

FENOTYPISCHE VARIATIE
BINNEN EN TUSSEN POPULATIES VAN
PHYTEUMA NIGRUM
F.W.Schmidt

Renate A. Wesselingh

D456

FENOTYPISCHE VARIATIE
BINNEN EN TUSSEN POPULATIES VAN
PHYTEUMA NIGRUM
F.W.Schmidt

Renate A. Wesselingh

oktober 1987
doktoraalverslag plantenoecologie,
werkgroep populatieoecologie
Rijksuniversiteit Groningen

begeleiding :
Prof.Dr. J. van Andel
Drs. H.J. van Donk

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

Inhoudsopgave

1	Inleiding	3
2	Materiaal en methode	5
3	Resultaten	8
	3.1 Kieming	8
	3.2 Groeiverloop	10
	3.3 Verschillen tussen de populaties	12
	3.4 Verschillen binnen de populaties	14
	3.5 Kleine potten	17
4	Diskussie	20
	Literatuur	22

1 Inleiding

Zeldzaamheid is een relatief begrip, sterk gekoppeld aan de schaal waarop het voorkomen van een soort bestudeerd wordt. Rabinowitz (1981) geeft drie nivo's aan : de geografische verspreiding, de habitatselectie en de lokale populatiegrootte. De geografische verspreiding wordt grotendeels bepaald door de verspreiding van het potentiële habitat. Hoe nauwer de habitatselectie, hoe sterker de koppeling tussen habitat- en soortverspreiding. Veranderingen in het voorkomen van het specifieke habitat, hetzij van natuurlijke aard (bv. successie) hetzij door menselijke activiteit hebben dan directe gevolgen voor het voorkomen van de plant.

Voorals menselijke activiteiten zijn er in toenemende mate de oorzaak van geweest dat een fors aantal natuurlijke habitats verkleind en versnipperd werden. Dit heeft er toe geleid dat populaties van specifiek aan die habitats gekoppelde soorten eveneens verdwenen, kleiner werden of in kleinere populaties uiteenvielen. Vele soorten zijn aldus zeldzaam geworden of lokaal geheel verdwenen. Aan het verschijnsel zeldzaamheid is de laatste jaren veel aandacht besteed. Vanuit de populatiedynamika is veel onderzoek gedaan naar de kritische stadia in de levenscycli van een aantal zeldzame planten. Dit heeft in veel gevallen concrete beheersmaatregelen opgeleverd die erop gericht zijn om binnen het habitat voor de bewuste plant een zo optimaal mogelijk milieu te scheppen (Synge 1981).

Vanuit de populatiegenetika is veel aandacht uitgegaan naar de gevolgen van verkleinde populatieomvang voor de hoeveelheid genetische variatie. Tengevolge van genetische drift neemt de genetische variatie in een kleine populatie snel af, zeker wanneer er geen immigratie vanuit andere populaties plaatsvindt (Loveless & Hamrick 1984). Veel van dit genetische onderzoek is modelmatig, het experimentele onderzoek richt zich op elektroforetisch bepaalde allozymvariatie. Het wordt vrij algemeen aangenomen dat minder genetische variatie leidt tot minder flexibele organismen. Echter, aan de concrete fenotypische uitingen van genetische verarming is maar weinig onderzoek gedaan. De meeste gegevens komen uit - vaak landbouwkundig getint - onderzoek en betreffen vooral inteeltdepressie (Frankel & Soulé 1981, Van Delden 1984). Een voortdurende inteelt heeft een verminderde prestatie/reproductie tot gevolg. Er wordt hierbij niet gekeken naar de fenotypische variatie.

Duidelijk is wel dat voor kleine populaties een optimaal beheer alléén niet voldoende is om het voortbestaan van die populaties op de langere termijn veilig te stellen.

Dit onderzoek heeft als doel de fenotypische prestaties, zowel in grootte als in variatie, van populaties van verschillende omvang te vergelijken. Bovendien zal aandacht besteed worden aan de verdeling van de fenotypische variatie over de verschillende ouderplanten binnen een populatie. Dit kan dienen als fenotypische equivalent van de genetische structuur (Loveless & Hamrick 1984).

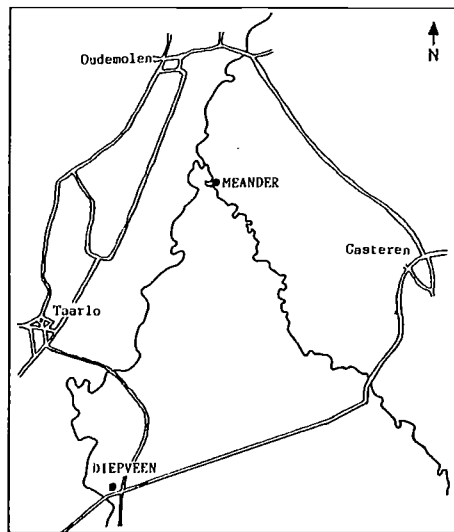
De onderzochte soort is *Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt (Campanulaceae), voor ons land een zeldzame soort die hoofdzakelijk in het oosten en zuidoosten voorkomt. Het biotoop bestaat uit vochtige loofbossen en graslanden op hellingen en in beekdalen (Heukels & Van der Meijden 1983).

Phyteuma nigrum is een meerjarige soort. De zaailingen beginnen al in het kiemplantstadium met het aanleggen van een verdikte primaire wortel. Tijdens de groei ontstaan meerdere meristemen, zodat de plant na de winter met vijf à zes aren kan bloeien, die elk een eigen rozet hebben. De plant bloeit vroeg in het seizoen, mei-juni, en maar een paar weken. Bestuiving vindt hoofdzakelijk plaats door insekten (o.a. de weidehommel, *Bombus pratensis*; Alie Hagedoorn, pers. med.), maar ook zelfbestuiving is mogelijk. Over de oecologie van de soort is nog niet veel bekend. Door Reitsema (1976) zijn standplaatsbeschrijvingen gemaakt en is een uitgebreid onderzoek naar kiemingsvoorwaarden verricht.

2 Materiaal en methode

Uitgangspunt waren twee populaties van *Phyteuma nigrum* in het stroomdal van de Drentsche Aa. De populatie "Meander" bevond zich op een binnenmeander van het Gastersche Diep. De bodem werd in juli 1986 geklassificeerd als madeveengrond. De vegetatie was er hoog opgaand, tot \pm 1 meter, met als dominante soorten *Filipendula ulmaria*, *Carex acutiformis* en *Crepis paludosa*. *Phyteuma* stond hier verspreid over het hele terrein. Het exakte aantal bloeiende exemplaren was niet te bepalen, maar werd geschat op meer dan honderd. De populatie "Diepveen" bevond zich in een greppel langs de weg van Gasteren naar Assen. De bodem werd als beekeerdgrond geklassificeerd. Opvallendste vegetatie-elementen : enkele populieren (*Populus* sp.), salomonszegel (*Polygonatum multiflorum*) en wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*). De totale populatie in juli 1986 bestond uit 38 vegetatieve en 15 bloeiende exemplaren (fig. 1).

In beide populaties werden in juli 1986 van een aantal ouderplanten zaaddragende bloeiaren verzameld. Het zaad werd donker en droog bewaard en vijf maanden later voor stratifikatie ingezet. Per bloeiaar werden 100 zaden in een petrischaal gelegd, op filtreerpapier met daaronder steenwol als vochtbuffer. De schalen werden geïnkubeerd in het donker, bij een konstante temperatuur van 5°C. Er kwam alleen licht bij wanneer er water werd gegeven, ongeveer eens in de twee weken.



Figuur 1 De ligging van de veldpopulaties, schaal 1:50.000.

Na 95 dagen werden alle schalen overgeplaatst naar een kiemkast waarin 16 uur per etmaal een serie TL-buizen brandde bij een temperatuur van 25°C. De overige 8 uur was het geheel donker en de temperatuur 15°C.

Gedurende twintig dagen werd het verloop van de kieming gevolgd. De eerste tien dagen werd dagelijks het aantal kiemende zaden per petrischaal geteld. De laatste tien dagen gebeurde dit gemiddeld om de dag.

Vanaf de dertiende tot en met de zesendertigste dag na het overzetten werden kiemplantjes waarvan het eerste blad even groot was als de cotylen in potten gezet. De grond bestond uit een mengsel van potgrond, bladgrond en zand in de gewichtsverhouding 2 : 2 : 1. Uit elke petrischaal werden, voor zover het aantal kiemplanten dat toeliet, tien plantjes in grote potten (Ø 12 cm) en tien in kleine potten (Ø 6.5 cm) gezet. Als er veel kiemplanten waren, werden ook nog tweemaal tien grote potten ingezet om met de andere grote potten een tijdreeks te vormen. De grote potten bevatten bij vulling 400 gram grondmengsel, de kleine potten 60 gram. Om grondverlies door uitspoeling tegen te gaan werd onderin de kleine potten een stuk filtreerpapier gelegd. Wanneer kiemplantjes niet aansloegen en doodgingen, werden ze vervangen door nieuwe.

Na de zesendertigste dag werden de potten, over tien groepen verdeeld, op een tablet in de kas gezet. Van een bloeiaar en een potreeks werd één exemplaar in elke groep gezet, zodat iedere reeks van een bloeiaar over de gehele lengte van het tablet verdeeld was. Binnen de groepen stonden de potten random door elkaar. Elke dag werd minstens eenmaal gedemineraliseerd water gegeven.

Potten die voor de tijdreeks waren ingezet werden resp. 6 en 8 weken na de plantdatum geoogst, de kleine en de hoofdserie grote potten na 10 weken.

Bij het oogsten werd van het langste blad de totale lengte, de lengte van de bladschijf en de breedte van de bladschijf gemeten. Het aantal dode en het aantal levende bladeren werden bepaald. De plant werd gescheiden in dood materiaal, bladstelen, bladschijven en wortels. Van de bladschijven werd het gezamenlijke bladoppervlak gemeten. Alle onderdelen werden in een 70°C droogstoof gedroogd en daarna gewogen.

Uit deze gegevens werden berekend : totaal drooggewicht; de wortel-spruitverhouding (RSR), zowel voor levende spruit als voor totale spruit; de lengte-breedteverhouding van de bladschijf; de 'specific leaf area' (SLA), de hoeveelheid bladoppervlak per eenheid bladgewicht; de 'leaf area ratio' (LAR), de hoeveelheid bladoppervlak per eenheid plantgewicht, en de gemiddelde relatieve groeisnelheid \bar{R} . Voor een uitgebreide beschrijving van deze laatste drie

groeiparameters wordt verwezen naar Hunt (1978).

In het vervolg zal de nakomelingenschap van een plant als 'ouderplant' worden aangeduid. 'Populatie' staat voor de verzameling zaailingen van een veldpopulatie zoals ze in de kas gekweekt werden.

Voor het vergelijken van de populaties werden de gegevens van de tien-weken-oogst van de grote potten gebruikt. Voor het volgen van de groei kwamen alleen gegevens van ouderplanten die in alle drie de (grote pot-)oogsten vertegenwoordigd waren in aanmerking. Dit waren voor Meander de ouderplanten 1, 2, 3, 4, 6 en 10 (n per oogst \pm 56) en voor Diepveen 17 en 21 (n per oogst \pm 20).

Voor het toetsen van verschillen tussen populaties bij de kieming en de productie werd de Mann-Whitney-U-toets gebruikt, $\alpha = 0.05$.

Effekten van tijd in het groeiverloop werden m.b.v. een two-way ANOVA, met als factoren 'oogsttijd' en 'populatie' onderzocht.

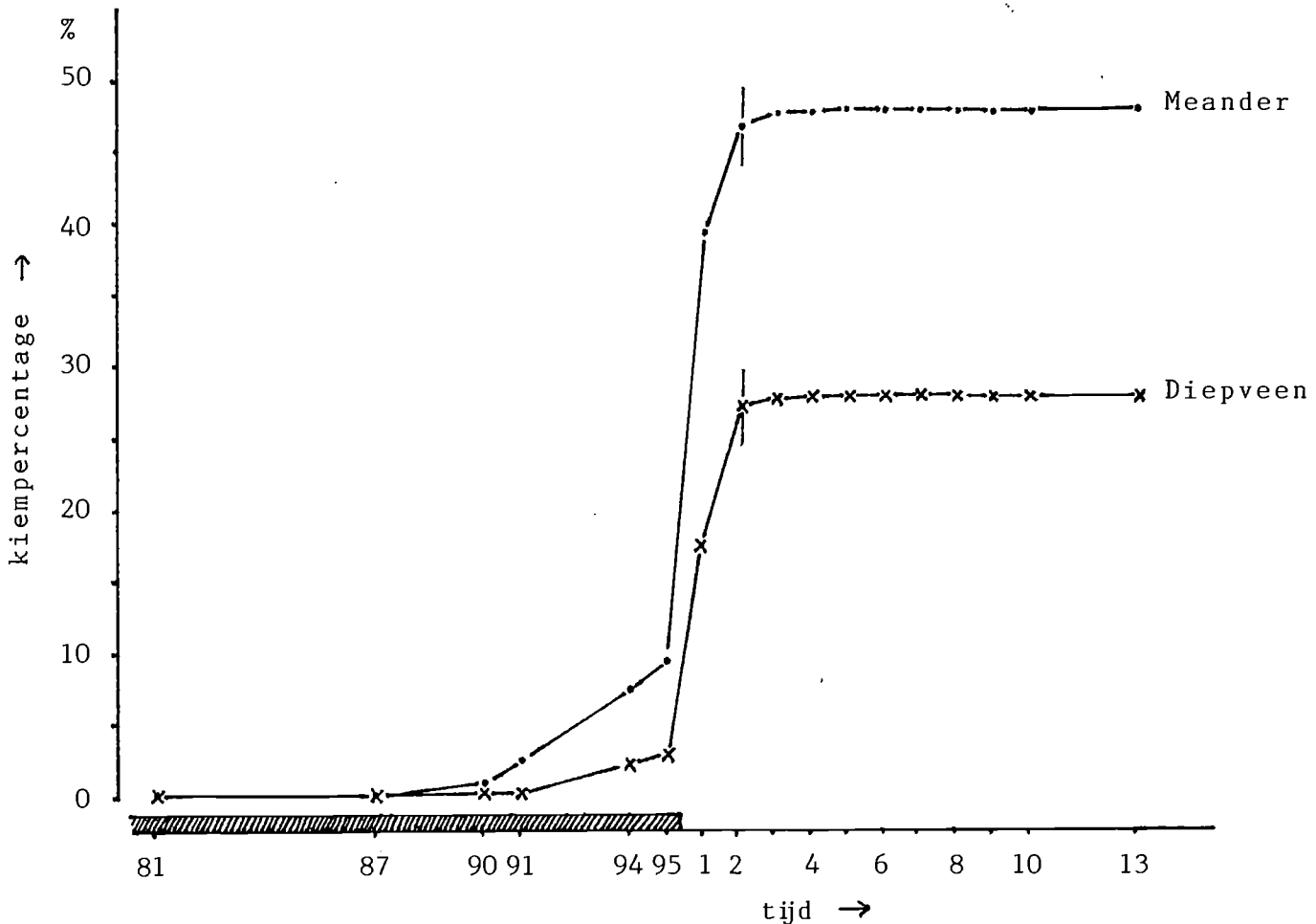
Met Duncan's multiple range test werd getoetst op verschillen tussen ouderplanten binnen populaties.

3 Resultaten

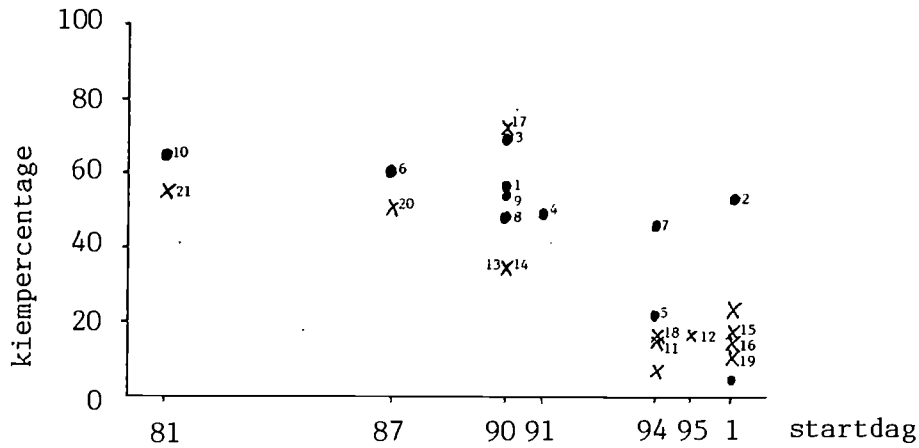
3.1 Kieming

Na 80 dagen bij 5°C begonnen er in twee petrischalen al zaden te kiemen. Dit aantal liep op tot achttien op de laatste dag, negen van Meander (n=11) en negen van Diepveen (n=13). Na overplaatsing naar de lichte, warme omstandigheden trad bij de resterende zes schalen geen lagfase op : na een dag bevatten alle schalen kiemende zaden.

De kieming verliep snel; na dag 13 trad er geen kieming meer op (fig. 2) en was het uiteindelijke kiempercentage bereikt. Voor Meander was dit $48.0 \pm 5.7\%$



Figuur 2 Gemiddeld kiempercentage (\pm SE) per populatie, uitgezet tegen de tijd in dagen. Meander n=11, Diepveen n=13. De nummering van de dagen in het donker (////) gaat vanaf de inzet van de stratifikatie.



Figuur 3 Het verband tussen het starttijdstip van de kieming en het bereikte kiempercentage, uitgezet per ouderplant.

● = Meander n=11 $r_s = - .773$ $P < .005$

× = Diepveen n=13 $r_s = - .698$ $p < .010$

(SE), voor Diepveen $28.0 \pm 5.6\%$. Dit verschil is significant.

Er bleek een duidelijk verband te bestaan tussen het starttijdstip van de kieming en het uiteindelijke percentage (Spearman's rangkorrelatiecoëfficiënt, fig. 3). Er kiemt meer, naarmate de kieming eerder begint. Dit wijst erop dat de benodigde stratifikatieperiode niet voor alle ouderplanten even lang is. Het verschil tussen Meander en Diepveen wordt hiermee echter niet verklaard. Immers, bij gelijk starttijdstip ligt het percentage van de Meanderplant(en) steeds gemiddeld hoger dan dat van de Diepveenplanten, zoals te zien is in figuur 3. De oorzaak ligt eerder in een lagere kiemkracht/levensvatbaarheid van de Diepveenzaden.

3.2 Groeiverloop

De resultaten van de serie two-way ANOVA's staan in tabel 1.

In de loop van de tijd kregen de planten meer bladeren, zowel levende als dode. De nieuwgevormde bladeren waren langer, breder en hadden langere bladstelen. De lengte:breedteverhouding van de bladschijf nam toe: de bladeren werden spitsier. De SLA nam af, de bladeren werden dikker. Ook da LAR nam af, oudere planten hadden minder bladoppervlak per eenheid plantdrooggewicht. De drooggewichten van alle onderdelen nam toe.

De allokatie. In beide populaties nam het percentage wortelgewicht van zes naar tien weken met ongeveer tien procent toe (fig. 4). Het aandeel van de bladstelen bleef vrij konstant op ca. tien procent, zodat de toename van de wortelfractie ten koste van de bladschijffractie ging.

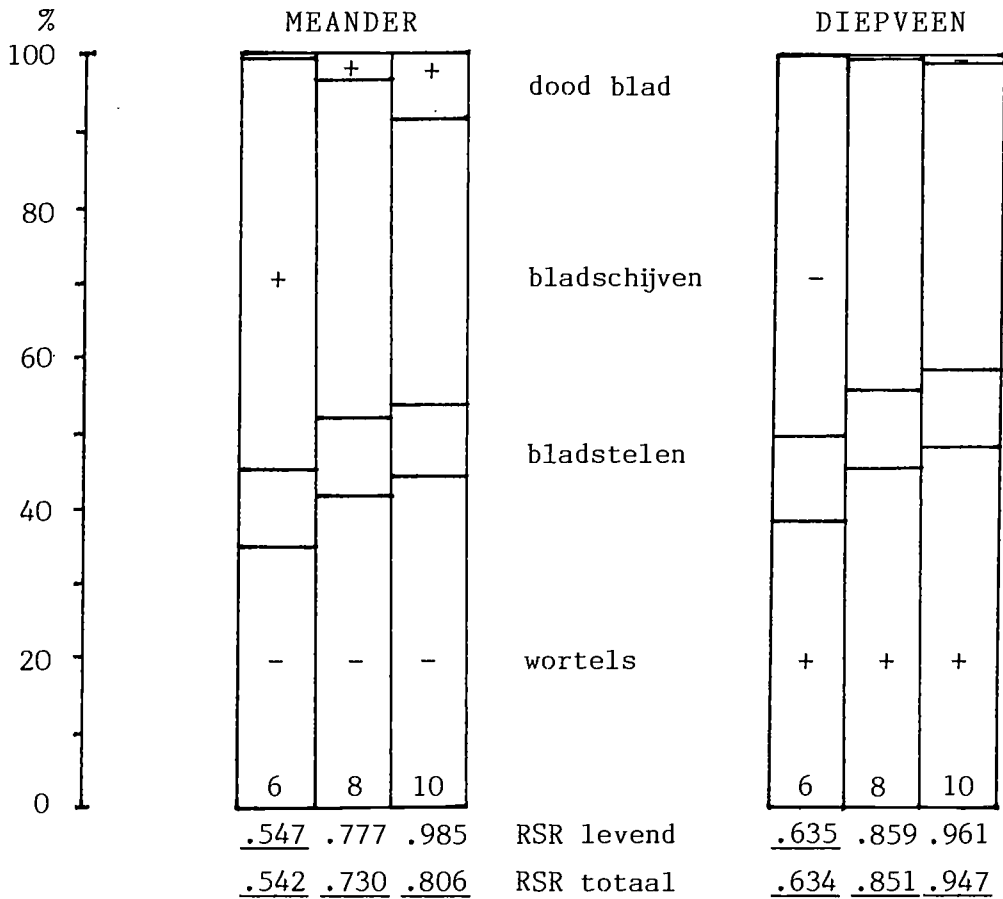
Op de verschillen tussen de populaties ("P" significant) zal in de volgende paragraaf in worden gegaan. Verschillen in groeiverloop uiteten zich in een significante "O"- "P"-interaktie. Deze bestond voor een viertal parameters, nl. totaal drooggewicht en de drie parameters voor dood materiaal. Zoals te zien is in figuur 4 nam het aandeel dood blad voor Meander sterk toe (van

Tabel 1 De resultaten van een reeks ANOVA's voor een aantal plantparameters. * = $P < .05$, ** = $P < .01$. "O" is de faktor oogsttijd, "P" staat voor populatie.

parameter	O	P	OxP
levend	**		
blad-aantal dood	**	**	**
totaal	**	*	
bladsteellengte	**	**	
bladschijflengte	**		
bladschijfbreedte	**	**	
lengte : breedte	**	*	
bladoppervlak	**	**	
SLA	**	**	
LAR	**		

parameter	O	P	OxP
wortel	**	*	
bladsteel	**		
droog-gewicht bladschijf	**	**	
dood	**	**	**
totaal	**	**	*
% wortel	**	**	
% bladsteel			
% bladschijf	**		**
% dood	**	**	**
levend	**		
RSR totaal	**	**	

.6 tot 8.3 %), terwijl het voor Diepveen nauwelijks groter werd (.0 tot .8 %). De significante interactie voor totaal drooggewicht laat zich verklaren door het feit dat bij de eerste oogst het totaal drooggewicht van een gemiddeld Meanderindividu al $\pm 30\%$ hoger lag dan voor een Diepveenplant. Dit heeft een hogere absolute groeisnelheid tot gevolg. Het relatieve verschil van 30% neemt echter niet toe in de tijd. De \bar{R} , berekend uit de populatiegemiddelden van zes en van tien weken, was dan ook exakt gelijk voor de twee populaties: $.203 \text{ week}^{-1}$. De \bar{R} van 6-8 weken was beide keren hoger dan de \bar{R} van 8-10 weken (Meander .255 en .151, Diepveen .274 en .132), hetgeen samenhangt met de lager wordende LAR. Minder bladoppervlak per gewichtseenheid betekent immers



Figuur 4 De droge stof allokatie, in % van het totaal drooggewicht, bij de 6, 8 en 10 weken-oogst. + en - :signifikaant hoger resp. lager dan % bij andere populatie. Onderstreepte RSR's verschillen signifikant van de RSR van dezelfde oogst bij de andere populatie.

minder produktie.

Samenvattend kan gesteld worden:

- planten uit de Meanderpopulatie groeien sneller in de eerste zes weken
- deze groei uit zich in een snellere turnover van het blad
- de wortelfractie neemt sterk toe in de tijd

Dit laatste komt vooral door de knolvorming, en niet zo zeer door een sterke toename van de opnamecapaciteit door haarwortelvorming.

3.3 Verschillen tussen de populaties

In tabel 2 staat een overzicht van de populatiegemiddelden voor de tien weken oogst. Zoals al bleek groeiden planten uit de nakomelingschap van Meander sneller. Dit uitte zich na tien weken in een grotere biomassa en meer bladeren. Het verschil in totaal bladaantal ontstond doordat Meander meer dood blad had. Het aantal levende bladeren verschilde namelijk niet. Doordat nieuwe bladeren steeds groter zijn, had Meander langere, bredere, spitsere bladeren met langere stelen. Dit resulteerde in een groter bladoppervlak, meer bladgewicht en ook meer wortelgewicht.

De variatie. Wanneer de maten voor variatie van de populaties vergeleken worden (tabel 2) blijken er weinig verschillen te zijn. De standaarddeviatie is voor Meander vrijwel altijd groter, maar bij korrektie voor het populatiegemiddelde, de variantiecoëfficiënt, valt dit verschil weg. Een reeks ANOVA's op variantiecoëfficiënten, berekend per ouderplant, gaf alleen significante verschillen voor de dood-blad-parameters en voor RSR-levend. De oorzaak van dit verschil was rekenkundig: door de zeer lage gemiddelden voor Diepveen werden de cv's onevenredig groot. RSR-levend was voor Meanderindividuen soms aan de hoge

kant, doordat het dode blad niet bij de spruit gerekend werd. Dit gaf een hoge sd en een hoge cv. Voor dit soort planten is de RSR-totaal een betere maat. Het gewicht aan wortels is immers ontstaan door fotosynthetische arbeid van alle bladeren, dus ook de reeds afgestorven bladeren. De RSR-levend kan dan gebruikt worden om te schatten hoe de verhouding in de toekomst zal worden (vgl. LAR).

Samenvattend: door een snellere groei in de eerste zes weken verschillen Meanderplanten na tien weken significant van Diepveenplanten in plantgewicht, morfologie en bladoppervlak. Verschillen in allokatie zijn deels ook uit het groeiverloop (dood materiaal) te verklaren. Voor een ander deel, zoals het verschil in wortelpercentage, liggen de oorzaken elders. Te denken valt aan selectie, gestuurd door het eigen habitat. Verschillen in fenotypische variatie zijn op populatienivo niet vast te stellen.

Tabel 2 Gemiddelde, standaarddeviatie en variantiecoëfficiënt per populatie voor een aantal plantparameters. * = een significant verschil tussen de twee populaties. Meander n=88, Diepveen n=85.

		Meander	Diepveen		Meander	Diepveen		
levend		15.0	15.8	\bar{x}	wortel	524.5 *	417.0	
		6.5	5.3	sd		313.0	223.4	
		.43	.34	cv		.60	.54	
blad-aantal	dood	4.1 *	1.0	\bar{x}	bladsteel	105.1	92.3	
		2.7	1.7	sd		64.2	56.7	
		.65	1.7	cv		.61	.61	
totaal		19.0 *	16.9	\bar{x}	droog-gewicht bladschijf (mg)	453.8 *	351.2	
		6.8	5.7	sd		238.3	172.8	
		.36	.34	cv		.53	.49	
bladsteellengte (mm)		67.6	63.4	\bar{x}	dood	79.8 *	13.1	
		20.1	21.0	sd		73.2	28.0	
		.30	.33	cv		.92	2.1	
bladschijflengte (mm)		38.7 *	34.5	\bar{x}	totaal	1167.5 *	876.4	
		8.6	8.2	sd		582.4	432.9	
		.22	.24	cv		.50	.49	
bladschijfbreedte (mm)		39.6 *	37.3	\bar{x}	% wortel	44.4 *	47.4	
		6.1	7.0	sd		7.7	6.9	
		.16	.24	cv		.17	.14	
lengte : breedte		.98 *	.94	\bar{x}	% bladsteel	8.9 *	10.4	
		.19	.24	sd		3.6	3.4	
		.20	.25	cv		.41	.32	
bladoppervlak (cm ²)		98.62 *	79.34	\bar{x}	% bladschijf	38.6	40.8	
		52.11	36.77	sd		8.5	5.8	
		.53	.46	cv		.22	.14	
S L A (cm ² .mg ⁻¹)		.222 *	.229	\bar{x}	% dood	8.0 *	1.5	
		.041	.036	sd		7.9	3.0	
		.19	.16	cv		.98	2.04	
L A R (cm ² .mg ⁻¹)		.093	.095	\bar{x}	R S R	levend	1.018	.961
		.026	.019	sd		.421	.258	
		.28	.20	cv		.41	.27	
			\bar{x}	totaal	.837	.932		
			sd		.279	.247		
			cv		.33	.27		

3.4 Verschillen binnen de populaties

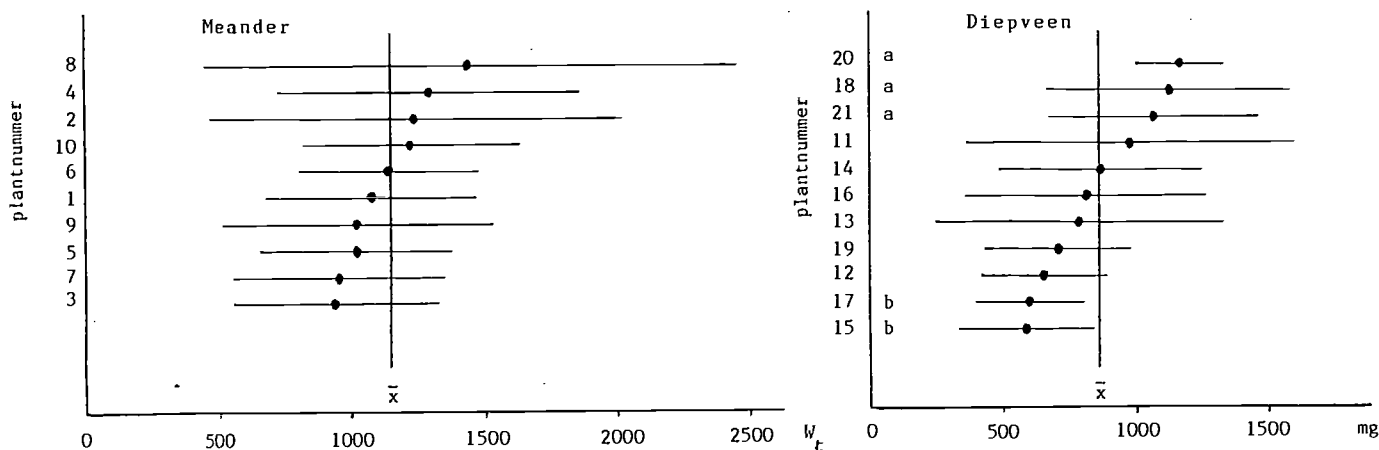
Voor dezelfde plantparameters die in de vorige paragrafen werden gebruikt zijn range tests uitgevoerd, teneinde significante verschillen tussen ouderplanten binnen een populatie op te sporen. Tabel 3 geeft een beknopte weergave van de resultaten van deze tests.

De populaties verschilden duidelijk in de mate van onderverdeling. Van de $\frac{1}{2}n(n-1)$ mogelijk verschillende paren van ouderplanten had Meander er gemiddeld 2.1 (n=10) oftewel 4.7%. Diepveen had een gemiddelde van 5.6 paren, met n=11 is dat 10.2%. Het opvallendst was het voor de drooggewichten, 3 versus 35. In figuur 5 is dit verschil voor totaal drooggewicht visueel gemaakt. Voor de ouderplanten van Meander is de standaarddeviatie steeds groot, en neemt toe met toenemende gemiddelden. Diepveen heeft de grootste standaarddeviaties bij de ouderplanten in het midden van de reeks, zowel de laagste als de hoogste ouders hebben een kleine standaardafwijking, en deze verschillen dan ook significant van elkaar. Dit resulteert voor Diepveen in een tweetoppige frekwentieverdeling (loggetransformeerd; de lineaire verdeling was significant rechts-

Tabel 3 Aantal paren van significant van elkaar verschillende ouderplanten, per variabele per populatie, volgend uit Duncan's multiple range test. Meander n=10, Diepveen n=11.

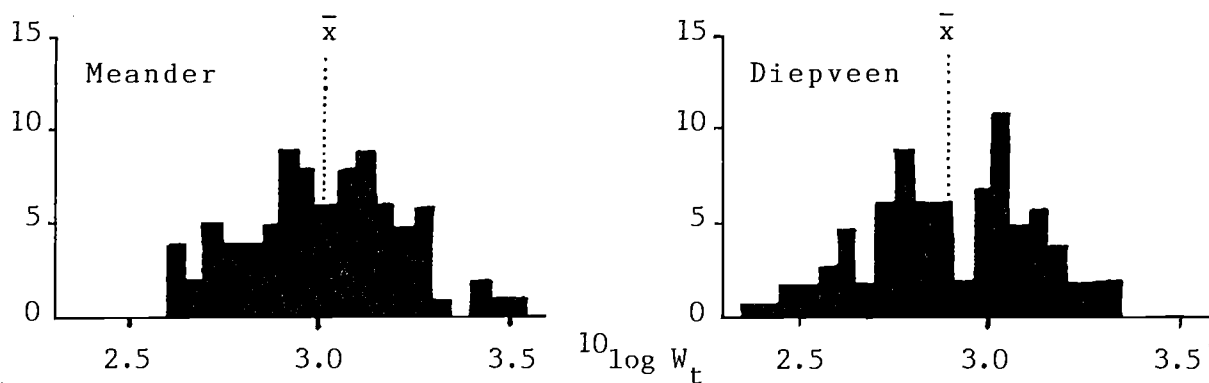
parameter	Meander	Diepveen
blad-aantal	levend	1
	dood	2
	totaal	1
bladsteellengte	11	12
bladschijflengte	-	12
bladschijfbreedte	2	-
lengte : breedte	1	14
bladoppervlak	-	2
SLA	-	6
LAR	2	2

parameter	Meander	Diepveen
drooggewicht	wortel	-
	bladsteel	3
	bladschijf	-
	dood	-
	totaal	-
% wortel	4	2
% bladsteel	10	15
% bladschijf	1	1
% dood	1	6
RSR	levend	2
	totaal	3



Figuur 5 Gemiddeld totaal drooggewicht \pm s.d. per ouderplant in mg. Langs de y-as staan de nummers van de ouderplanten. De verticale lijn is het populatiegemiddelde (zie tabel 2). Ouderplanten met verschillende letters verschillen significant van elkaar.

scheef. fig. 6). De frekwentieverdeling van Meander is dat veel minder sterk. Bij een nadere beschouwing van de ouderplanten 18, 20 en 21, die de hoogste totaal drooggewichten hadden, en 15 en 17, die het laagst scoorden, viel het volgende op. De zware planten vertoonden veel dezelfde verschillen ten opzichte van de lichte planten als de populatie Meander t.o.v. Diepveen in paragraaf 3.4. Ze hadden meer dode bladeren, hogere blad- en wortelgewichten, langere bladeren en een groter bladoppervlak (tabel 4). Er zat geen lijn in het wortelpercentage en beide RSR's. Dit strookt met de veronderstelling dat dit niet met een snellere groei, maar eerder met habitat-invloeden verklaard kan worden. Afwijkend van de Meander-Diepveen tegenstelling waren: het ont-



Figuur 6 De $10 \log$ -getransformeerde frekwentieverdelingen voor totaal drooggewicht voor de twee populaties. Meander $n=88$, Diepveen $n=85$. Vertikale stippel-lijn geeft het populatiegemiddelde aan.

breken van verschillen in SLA en de lengte:breedte-verhouding van de bladschijf, en een lagere LAR voor zware planten. SLA en lengte:breedte zijn blijkbaar niet gekoppeld aan gewicht. Het verschil in LAR was eerder niet significant.

Tijdens de vergelijking viel een sterk afwijkende ouderplant op, 19. Net als 18, 20 en 21 had deze een lage LAR en veel dood materiaal, maar een middelmatig totaal drooggewicht (alleen door een redelijk wortelgewicht) en weinig, korte bladeren met korte stelen en weinig bladoppervlak, zoals 15 en 17.

De lage LAR wijst op een lage toekomstige groeisnelheid. 19 is dus vrijwel uitgegroeid, maar heeft toch niet het hoge totaalgewicht bereikt van 18, 20 en 21.

Samenvattend: Meander en Diepveen verschillen in onderverdeling voor de drooggewicht- en bladoppervlakparameters. Voor de spruitmorfologie en de allokatie zijn er bij beide populaties sterke ouderplanteffekten, vooral wat betreft de bladsteel.

Binnen Diepveen laten ouderplanten met hoge en lage totaalgewichten zich ook op andere kenmerken onderscheiden. Er zijn ook planten die van beide groepen de 'ongunstige' kenmerken gekombineerd hebben.

Tabel 4 De rangschikking, vertikaal van hoog naar laag, van de Diepveen-ouderplanten voor de parameters met minstens één significant verschillend paar ouderplanten. Punten geven de positie van niet besproken ouderplanten aan.

	dood blad	totaal blad	bladsteellengte	bladschijflengte	lengte: breedte	bladoppervlak	SLA	LAR	wortelgewicht	bladsteelgewicht	bladschijfgewicht	dood-gewicht	totaal gewicht	% wortel	% bladsteel	% bladschijf	% dood	RSR levend
hoog	20	20	21	21	21	18	18	21	20	20	20	19	20	19
	18	20	15	20	18	21	..	18	17	21	15	19	17
	21	21	20	18	19	21	..	18
	19	21	20	20	17	17	18	15	21
	20	18	18	18
	18	18	..	15	18	..	19	15	21	17	21	20
	21	15	15	19	15	..	18	..	20	20	..	17	..
	19	..	18	15	..	19	21	..	20	18	..
	17	..	19	17	17	..	21	21	19	17	..	15	17	15
	..	17	15	15	19	17	17	17	18	..	21
laag	15	19	17	19	19	17	20	20	15	19	17	15	15	..	19	19	15	..

3.5 Kleine potten

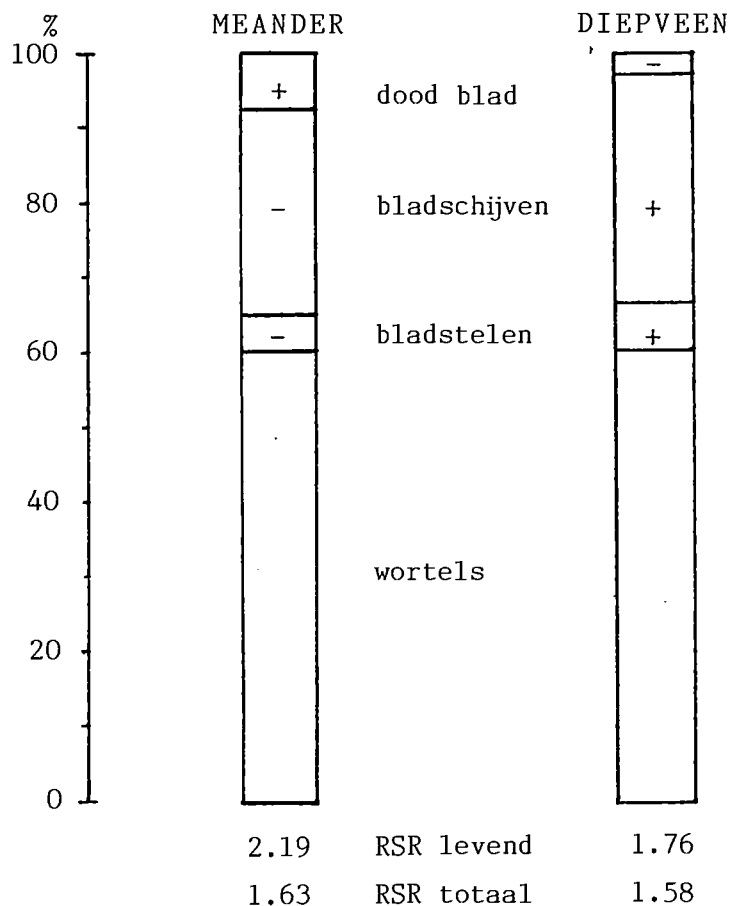
In de serie kleine potten traden dezelfde verschillen op tussen Meander en Diepveen. Opnieuw produceerden Meanderplanten meer drooggewicht, ook weer door meer dode bladeren te produceren (tabel 5). Daardoor was het wortelgewicht ook significant hoger. De bladeren waren langer, breder en hadden langere stelen.

In de allokatie valt, in vergelijking met de grote potten, het gelijke wortelpercentage op (fig. 7). Bovengronds is er een contrast tussen dood en levend materiaal, dat naar voren komt in significante verschillen tussen % dood blad enerzijds en % bladschijf en % bladsteel anderzijds. Opvallend is ook de hoogte van het wortelaandeel, dat ook tot uiting komt in de RSR. Dit wijst erop dat het geringe volume van de kleine potten voor een voedselstress bij de planten zorgt.

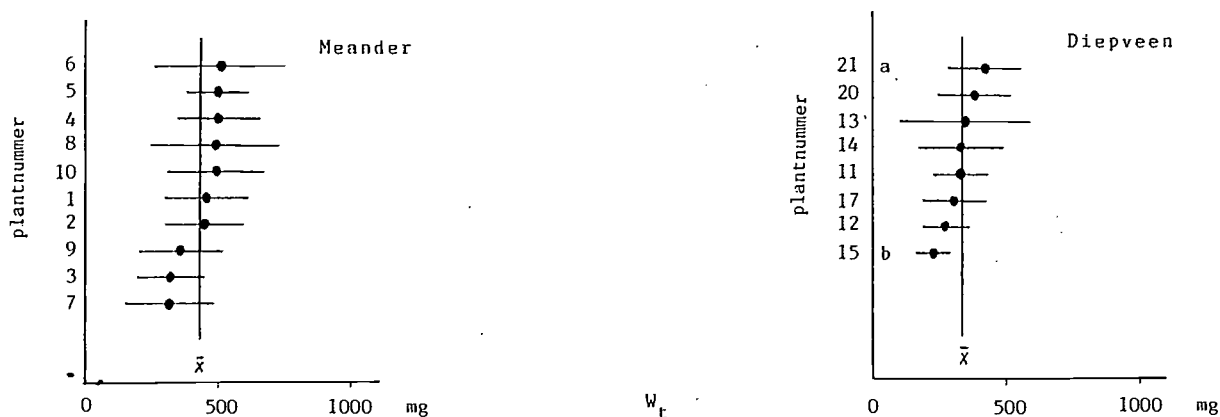
Vergeleken met de grote potten zijn er bij de kleine potten minder verschillen in onderverdeling tussen de populaties (tabel 6). Meander had gemiddeld 2.4 significant verschillende paren (n=10 : 5.3 %), Diepveen gemiddeld 1.2 (n=8 : 5.3 %). Beide populaties hebben minder variabelen waarop ze onder te verdelen zijn. Het onderscheid op de drooggewichtparameters is hier dan ook veel minder sterk. Toch is het verschil ook visueel nog duidelijk (fig. 8). Voor het totale drooggewicht is ruwweg dezelfde volgorde van ouderplanten te zien, en die ouderplanten vertonen globaal weer hetzelfde reactiepatroon als bij de grote potten. De sterke onderverdeling naar bladsteelmaat komt hier ook weer terug.

Samenvattend heeft het kweken op kleine potten tot gevolg:

- voedselstress, resulterend in een hoge RSR en een lage produktie;
- relatief dezelfde verschillen tussen de populatiegemiddelden;
- onderdrukking van de onderverdeling binnen Diepveen, waardoor de verschillen tussen de populaties minder duidelijk zijn.



Figuur 7 De droge stof allokatie, in % van het totaal drooggewicht, bij de oogst van de kleine potten. + en - : het aandeel is significant groter resp. kleiner dan bij de andere populatie.



Figuur 8 Gemiddeld totaal drooggewicht \pm s.d. per ouderplant bij de kweek op kleine potten. De verticale lijn is het populatiegemiddelde (zie tabel 5). Ouderplanten met verschillende letters verschillen significant van elkaar.

Tabel 5 Gemiddelde (\bar{x}), standaarddeviatie (sd) en variantiecoëfficiënt (cv) per populatie voor een aantal plantparameters bij kweek op kleine potten. * := een significant verschil tussen de populaties. Meander n=88, Diepveen n=55.

		Meander	Diepveen			Meander	Diepveen	
blad-aantal	levend	8.3	9.2	\bar{x}	wortel	263.0	* 206.7	
		3.6	3.9	sd		133.1	96.1	
		.44	.43	cv		.51	.47	
blad-aantal	dood	3.0	1.3	\bar{x}	bladsteel	22.0	22.7	
		1.9	2.0	sd		14.1	18.1	
		.64	1.49	cv		.64	.80	
totaal		11.3	10.5	\bar{x}	droog-gewicht (mg)	119.2	104.8	
		3.8	3.8	sd		65.1	47.4	
		.30	.36	cv		.55	.45	
bladsteellengte (mm)		38.9	33.5	\bar{x}	dood	32.3	* 8.7	
		14.8	12.2	sd		37.4	16.5	
		.38	.36	cv		1.16	1.89	
bladschijflengte (mm)		23.8	21.5	\bar{x}	totaal	434.5	* 344.5	
		5.2	5.0	sd		187.5	142.8	
		.22	.73	cv		.43	.41	
bladschijfbreedte (mm)		27.6	25.7	\bar{x}	% wortel	58.5	59.1	
		5.2	4.7	sd		12.0	9.9	
		.19	.18	cv		.20	.17	
lengte : breedte		.869	.839	\bar{x}	% bladsteel	4.9	* 6.5	
		.140	.135	sd		2.6	3.6	
		.161	.161	cv		.53	.55	
bladoppervlak (cm ²)		25.1	21.3	\bar{x}	% bladschijf	28.4	* 30.7	
		12.3	10.3	sd		10.9	9.1	
		.49	.48	cv		.38	.30	
S L A (cm ² .mg ⁻¹)		.211	.207	\bar{x}	% dood	8.2	* 3.6	
		.040	.033	sd		8.3	8.9	
		.190	.159	cv		1.01	2.44	
L A R (cm ² .mg ⁻¹)		.064	.065	\bar{x}	R S R	levend	2.2	1.8
		.023	.020	sd		1.5	.7	
		.359	.308	cv		.69	.49	
			\bar{x}	totaal	1.6	1.6		
			sd		.8	.6		
			cv		.52	.34		

Tabel 6 Het aantal paren van significant van elkaar verschillende ouderplanten bij de kleine potten, per variabele per populatie. Meander n=10, Diepveen n=8.

parameter	Meander	Diepveen
blad-aantal		
levend	12	-
dood	3	1
totaal	8	1
bladsteellengte	14	2
bladschijflengte	-	1
bladschijfbreedte	-	-
lengte : breedte	-	-
bladoppervlak	2	-
SLA	-	4
LAR	1	2

parameter	Meander	Diepveen
droog-gewicht		
wortel	1	1
bladsteel	4	5
bladschijf	-	-
dood	1	4
totaal	-	1
% wortel	-	-
% bladsteel	-	8
% bladschijf	-	-
% dood	4	1
RSR		
levend	-	-
totaal	-	-

4 Diskussie

Voor de parameters voor groei en produktie, die voor een belangrijk deel de konkurrentiepositie van een plantesoort ten opzichte van andere soorten bepalen, zijn er belangrijke verschillen tussen de populaties gekonstateerd. Niet alleen bereiken nakomelingen van Diepveenplanten een lager totaal gewicht, maar er blijkt ook een sterkere onderverdeling te hebben plaatsgevonden. Nakomelingen van eenzelfde ouderplant liggen dicht bij elkaar, vooral als die ouderplant een laag of juist hoog totaal drooggewicht heeft. Zijn de gevonden verschillen nu een gevolg van het verschil in populatiegrootte ?

Daar valt in dit stadium geen antwoord op te geven. Het fenotype van een plant wordt samengesteld uit genetische, maternale en milieu-effekten. Een ongunstig habitat kan een kwalitatief mindere zaadproduktie van zowel individuele planten als gehele populaties veroorzaken. Deze kwaliteit heeft invloed op kieming en op de produktie, ook in een konstant kas-milieu. Voor een koppeling tussen kieming en produktie zijn in deze proef echter geen aanwijzingen gevonden. Planten met een hoog kiemingspercentage haalden evengoed lage drooggewichten, en zo ook andersom. Ook maternale effecten zijn bij een proefopzet als deze te verwachten. Zonder reciproke kruisingsproeven kan niet zonder meer worden vastgesteld welke verschillen tussen ouderplanten door maternale effecten veroorzaakt worden. Wel kan iets over de waarschijnlijkheid ervan gezegd worden. Een kenmerk als bladsteellengte, met daaraan gekoppeld bladsteelgewicht en -percentage, vertoont bij beide voedingsnivo's en beide populaties een sterke tot zeer sterke onderverdeling naar ouderplant. Dit impliceert een matернаal effect. Veel minder waarschijnlijk is dit bij kenmerken waarop Meander en Diepveen in onderverdeling verschillen, zoals drooggewicht. Dit type kenmerken geeft dan ook de sterkste aanwijzingen voor het bestaan van een verschil in genetische structuur tussen de populaties, dat het gevolg van genetische drift kan zijn.

Maar ook al is de populatiegrootte niet aan te wijzen als de oorzaak van de konditie waarin Diepveen verkeert, voor de toekomst speelt ze zeker een belangrijke rol. Frankel & Soulé (1981) noemen een effectieve populatiegrootte N_e groter dan 50 voor de korte termijn (geen direkt fitnessverlies) en N_e 500 voor de lange termijn (geen verlies van genetische variatie voor een oneindige periode). Diepveen zit met een N_e van ± 15 ver onder deze eisen. Het is dus wel zeker dat er in deze populatie een verlies aan genetische variatie en

wel zeker dat er in deze populatie een verlies aan genetische variatie en daarmee fitness zal gaan optreden, als dat nog niet gebeurd is. In dit licht kunnen zowel het lage kiempercentage als de lage produktie als een vorm van inteeltdepressie gezien worden.

Een bijkomend effect voor *Phyteuma nigrum* levert de insektenbestuiving. Voor een efficiënte (kruis)bestuiving is de aanwezigheid van bloemvaste insektesoorten vereist. Wanneer een populatie klein is kan de hoeveelheid bloemen onvoldoende zijn om zo'n insektesoort aan zich te binden. De planten zijn voor hun bestuiving dan afhankelijk van niet-bloemvaste insekten en van zelfbestuiving. Dit betekent een verdere genetische scheiding tussen de verschillende planten, dus een verdere verkleining van N_e . Onderzoek naar de invloed van populatiegrootte op de bestuiving van *Phyteuma nigrum* is reeds gaande.

De invalshoek van dit onderzoek is betrekkelijk nieuw, en er is dan ook weinig vergelijkende literatuur voorhanden. Meagher et al (1978) deden een vergelijkbaar experiment voor een drietal populaties van *Plantago cordata*. Ook zij vonden significante verschillen tussen en binnen populaties. Hun konklusie was echter dat er nog voldoende genetische variatie aanwezig was voor het voortbestaan van de populaties. Dit is m.i. helaas een ietwat kortzichtige interpretatie van de resultaten geweest.

Het populatie-oecologisch onderzoek op het gebied van zeldzaamheid kan in de nabije toekomst, als aanvulling op en in samenwerking met de populatiegenetika en -dynamika, een helderder visie gaan geven op de situatie waarin kleine populaties van zeldzame en algemenere soorten verkeren. Dit geheel dient dan te leiden tot het vaststellen van nauwkeurige voorwaarden voor het voortbestaan van deze populaties.

Literatuur

- Delden, W.van (1984) Populatiegenetische aspecten van de eilandgeografie en van het biologisch minimum-areaal concept. Vakblad voor Biologen 64: 247 - 251.
- Frankel, O.H. & M.E. Soulé (1981) Conservation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Heukels/Van der Meijden (1983) Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Hunt, R. (1978) Plant Growth Analysis. Studies in Biology no 96. Edward Arnold, London.
- Loveless, M.D. & J.L. Hamrick (1984) Ecological determinants of genetic structure in plant populations. Ann Rev Ecol Syst 15 : 65 - 95
- Meagher, Th.R., J. Antonovics & R. Primack (1978) Experimental ecological genetics in *Plantago*. III Genetic variation and demography in relation to survival of *Plantago cordata*, a rare species. Biol Conserv 14 : 243 - 257.
- Rabinowitz, D. (1981) Seven forms of rarity. In : Synge (1981)
- Reitsema, H. (1976) Oekologie en beheer van *Phyteuma nigrum* F.W.Schmidt en *Phyteuma spicatum* L. in het gebied van de Drentsche Aa. Doktoraalverslag Plantenoecologie, RUG.
- Synge, H. ed. (1981) The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. Wiley & Sons, Chichester.
- Thompson, J.N. (1984) Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (Umbelliferae) under controlled conditions : magnitude and partitioning of the variance. Ecology 62(2) : 626 - 631.