19) De verdere afzwaking van de windsnelheid wordt op natuurlijke wijze bereikt door de zogenaamde grenslaag effekten die door de bouw van de katjes worden opgeroepen.

Na vier tot zes weken, wanneer het eerste pappus zichtbaar werd buiten de zaaddozen, is de tak met korf en al afgeknipt en in een papieren gewasmonster zak verpakt. Tevens zijn drie ongekorfde takken geoogst en samen verpakt.

figuur 6 Overzicht van het struweel in mei, met korven en etiketten.



grafiek 1 Verband tussen de windsnelheid binnen en buiten de gaaskorf. (De lineaire regressie koëfficient van de best passende lijn is r=0,995.)

In het laboratorium is vervolgens geteld hoeveel funktionele reproduktieve eenheden in de korf aanwezig waren. Van drie katjes is het aantal vruchtdoosjes geanalyseerd. Met behulp van een stereoloep (Olympus VK vergroting okulair x objektief 10 x 2) is daarna een steekproef van vijf zaaddozen gescoord op het aantal bevruchte vruchtbeginsels c.q. zaadjes en het aantal niet bevruchte vruchtbeginsels. Daar naar mate de tijd vordert er meer zaad vrij komt is voornamelijk gelet op de arillus. Deze is duidelijk verdikt, funktioneel geworden, wanneer er een embryo op aangehecht zit of gezeten heeft. In tegenstelling tot een arillus van steriel vruchtbeginsel dat dun blijft met alleen de embryozakmoedercel als verdikt uiteinde. Zo mogelijk is hier oók nog gelet op bevrucht maar onvolgroeid zaad. Dit betreft voortijdig afgestorven embryo's. Deze zijn meegeteld als bestoven maar wel appart genoteerd.

Uit de zo verkregen getallenparen is met behulp van een kalkulator (TI 58 c) de bestuivingseffektiviteit per funktionele reproduktieve eenheid berekend volgens de formule:

$$w = \frac{\sum_{i=0}^{5} h_i}{\sum_{i=1}^{5} h_i + \sum_{i=1}^{5} s_i}$$

Hierbij is (w) de bestuivingseffektiviteit, (h_i) het aantal uitgegroeide en (s_i) het aantal niet bevruchte vruchtbeginsels.

Deze waarden per katje zijn omgerekend tot de gemiddelde bestuivingswaarden per boom. Daarbij is tevens de standaard deviatie bepaald om een maat voor de spreiding te kunnen aangeven. Alle bewerkingen zijn afzonderlijk voor de gekorfde en de niet gekorfde takken uitgevoerd.

Hierna is uit al deze waarden per boom het gemiddelde voor de soorten gekalkuleerd. Waarop de zo verkregen waarden zijn omgewerkt tot percentages door vermenigvuldiging met 100%. Om het vergelijken mogelijk te maken is ook de standaard deviatie omgezet in een percentage. De waarden van de katjes van de ongekorfde takken zijn een maat voor de totale bestuiving ($\hat{b}$). De waarden van de met korven tegen entomofilie beschermde katjes zijn een maat voor het aandeel van anemofilie in de bestuiving ($\hat{w}$). Het verschil tussen deze twee totaal waarden leverd een grootheid die de bijdrage van insekten aan de bestuiving uitdrukt ($\hat{i}$) volgens de formule:

$$i = \hat{b} - \hat{w}$$

Gedurende de tijd dat het veldwerk werd verricht, en de bloei en bestuiving optrad, zijn de atmosferiese omstandigheden geprotokolleerd. Daarvoor is gebruik gemaakt van een termo - hygrograaf (Lambrecht U4aT 252 7d) met een wekelijkse cyklus. Dit apparaat is wekelijks geijkt met behulp van een minimum - maximum vloeistof termometer en een verdampingspunt hygrometer. Er is een poging gedaan om geregeld de windsnelheid te bepalen, de beschikbare cupanemometer bleek echter niet naar behoren te funktioneren.

Additioneel zijn zaadjes te kiemen gezet. Dit is gedaan met vers geoogst zaad en met zaad dat een tot vijf wekelijkse perioden bewaard werd onder praktikumzaal kondities. Deze proeven zijn gedaan in petrischalen met zilverzand als medium voor een raam op het Zuiden. Het kriterium gekiemd werd toegekend wanneer de beide kotielen gestrekt waren en naast een haarwortelmassa zich een penworteltje in het substraat boorde. (17,25)

Resultaten.

De uitkomsten van het deskriptieve werk zijn per soort gegroepeerd en voor elk individu weergegeven. (zie bijlagen tabel 3) De waarden zijn uitgezet in de grafieken2a en 2b.Daaruit blijkt:

- S. alba en S. cinerea leveren gezien de enorme planten die gevormd worden maar weinig zaad c.q. de reproduktieve opbrengst is laag.
- Elke extra 35 cm planthoogte komt overeen met een vertienvoudiging van het aantal geproduceerde zaden. Die trend gaat op voor S. repens en S. aurita. (grafiek 2a)
- Per tak worden ongeveer 1000 zaden geproduceerd. (grafiek 2b) Zodat een evenredige toename van het aantal zaden met het aantal takken ontstaat. Dit is een zeer grof gemiddelde want lang niet elke tak draagt funktionele reproduktieve eenheden. Voor S. cinerea en S. alba kon deze teneur in het geheel niet vastgesteld worden.

Samenvattend kan worden gesteld dat pistillate florecsenties dragende wilgebomen van 10 tot 15 jaar ouderdom jaarlijks in de orde van grootte van honderdduizend (10^5) tot tienmiljoen (10^7) zaadjes leveren.

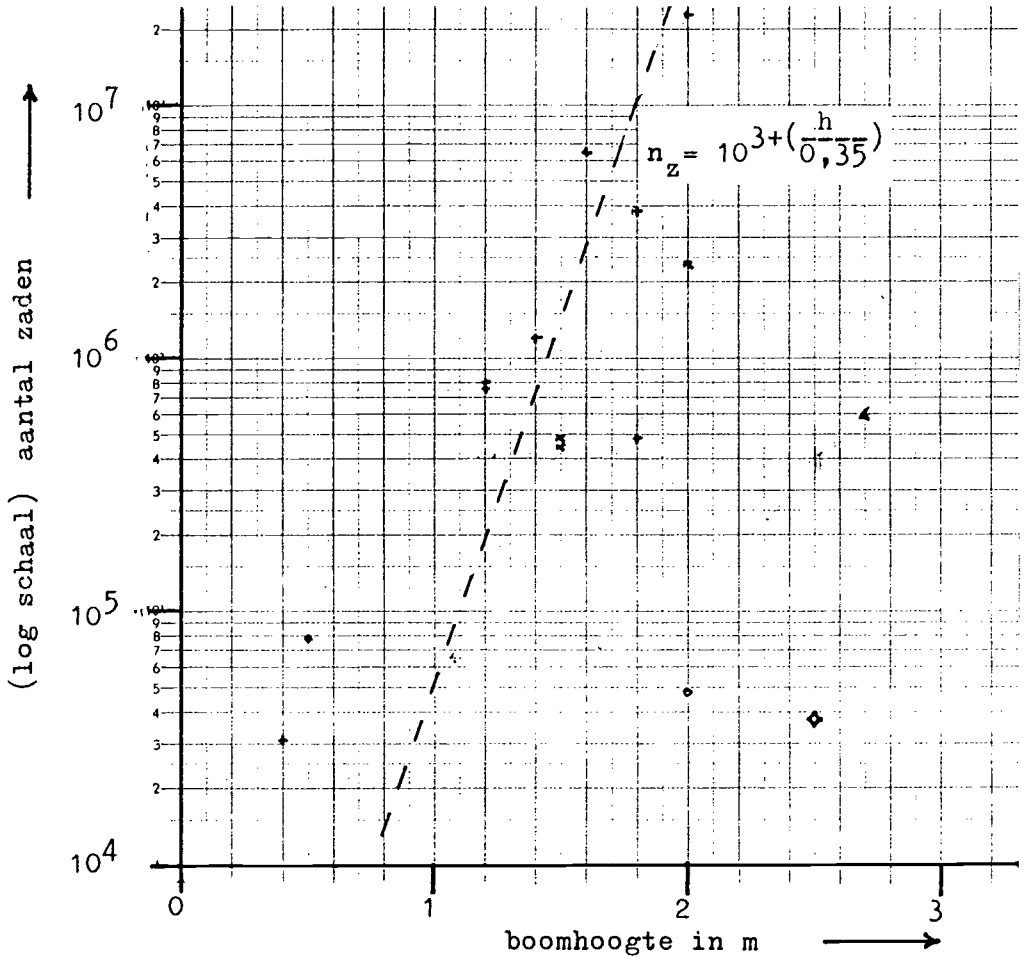
De resultaten staan per soort in grafiek 3 die geheel teruggrijpt op het experimentele werk.De totale bestuivingspercentages staan appart van de obligaat anemofiele waarden. Hieruit blijkt dat ongeveer 50% van de aangelegde vruchtbeginsels daadwerkelijk bestoven wordt. Het aandeel van entomofilie hierin bedraagt voor S. caprea bijna het totaal, voor S. repens en S. cinerea ongeveer driekwart en voor S. alba en S. aurita ongeveer de helft. Met andere woorden : de Schietwilg en de Geoorde wilg zijn de belangrijkste anemofielen uit deze vijf soorten. Behalve voor S. repens zijn de gevonden waarden niet signifikant gebleken. De uitkomsten mogen dus niet anders dan als trends opgevat worden.

De zelfde waarden zijn omgerekend naar het percentage entomofilie, met de totale bestuiving per soort op 100% gesteld, weergegeven in grafiek 4 uitgezet tegen de periode van de bloei.

In grafiek 5 zijn ook de percentages entomofilie weergegeven. Nu niet uitgezet tegen de bloeidatum maar tegen het trajekt waarover de luchtvochtigheid zich uitstrekte gedurende de bloeiperiode. Hieruit blijkt een trend dat naar mate planten later in het jaar bloeien ze minder door insekten bestoven worden en dus meer door de wind. Eveneens blijkt de trend dat insekten meer bijdragen aan de bestuiving naar mate de luchtvochtigheid hoger is. De humiditeit hangt min of meer samen met de tijd van het jaar, het wordt droger naar mate de zomer nadert.

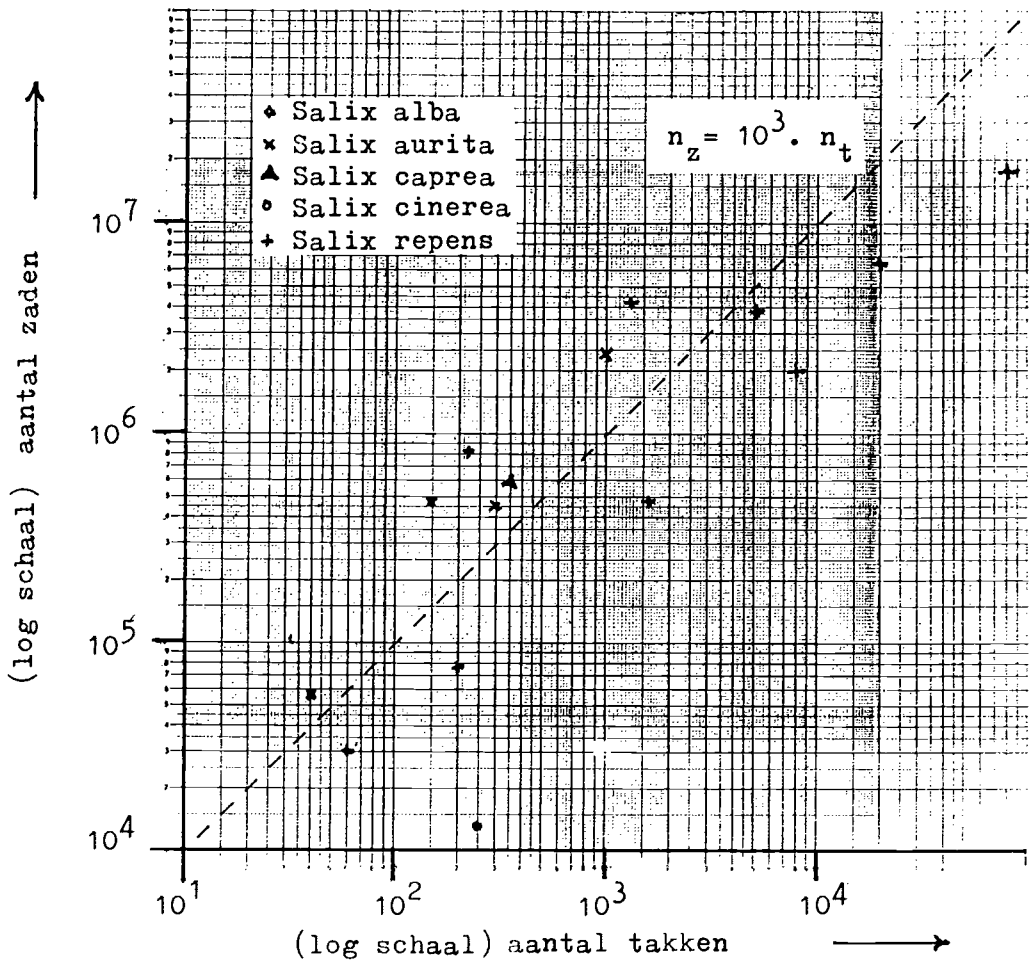
In tabel 1 zijn tot slot de verschillende bestuivingswaarden nog eens uitgezet. Ditmaal gekorrigeerd voor het aantal geaborteerde zaadjes. Deze letale zaadzetting leverd een verliespost van ongeveer 3% op bij S. alba, S. aurita en S. repens. De teneur is aanwezig dat die post hoger is bij het door de wind bestoven dan bij het door de wind en insekten bestoven zaad.

De additionele experimenten geven oppervlakkige informatie over de kiemkracht van het zaad. Samenvattend kan worden gesteld dat tot vijf weken na het vrij komen van het zaad 85 tot 100 % van de zaden van alle onderzochte soorten kiemt. Daarna loopt de kiemkracht hard terug. Zo kiemde er na zeven weken niets meer.

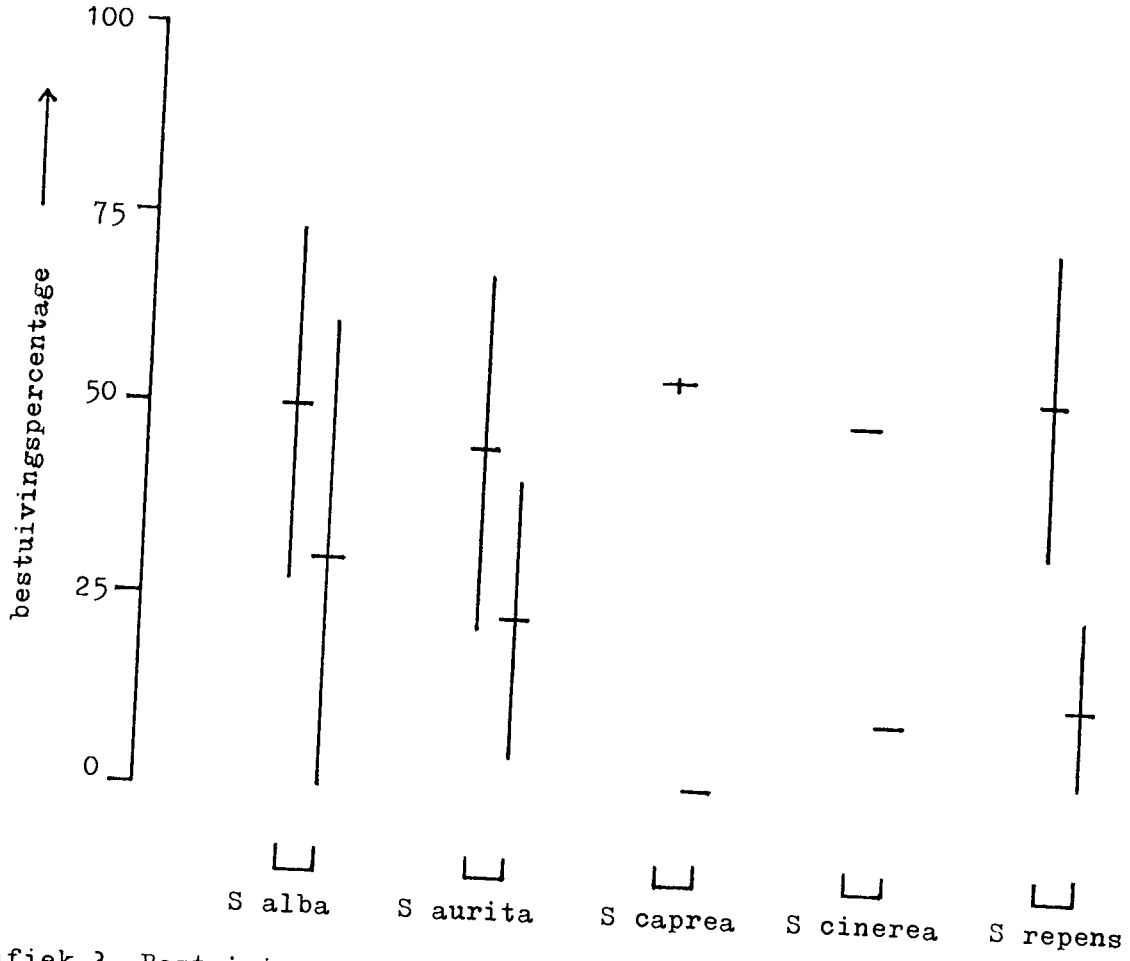


grafiek 2a

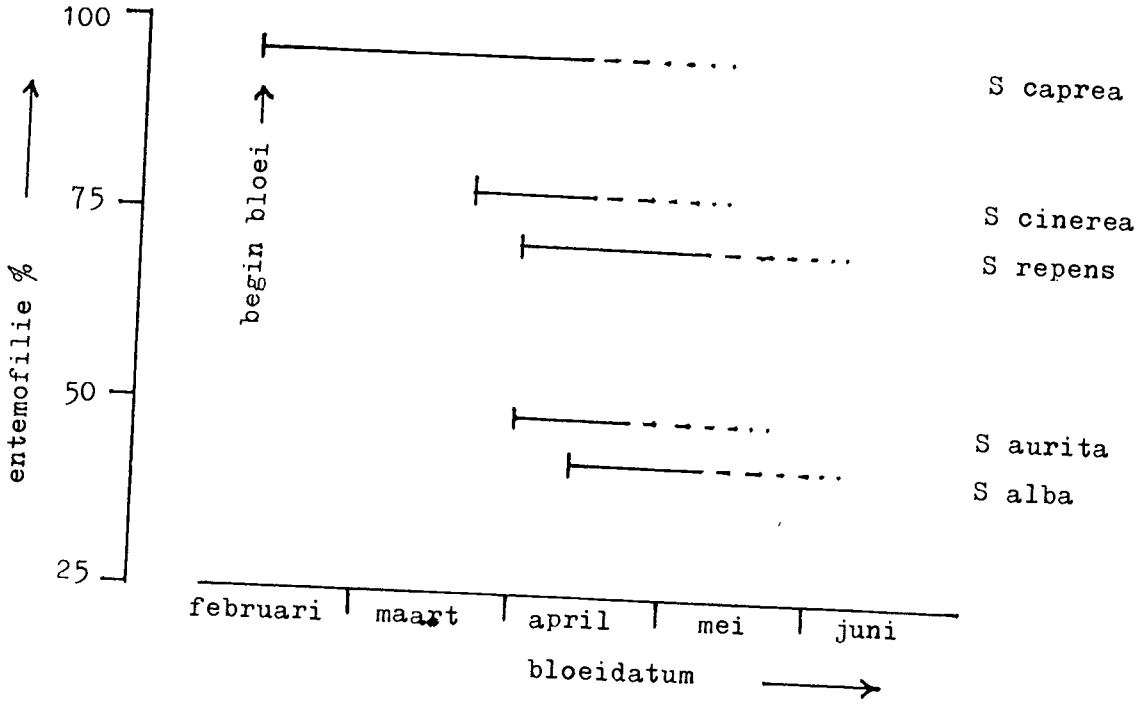
Geproduceerd aantal zaden in relatie tot de hoogte van de boom (a) en aantal takken (b).



grafiek 2b



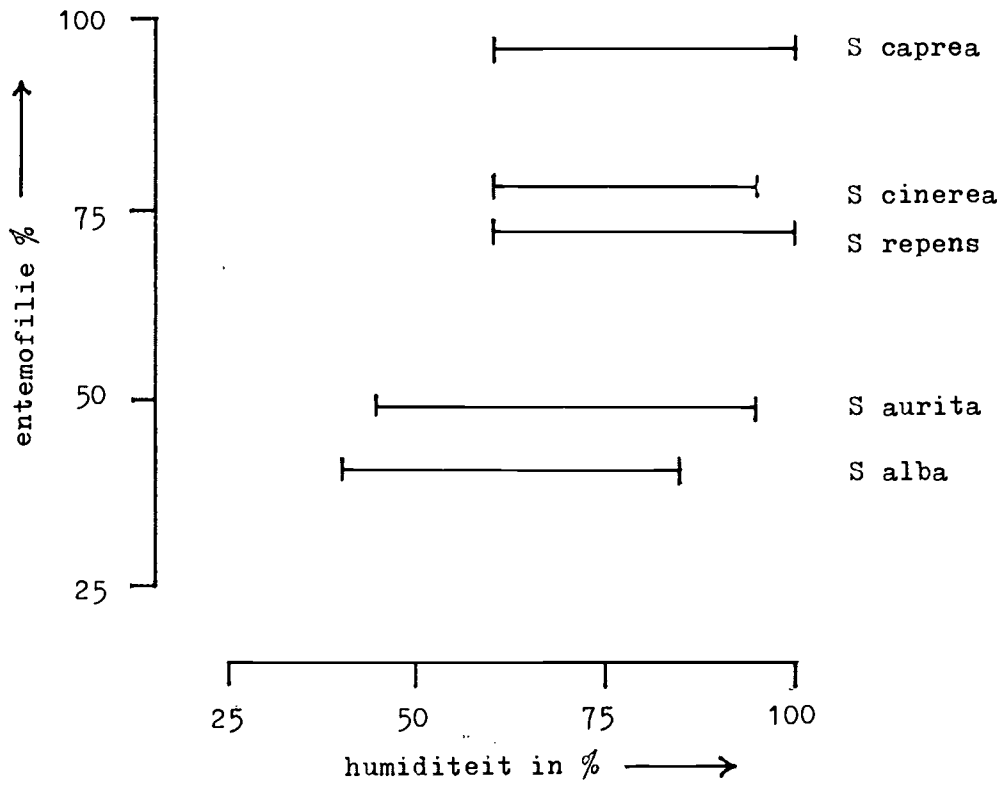
grafiek 3 Bestuivingspercentages, totale bestuiving (links) en windbestuiving (rechts), voor 5 Salix soorten. Gemiddelden en standaarddeviaties.



rafiek 4 Verband tussen bloeidatum en percentage insektenbestuiving.

		S alba	S aurita	S caprea	S cinerea	S repens
totaal bestuiving	fertiel	100	97	100	100	97
	steriel	0	3	0	0	3
anemofilie	fertiel	57	47	4	22	27
	steriel	3	4	0	0	1
entemofilie	fertiel	43	50	96	78	70
	steriel	(-) 3	(-) 1	0	0	2

tabel 1 Bestuivingspercentages per soort uitgesplitst naar levenskrachtig (fertiel) en onvolgroeid (steriel) zaad.



grafiek 5 Verband tussen luchtvochtigheid en percentage insektenbestuiving.

Diskussie.

Hier zal eerst worden ingegaan op de resultaten van het deskriptieve werk. De relatie tussen de wilgeboom en het geproduceerde zaad is niet zo eenvoudig als enkele resultaten suggereren. Er zijn duidelijke makromorfologiese verschillen tussen de soorten. Zo treden S. repens en S. aurita vaak op als struik. S. cinerea kan ook meerstammig zijn waardoor een struikvorm wordt benaderd. Daarentegen komen S. alba en S. caprea eigenlijk alleen als boom voor. De vaak optredende meerstammigheid zou heel goed veroorzaakt kunnen zijn door vraat gedurende het juveniele stadium van de plant, door hazen, konijnen en reeën. (29) Diersoorten die in de Lauwerszeepolder veelwuldig voorkomen. (1)

Op grond van teoretiese beschouwingen valt een verwachting uit te spreken dat de geproduceerde hoeveelheid zaad min of meer evenredig zal zijn met het volume dat de boom inneemt. Dit kan benaderd worden door een cilinder of kegel. Korrelaties zouden zo geredeneerd de vorm moeten hebben van een funktie als r^2h. Dat de gevonden korrellaties lineair of logaritmies-lineair zijn laat zich verklaren uit de struikvorm van de soorten waarvoor de korrellaties gevonden zijn. De vorm van een struik is volumetries ook wel als cilinder te benaderen maar de schikking van takken in een struik is daarmee niet in overeenstemming.

De takken die katjes dragen zijn een jaar oud, behoren dus tot het jonge en levende hout. Ze zijn dan ook aan de periferie van de struik gelegen. Bij exemplaren van S. repens en S. aurita dragen al deze jonge takken funktionele reproduktieve eenheden. In tegenstelling tot de drie overige soorten die per individu veel meer vegetatieve takken bevatten. Het meest extreme voorbeeld hiervan is S. alba. Bomen hiervan worden pas generatief waneer een hoogte van 3 meter bereikt is, en dan nog maar met een zeer klein aantal takken. Vandaar dat de schatters voor deze soort niet opgaan.

Kombinatie van de schatter: „vertienvoudiging van het aantal zaden met elke 35 cm planthoogte" met de schatter: „1000 zaden per tak" levert de implikatie dat een hoogte toename van 1,05 m gepaard gaat met een toename van het aantal takken met 1000. Dit zijn vrij natuurlijke waarden. Een jaarling van S. repens of S. aurita bestaat uit een takje van ongeveer 35 cm hoog waar al in het eerste jaar 5 tot tien katjes aan kunnen zitten. En tien repens katjes of vijf aurita katjes leveren 1000 zaden. Een struik van 1,5 meter hoog is bijvoorbeeld T65 die leverde $4,8 \cdot 10^5$ zaadjes of R212 van 1,4 meter hoog die leverde $1,2 \cdot 10^6$ zaadjes. (zie bijlagen tabel 2 b en a)

Het experimentele deel van het hier beschreven onderzoek geeft aanleiding tot een paar waarschuwende geluiden. Het reproducerend vermogen van exemplaren van een Salix species in een struweel heeft een effektiviteit van ongeveer 50%. De term struweel moet hier zeer specifiek worden opgevat als een aantal Salix populaties op een beperkte oppervlakte. Bij verspreid staande exemplaren van een wilgesoort zou deze waarde wel eens veel lager kunnen liggen. Uit teoretiese beschouwingen bleek dat de terminale valsnelheid van anemofiele pollenkorrels varieert van 1 tot 40 cm/s. Voor S. caprea werd experimenteel $v_s = 2,16$ cm/s gevonden. (21) Ook wordt de formule $s_{90} = h^2$ gehanteerd. (27) Hierin is (h) de hoogte van de pollen bron in centimeters ten opzichte van het punt van opvang en (s_{90}) de afstand tussen bron en doel. Bij een wilgeboom met staminate eenheden op 1,5 meter hoogte wordt 90% van het pollen binnen 225 meter in benedenwindse richting van de bron onderschept. Voor effektieve bestuiving ligt het hoogte verschil tussen bron en doel in de orde van grootte van 50 cm. Dus bomen die binnen 25 meter benedenwinds van een pollinerende soortgenoot staan hebben een redelijke kans daardoor bestoven te worden.

Bereken we dit zelfde met de terminale valsnelheid als gegeven. Dan kan een pollenkorrel die 0,5 m hoogte mag verliezen 25 sekonden in de lucht blijven en bij 1 m/s windsnelheid (1 Beaufort) dus ongeveer

25 meter wegkomen. (5) Bij dit soort beschouwingen worden turbulentie effekten van de begroeiing niet meegenomen in de berekeningen. Evenmin worden de grenslaageffekten die in de direkte omgeving van de katjes de luchtstroming afbuigen en reduceren ingekalkuleerd. Die effekten maken dat het onderscheppen van een stuifmeelkorrel door de stylus mogelijk wordt. (6,8,20) Uit windtunnel onderzoek bleek dat die effekten de effektieve bestuivingsafstand tot ongeveer de helft of tweederde reduceren. In de veldsituatie laat dit verschijnsel zich benaderen met de formule: $z_0 = 2/3$ h. Hierin is (h) de gemiddelde vegetatiehoogte en (z_0) de hoogte waarop de gemiddelde windsnelheid boven vrij oppervlak tot 0 m/s gereduceerd is door „boundery layer effects" op grote schaal.(3)

In de literatuur worden wilgen nogal eens in het algemeen beschreven Vaak worden ze dan of ingedeeld bij de entomofielen, vanwege de vroege bloei en de aanwezigheid van nektaria die wilgen tot de eerste voedselplanten maken, (11,19) of bij de anemofielen, op grond van de aanwezigheid van katjes en de specifieke bouw van het pollen: glad, retikulaat en trikolpaat. (4,9) Verdergaande auteurs delen de wilgen bij beide katagorieën in. (4,21) Of proberen de wilgen te plaatsen op een evolutielijn van het ene uiterste naar het andere. Uit de hier beschreven resultaten blijkt dat over Salix species in beginsel niet gegeneraliseerd mag worden. S, caprea met 96% entomofilie kan moeilijk onder een noemer gebracht worden met S. aurita waar 49% entomofilie optrad. Interessant is wel of de gevonden waarden vaststaand zijn of varieren met plaats en tijd en of het een tussen stadium betreft in een evolutie of een altans in gematigde luchtstreken een voorlopig eindstadium in een evolutie. Elk van deze drie mogelijkheden zullen nader beschouwd worden.

Een dergelijk antwoord op de vraag of de gevonden resultaten in ruimer perspektief geldigheid bezitten kan pas na verder onderzoek gegeven worden. Hoe reageren onderzochte bomen in een ander, droger, voorjaar of soortgenoten elders? Dat zijn kernvragen voor verder onderzoek.

Op grond van waarnemingen uit de fytopaleontologie en de palynologie is gebleken dat de gymnospermen langer voorkomen op aarde, en dus als evolutionair primitiever kunnen worden opgevat, dan angiospermen. Prakties alle gymnospermen zijn zowel anemofiel als partieel anemochoor. Het lijkt dus aannemelijk anemofilie als primitiefste vorm van pollendispersie op te vatten. (4,18) Wanneer angiospermen zich uit een zijtak van de gymnospermen hebben ontwikkeld moet deze ontwikkeling naast de Gymnospermae zijn gestimuleerd door een energeties voordeel. Dit voordeel zou de entomofilie geweest kunnen zijn. Insekten werken immers precieser, doelgerichter en dus ekonomieser wat besparingen opleverd in aantallen pollen. (4,18) De eerste bestuivende insekten zijn waarschijnlijk kevers geweest die leefden van pollenpredatie. (19,23) Zo geredeneerd hoort entomofilie bij de angiospermen als kippesexualiteit bij het ei. Familia als Betulaceae en Salicaceae kunnen dan ook slechts sekundair aangepast zijn geraakt aan anemofilie. Daarbij kunnen de nektaria en de geur van Salix species als nieuw verworven aanpassingen worden opgevat. (18) Ook kunnen deze attraktantia als rudimenten worden gezien. (4) De eerste opvatting maakt het aannemelijk dat de evolutie van de suksesvolste Salix species zich zal voortzetten tot obligaat entomofielen. (18) De opvatting dat attraktantia rudimenten zijn laat meer mogelijkheden open.

Veel Salix species zijn bij uitstek aangepast aan de kolonisatie van vers aan- of opgeslibde gronden. Gedurende de eerste paar jaar, dat wilgen daar suksesvol zijn, betreft dat een vrij open milieu. Een plaats waar anemochorie in de lijn der verwachting ligt. Wanneer een habitat gunstig is voor anemochorie moet anemofilie een belangrijke bijdrage aan pollen dispersie kunnen leveren. Daarnaast zal de geografiese positie van dergelijke habitats niet altijd en niet gedurende de hele bloei entomofilie mogelijk maken.

Omgekeerd is het goed denkbaar dat in een wat ouder wordend struweel de windstroming te zeer gehinderd wordt. (13,20) of dat de naburige waterpartijen de luchtvochtigheid te hoog op laten lopen waardoor de wind geen grip meer op het pollen heeft. (27)

figuur 7 Salix aurita L. bloeiend, staminaat (links) en pistillaat (rechts) exemplaar in mei.

figuur 8 Salix cinerea L. bloeiend in maart, staminaat (links) en pistillaat (rechts) exemplaar.

Bij deze gedachtengang zijn de resultaten uit de grafieken 4 en 5 een aardige illustratie. Een vroeg bloeiende soort S. caprea treft gedurende de hele bloeiperiode een hoge luchtvochtigheid. Mogelijk is die zo hoog dat al het vrijkomende pollen gaat klonteren of dat de anterae reageren met gesloten blijven. (19,27) Alleen foeragerende insekten kunnen dan de geblokkeerde issue doorbreken en daarbij voor dispersie zorgdragen. Naarmate het jaar vordert komt de relatieve luchtvochtigheid een groter deel van de dag onder een grenswaarde, die waarschijnlijk ergens bij 50 - 60% ligt, zodat de wind een groter aandeel in de dispersie van pollen kan krijgen.

Ook deze optie is vanaf de andere kant te benaderen. Wanneer het te droog wordt, en daarbij moet gedacht worden aan 30 - 40% humiditeit, kunnen insekten die niet beschikken over pollenkorven (corbiculae) zoals hommels (Bombinae) en bijen (Apinae) die aan het terminale potenpaar hebben, pollen niet meer transporteren. (4,19) Dit geldt voor anemofiel pollen zoals dat van Salix wat niet voorzien is van pollenkit. Onder die omstandigheden zal de wind juist wel prima al het vrije en enkele pollen kunnen verspreiden. Een voorbeeld bij deze gedachtengang zijn de resultaten uit de grafieken 4 en 5 voor S. aurita en S. alba.

Samenvattend zou gesteld kunnen worden dat: het voor uitgesproken pioniers als wilgen wel eens reproduktieve noodzaak kan zijn om zowel de pollenvektor wind als de pollenvektor insekten te benutten. Zolang opgeslibde gronden gevormd worden zal de huidige situatie in elk geval wel onder een aantal van de wilgesoorten gehandhaafd blijven.

Het voorkomen, bij Salix species van zaadjes die ergens in de ontwikkeling van zygote tot kiemkrachtig zaad blijven steken, vraagt ook om wat aandacht. Dit geaborteerde, letale zaad is ontstaan uit een wel bestoven en bevrucht vruchtbeginsel. Er van uit gaande dat het geen letale vorm van partenokarpie betreft. De meeste van deze zaadjes bereiken een grootte die tot 2/3 van het volgroeide formaat kan reiken. De ontwikkeling is ook ruim voldoende om de anulus aan te zetten tot de ontwikkeling van een coma, de haarkrans die het zaad de mogelijkheid van winddispersie biedt. (14) In het licht van de allokatie van energie en mineralen over de plant en zeker binnen de reproduktieve produktie is het dus een behoorlijke verliespost. Het verschijnsel dat bij windbestoven katjes meer abortus optreed dan bij wind en insektenbestoven katjes suggereert een korrigerende werking van insekten. (tabel 1) Wanneer de oorzaak van de abortus gelegen zou zijn in bestuiving en bevruchting door niet volledig kongruent pollen bij voorbeeld van een andere soort of van een hybride ligt hier een mogelijke verklaring. Het voorkomen van hybriden wordt wel verklaard uit de aanname dat dit een zodanige polyploied betreft dat kerndelingen mislopen. Dit is in overeenstemming met de waarnemingen dat deze zaadjes in elk formaat en ontwikkelingsstadium te vinden zijn. Hybriden en andere soorten verschillen niet alleen in chromosoomgetallen maar ook fenotypies zoals morfologies. Verder is het bekend uit de etologie dat insekten zoals die behorende tot de Apidae instaat zijn positief te diskrimmineren op morfologiese kenmerken. Een insekt dat pollen of nektar heeft geoogst bij een bepaalde soort zal indien mogelijk in 97% van de gevallen als volgende gastheer een plant van de zelfde soort en zelfs van het zelfde type bezoeken. (19)

Door dit specifieke gedrag is het zeer wel denkbaar dat waar de „at random" bestuivende wind niet passende kombinaties tot stand brengt insekten juist de soort zuiver houden en het ontstaan van hybriden voorkomen.

Binnen het beschreven experiment zou dan het volgende mechanisme werkzaam kunnen zijn: Een reseptieve stigma vangt zowel anemofiel pollen op als pollen dat een nektar foeragerende bij achterlaat. Dit laatste stuifmeel is hoogstwaarschijnlijk voor het grootste deel soortspecifiek en zal de wedloop van de pollenbuisgroei winnen en de bevruchting voltooien. (19) Wanneer alleen anemofiel pollen op de stigma aanwezig is maakt het relatief tragere , niet soortspecifieke pollen, een grotere

kans op de bevruchting. Dit dan in een aantal gevallen met letale gevolgen. In een aantal andere gevallen zal hierdoor een bastaard ontstaan die door introgressie een soortspopulatie van nieuw geneties materiaal kan voorzien.

Zo geredeneerd zou anemofilie nog een voordeel in zich hebben voor pionierplanten zoals Salix species: het bevorderen van genetiese variatie in een populatie.

Tot slot enige opmerkingen over de additionele kiemingsexperimenten. De gevonden resultaten, tot 85% kieming na vijf weken, zijn hoopgevend voor verder experimenteel werk. Het zaadje bestaat bij Salix uit een embryo in een dunne zaadhuid. (14,25) De kieming verloopt snel en er treedt krachtige jeugdgroei op. Zoals ook al verwacht werd op grond van de kenmerken van pionierplanten en het volgen van een r-strategie. (16) Door het sterke kiemhaarwortelnet moet wel het substraat met zorg gekozen worden met het oog op latere transplantatie. Zilverzand voldoet voor dit doel prima.

Alles beschouwend kan worden gesteld dat de hier gevonden resultaten een teneur aangeven dat Salix species met hun bloeiregulatie een reproduktief rendement van 50% weten te bereiken. Daarvoor moeten wel de pollenvektoren wind en insekten worden gemobiliseerd. De tweede vektor is daarbij waarschijnlijk de meest bedrijfszekere. De anemofilie dient mogelijk als een soort van reservefaktor voor de bestuiving.

Helaas hebben klimatologiese katastrofes de steekproefgroottes geminimaliseerd. Het verdiend mede hierom dan ook aanbeveling de experimenten te herhalen. Daarbij zouden proefnemingen op andere lokaties ook belangwekkende aanvullingen kunnen leveren.

Door het hoge regeneratievermogen van de Salixspecies behoort experimenteel werk tot de mogelijkheden. Waarmee de problemen, die door het formaat van wolwassen individuen ontstaan, kunnen worden ondervangen. Kortom een genus dat uitnodigt tot verder onderzoek.

Literatuur.

1 J.van Beek, T.Oost, D.Speelman, E. van Wijk & T.Zonneveld
Wilgenbosjes in de Lauwerszeepolder.
verslag 3e jaarskursus Pl.oec. 1981

2 R.Bloem & P.Gerrits
Inventarisatie en kartering van de natuurlijke houtige opstand in het Lauwersmeergebied.
werkdokument R.IJ.P. 1980 Lelystad 14 Abw

3 R.M.M.Crawford & J.Balfour
Female predominant sex-ratios and physiological differentiation in arctic willows.
J.of Eco. 1983 71(149-160)

4 K.Faegri & L.van der Pijl
The principles of pollination ecology.
Pergamon press Oxfort 3e edition 1979

5 H.D.Frinking
Aerobiologie
Natuur en Techniek 46 juni 1978 (356-379)

6 R.Geiger
The climate near the ground.
Harvard University Press 1957 Cambridge

7 T.J.Givnish
Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seedplants: dioecy and dispersal in Gymnosperms.
Evolution 34:5(959-972) 1980

8 J.Grace
Plant response to wind.
Academic Press 1977 London

9 G.Hegi
Illustrierte Flora von Mittel-Europa.
C.Hanser verlag Munchen band III 1 teil 1957

10 H.Heukels & S.J.Ooststroom
Flora van Nederland.
Wolters-Noordhoff Groningen 1977

11 E.Holm
Blomsterbiologi
NordiskForlag Kopenhagen 1978

12 J.Hoogesteger
Spontane wilgebossen van Flevoland.
intern rapport R.IJ.P. 208 Abw Lelystad

13 H.A.Hyde & D.A.Williams
Studies in atmospheric pollen III.
New Phytologist 45 1945

14 P.G.de Jong
35e Dendrologendag, gewijd aan het geslacht Salix.
Groen 1976 32:1(345-351)

15 A.Krause
The natural reproduction of willows along the Ahr-river shore.
Schriftenreihe fur vegetationskunde 8 (99-104)

16 C.J.Krebs
Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance.
Harper & row 2e edition 1978

17 K.W.McLeod & J.K.McPherson
Factors limiting the distribution of Salix nigra.
Bull. of the Torrey Bot. Club 100:2(102-110) 1973

18 A.D.J.Meeuse
Taxonomic relationship of Salicaceae and Flacourtiaceae.
Acta Botanica Neerlandica 24:5-6(437-457) 1975

19 B.M.Moeliono & N.B.M.Brandjes
stencils bij de kursus Plantensystematiek II 1982

20 T.R.Oke
Boundery layer climates.
1978 chapter 2, 4 and 5

21 M.Proctor & P.Yeo
The pollination of flowers.
Collins Lodon 19(73)79

22 L.van der Pijl
Principles of dispersal in higher plants.
Springer verlag Berlin 1969

23 E.Reinders
Leerboek der algemene plantkunde.
Deel 1 Amsterdam 1964

24 M.D.Ross
Five evolutionary pathways to subdioecy.
The American Naturalist 119:3(297-318) 1982

25 M.Simak
Germination and storage of S.caprea L. and P.tremula L. seeds.
Proceedings of the International symposion on forest tree seed storage. Ottawa Canada 1980

26 R.G.Stanley & H.F.Linskens
Pollen, biology biochemistry management.
Springer verlag New York 1974

27 D.R.Whitehead
Wind pollination in the Angiosperms
Evolution 23(28-35) 1969

28 V.L.Wigbels
Een orienterend onderzoek naar de invloed van langdurige overstromingen op de vitaliteit van de wilgen in de Oostvaardersplassen.
intern rapport R.IJ.P. 22 Abw 1978 Lelystad

29 J.O.Wolff
Burning and browsing effects on willow growth in interior Alaska.
Journal of Wildlife Menage. 42:1(135-140) 1978

Bijlagen.

soort basis 100 %		S alba v t	S aurita v t	S caprea v t	S cinerea v t	S repens v t
totale bestuiving	x̄	50 100	45 100	55 100	50 100	54 100
	SD	23	23	1		20
anemofilie	x̄	30 60	23 51	2 4	11 22	15 28
	SD	31	18	1		11
entemofilie		20 40	22 49	53 96	39 78	39 72

tabel 2 Resultaten in percentages over de bestuiving uitgaande van alle vruchtbeginsels als 100 % (v) of de totale bestuiving als 100 % (t).

soort: Salix alba L. (schietwilg)						
boom no.	A 45	A 60	A 84	A 87		$\bar{x}$
bloeidatum	830505	830427	830427	830505		
boomhoogte	2,8 m	2,5 m	3,5 m	3,0 m		
zaden/doos $\bar{x}$	6,6	11,0	3,6	1,2		5,6
SD	1,8	3,5	2,0	1,2		4,2
onvolgroeid	0,8		0,9			
dozen/katje $\bar{x}$	29,8	64,0	64,8	18,0		44,2
SD	16,8	17,3	17,7	6,0		23,9
katjes/boom	32	55	130	16		
zaden totaal	$6,3.10^3$	$3,9.10^4$	$3,0.10^4$	$3,4.10^2$		
volgroeid	$5,4.10^3$		$2,3.10^4$			

tabel 3a Resultaten met betrekking tot bloeiperiode, boomhoogte en zaadproduktie voor Salix alba L.

soort: Salix aurita L. (geoorde wilg)						
boom no.	T 64	T 65	T 66	T 67		$\bar{x}$
bloeidatum	830427	830427	830420	830420		
boomhoogte	2,0 m	1,5 m	1,5 m	2,0 m		
zaden/doos $\bar{x}$	4,0	5,5	3,1	7,9		4,6
SD	0,9	0,8	1,1	0,6		2,6
onvolgroeid		2,9	0,5			
dozen/katje $\bar{x}$	45,7	35,6	36,9	51,1		42,3
SD	15,2	13,9	14,4	17,8		7,3
katjes/tak $\bar{x}$	15,8	31,4	16,3	5,9		17,4
SD	8,7	20,3	9,3	2,4		10,5
takken	40	$1,5.10^2$	$3,0.10^2$	$1,0.10^3$		
zaden totaal	$5.8.10^4$	$9,2.10^5$	$5,6.10^5$	$2,4.10^6$		
volgroeid		$4,8.10^5$	$4,6.10^5$			

tabel 3b Resultaten met betrekking tot bloeiperiode, boomhoogte en zaadproduktie voor Salix aurita L.

soort: Salix caprea L. (boswilg)						
boom no.	C 70	C 72				$\bar{x}$
bloeidatum	830410	830410				
boomhoogte	2,8 m	2,7 m				
zaden/doos $\bar{x}$	5,8	5,5				5,7
SD	0,3	0,9				0,2
dozen/katje $\bar{x}$	50,0	51,0				50,5
SD	12,9	9,2				0,7
katjes/tak $\bar{x}$		6,8				
SD		5,1				
takken		$3,4.10^2$				
zaden totaal		$6,0.10^5$				

tabel 3c Resultaten met betrekking tot bloeiperiode, boomhoogte en zaadproduktie voor Salix caprea L.

soort: Salix cinerea L. (grauwe wilg)						
boom no.	N 52	N 53				$\bar{x}$
bloeidatum	830327	830327				
boomhoogte	2,2 m	1,8 m				
zaden/doos $\bar{x}$	10,5	4,8				7,7
SD	1,7	0,3				4,0
dozen/katje $\bar{x}$		47,5				
SD		12,0				
katjes/tak $\bar{x}$	4	3				3,5
SD		1,7				0,7
zaden totaal		$2,5.10^2$				

tabel 3d Resultaten met betrekking tot bloeiperide, boomhoogte en zaadproduktie voor Salix cinerea L.

soort: Salix repens L. (kruipwilg)						
boom no.	R 39	R 66	R 90	R 104	R 164	
bloeidatum	830407	830407	830407	830407	830407	
boomhoogte	2,0 m	0,4 m	1,0 m	1,8 m		
zaden/doos $\bar{x}$	3,9	2,4	2,8	1,5	7,5	
SD	1,7	0,9	2,4	1,0	0,6	
onvolgroeid	0,1		0,1			
dozen/katje $\bar{x}$	28,6	28,4	32,0	28,6	34,6	
SD	6,9	7,0	12,6	5,8	13,0	
katjes/tak $\bar{x}$	20,1	7,6	9,5	16,2	12,0	
SD	6,4	4,5	3,0	3,9	3,2	
takken	$8,0.10^4$	6,0.10	$1,4.10^2$	$5,4.10^4$	$1.3.10^3$	
zaden totaal	$1,8.10^7$	$3,1.10^4$	$1,2.10^3$	$3,8.10^6$	$4,2.10^6$	

tabel $3e_1$ Resultaten met betrekking tot bloeiperiode, boomhoogte en zaadproduktie voor Salix repens L.

soort: Salix repens L. (kruipwilg)						
boom no.	R 170	R 211	R 212	R 213	R 214	$\bar{x}$
bloeidatum	830407	830427	830427	830427	830427	
boomhoogte	1,8 m	1,6 m	1,4 m	1,2 m	0,5 m	
zaden/doos $\bar{x}$	4,0	4,6	3,1	5,5	1,8	3,7
SD	0,3	1,5	0,8	2,2	1,4	1,8
onvolgroeid			1,2	0,4		
dozen/katje $\bar{x}$	30,4	21,6	28,6	32,6	26,8	29,0
SD	8,9	7,6	13,1	11,3	17,2	3,6
katjes/tak $\bar{x}$	8,1	32,4	28,6	21,0	8,0	15,2
SD	4,4	16,2	12,6	10,5	2,6	10,1
takken	$1,6.10^3$	$2,0.10^4$	$8,0.10^3$	$2,2.10^2$	$2,0.10^2$	
zaden totaal	$4,8.10^5$	$6,5.10^6$	$2,0.10^6$	$8,1.10^5$	$7,7.10^4$	
volgroeid			$1,2.10^6$	$7,5.10^5$		

tabel $3e_2$ Vervolg van tabel $3e_1$

soort: Salix alba L. (schietwilg)

boom no.	A 45	A 60	A 84	A 87		$\bar{x}$	
korf 1	0,203 0,8	0,711	0,653 0,594	0,154			totale fraktie onvolgroeide fraktie
	0	0,809	0,214 0,583	0,129			
	0	0,787	0,023	0,141			
korf 2	0,032		0,273 0,25				
	0		0				
	0,32		0,027				
korf 3							
$\bar{x}$	0,092 0,133	0,769	0,198 0,238	0,141		0,3 0,093	
SD	0,136 0,327	0,051	0,250 0,288	0,018		0,316 0,115	
vrij	0,705		0,714	0,52			
	0,860		0,639	0,16			
	0,581		0,233	0,043			
$\bar{x}$	0,715		0,529	0,241		0,495	
SD	0,140		0,259	0,248		0,238	

tabel 4a Resultaten van de bestuivingseffektiviteit per individu, gemiddeld over 5 zaaddozen van telkens 3 katjes van gekorfde en vrije takken.

soort: Salix aurita L. (geoorde wilg)

boom no.	T 64	T 65	T 66	T 67		$\bar{x}$	
korf 1	0	0,477 0,4	0,381 0,438	0,208			totale fraktie onvolgroeide fraktie
	0	0,318 0,871	0,135	0,341			
	0	0,271 0,692	0,176 0,222	0,147			
korf 2	0	0,405 0,529	0,238	0,226			
	0,204	0,479 0,130	0,302 0,429	0,2			
	0	0,375 0,462	0,273				
korf 3		0,811 0,651	0,082				
		0,386 0,077					
		0,5 0,370					
$\bar{x}$	0,003	0,447 0,465	0,227 0,156	0,225		0,226 0,167	
SD	0,008	0,156 0,258	0,103 0,206	0,072		0,181 0,221	
vrij	0,113	0,604 0,438	0,326 0,067	0,768			
	0,191	0,534 0,32	0,239	0,685			
	0,319	0,481 0,269	0,457 0,476	0,709			
$\bar{x}$	0,208	0,543 0,342	0,341 0,181	0,721		0,453 0,067	
SD	0,104	0,061 0,087	0.109 0,258	0.043		0,225 0,086	

tabel 4b Resultaten van de bestuivingseffektiviteit per individu, gemiddeld over 5 zaaddozen van telkens 3 katjes van gekorfde en vrije takken.

soort: Salix caprea L. (boswilg)							
boom no.	C 70	C 72				$\bar{x}$	
korf 1	0,020 0 0	0,023 0					totale fraktie
korf 2	0.088 0 0						
korf 3							
$\bar{x}$	0,018	0,011				0,015	
SD	0,035	0,016				0,005	
vrij	0,513 0,576	0,6 0,431 0,638					
$\bar{x}$	0,545	0,557				0,551	
SD	0,045	0,110				0,008	

tabel 4c Resultaten van de bestuivingseffektiviteit per individu, gemiddeld over 5 zaaddozen van telkens 3 katjes van gekorfde en vrije takken.

›rt: Salix cinerea L. (grauwe wilg)							
›m no.	N 52	N 53				x̄	
·f 1	0,114						totale fraktie
rf 2							
rf 3							
	0,114					0,114	
·ij		0,5					
		0,5				0,114	
)							

ıbel 4d Resultaten van de bestuivingseffektiviteit per individu, gemiddeld over 5 zaaddozen van telkens 3 katjes van gekorfde en vrije takken.

soort: Salix repens L. (kruipwilg)							
boom no.	R 39	R 66	R 90	R 104	R 164	x̄	
korf 1	0,125 0,25	0,133	0,143 0,667	0,211	0,191 0,25		totale fraktie onvolgroeide fraktie
	0,1	0,344	0,020 1,000	0,105	0,217 0,286		
	0,069	0,133	0,075 0,25	0,143	0		
korf 2	0,1	0,245	0,310 0,154	0	0,15		
	0,033	0,138	0,047	0,1	0,15		
	0,033		0,143 0,333	0,083	0,295 0,4		
korf 3	0		0,073		0,209 0,222		
	0		0		0,367 0,333		
	0,1		0,023		0,081 0,333		
x̄	0,062 0,028	0,199	0,093 0,267	0,107	0,160 0,203		
SD	0,047 0,083	0,094	0,096 0,354	0,069	0,092 0,160		
vrij	0,333	0,571	0,244 0,091	0,136	0,774		
	0,639	0,5	0,095	0,52	0,680		
	0,876	0,368	0,598	0,286	0,787		
x̄	0,613 0,028	0,480	0,312 0,030	0,314	0,747		
SD	0,268 0,048	0,480	0,257 0,053	0,193	0,059		

tabel $4e_1$ Resultaten van de bestuivingseffektiviteit per individu, gemiddeld over 5 zaaddozen van telkens 3 katjes van gekorfde en vrije takken.

soort:	Salix repens L. (kruipwilg)						
boom no.	R 170	R 211	R 212	R 213	R 214	$\bar{x}$	
korf 1	0,182	0,285	0,139	0,190	0,148		totale fraktie onvolgroeide fraktie
	0,581	0,305	0,055	0,048	0		
	0,345	0	0,063	0,046	0		
korf 2	0,393	0,179	0,094	0,012 0,4	0,122		
	0,741	0,028	0,167	0,130 0,167	0,3		
	0,364	0	0	0,326	0,071		
korf 3	0,379	0,179	0,094	0,163			
	0,438	0,119	0,036	0,255			
	0,567	0	0,037	0,065			
$\bar{x}$	0,443	0,122	0,076	0,139 0,063	0,107	0,151 0,056	
SD	0,163	0,122	0,058	0,104 0,138	0,133	0,110 0,098	
vrij	0,978	0,935	0,344 0,545	0,9	0,436		
	0,704	0,733	0,594 0,579	0,366	0,182		
	0,667	0,563	0,5	0,780 0,233	0,1		
$\bar{x}$	0,783	0,744	0,479 0,375	0,682 0,078	0,239	0,539 0,051	
SD	0,170	0,186	0,126 0,325	0,280 0,135	0,175	0,203 0,116	

tabel $4e_2$ Vervolg van tabel $4e_1$.