

ECOLOGISCHE IMPLICATIES VAN HYBRIDISATIE  
BINNEN HET POLYPLOIDIE-COMPLEX COCHLEARIA OFFICINALIS L.

Camiel Aggenbach

Begeleider: Dick Pegtel

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



n=24



n=48



n=36

## VOORWOORD

Vanwege mijn interesse voor hybridisatie bij planten en de ecologische betekenis daarvan heb ik gekozen om onderzoek te verrichten aan een aantal cytotypen van het Lepelblad-geslacht. Een andere reden om met dit doctoraalonderwerp bezig te gaan was dat ik ervaring met experimenteel onderzoek wilde op doen. Ondanks dat de planten met het voor Nederland exceptioneel warme weer in eerste instantie weigerden te groeien heeft het werk me van begin tot eind kunnen boeien. Voor wat betreft beide motivaties ben ik dan ook aan mijn trekken gekomen

Dick Pegtel wil ik bedanken voor het begeleiden van dit onderwerp. Verder worden bedankt Sietse Nijdam en Jouke Franke voor de hulp in de kast, Jacob Hogedorf, Nellie Eck en Willem van Hal voor de hulp in het laboratorium en Clara Biewinga. Tot slot wil ik Han Olf voor de vele uitleg en nuttige tips bij de gegevensverwerking en het toepassen van statistiek.

Camiel Aggenbach

## INHOUDSOPGAVE

1	INLEIDING . . . . .	5
1.1	Polyploidie . . . . .	5
1.2	Hybridisatie . . . . .	5
1.3	Het polyploidie-complex van <i>C. officinalis</i> . . . . .	6
2	VERSPREIDING EN HABITAT VAN DE CYTOTYPEN . . . . .	8
2.1	De verspreiding van <i>C. anglica</i> L. (2n=48) . . . . .	8
2.2	Verspreiding van <i>C. officinalis</i> L. (2n=24) en <i>C. x hollandica</i> Henr. (2n=36) . . . . .	8
2.3	Habitats van de cytotypen . . . . .	9
2.3.1	<i>C. officinalis</i> (2n=24) . . . . .	9
2.3.2	<i>C. x hollandica</i> (2n=36) . . . . .	10
2.3.3	<i>C. anglica</i> (2n=48) . . . . .	11
2.3.4	<i>C. officinalis x danica</i> (2n=33) . . . . .	11
3	MATERIAAL EN METHODEN . . . . .	11
3.1	Materiaal . . . . .	11
3.2	Het experiment . . . . .	12
3.2.1	Proefopstelling . . . . .	12
3.2.2	Gegevensverwerking . . . . .	14
4	RESULTATEN . . . . .	16
4.1	Correlaties tussen de variabelen . . . . .	16
4.2	Verschillen binnen de duplo's . . . . .	17
4.3	Overleving . . . . .	17
4.4	Het effect van zout op de biomassa en het bladoppervlak . . . . .	17
4.5	Biomassa en bladoppervlak . . . . .	18
4.6	Bladoppervlak/spruit DG-ratio en bladoppervlak/spruit VG-ratio . . . . .	18
4.7	Spruit/wortel-ratio . . . . .	19
4.8	Spruit-architectuur . . . . .	19
4.9	Variatie in biomassa en bladoppervlak van de populaties . . . . .	19
5	DISCUSSIE . . . . .	20
5.1	Fysiologische respons op de zoutconcentratie . . . . .	20
5.2	Spruit-architectuur . . . . .	21
5.3	Variatie . . . . .	21
5.4	Ecologische implicaties van hybridisatie en polyploidie . . . . .	22
5.5	Ontstaan, opkomst en achteruitgang van <i>C x hollandica</i> . . . . .	24
6	SUGGESTISCH VOOR VERDER ONDERZOEK . . . . .	25
7	LITERATUUR . . . . .	27
	TABELLEN . . . . .	30
	FIGUREN . . . . .	40
	BIJLAGEN . . . . .	53

## 1 INLEIDING

### 1.1 Polyploidie

Polyploidie is in het plantenrijk een algemeen verschijnsel. Berekeningen van het percentage polyploïde soorten variëren sterk per auteur, maar zijn bij allen hoog. Stebbins (1971) noemt 35 % van alle bloeiende planten, Grant (1971) komt met andere berekeningen tot 47 % voor angiospermen, 43 % voor dicotylen en 58 % voor monocotylen. Lewis (1980a) concludeert dat misschien 70-80 % van de dicotylen van polyploïde oorsprong is. Aan polyploidie wordt een grote evolutionaire betekenis toegekend. Polyploïden zouden efficiënter variatie kunnen vastleggen dan diploïden. Zelfbevruchting leidt bij polyploïden ook minder snel tot homozygotie, als gevolg van tetrasomale terugkruising (Briggs & Walters, 1984). Een zelf-bevruchtende autotetraploïd zou hierdoor meer kans hebben om op een nieuwe plaats een populatie voort te brengen dan een diploïd (Lewis, 1967). Volgens De Wet (1980) zouden polyploïden een breder traject aan milieucondities tolereren en een grotere resistentie tegen extreme milieucondities bezitten dan diploïden. Lewis (1980a) stelt ook dat betere resistentie van polyploïden tegen extreme klimaats- en bodemomstandigheden belangrijk is. Stebbins (1985) verwerpt deze uitspraken en laat met voorbeelden en experimentele resultaten zien dat net zo goed het tegenovergestelde het geval kan zijn.

Aan polyploidie en hybridisatie is veel cytologisch en fysiologisch onderzoek verricht. De gevolgen van polyploïdisatie en hybridisatie op de ecologie van polyploïden zijn zelden experimenteel onderzocht. Er zijn wel een redelijk aantal studies voorhanden naar habitatverschillen tussen verschillende nivo's van polyploidie en tussen hybriden en ouders. In Groot-Brittannië hebben tetraploïden van Ranunculus ficaria, Hippocrepis comosa en Deschampsia cespitosa een groter verspreidingsgebied en een andere habitat-preferentie of andere habitat-traject dan de diploïden (Rothera & Davy, 1986). In Europa hebben de tetraploïde en hexaploïde cytotypen van Achillea millefolium een grote verpreiding en breder ecologisch traject dan het diploïde cytotype (Ehrendorf, 1959). Cytotypen van Festuca ovina en Dactylus glomerata verschillen in habitat-preferentie (Rothera & Davy, 1986; Lumaret, 1988). De allotetraploïd Spartina anglica komt bij een groter traject van milieu-omstandigheden voor dan de diploïde voorouders (Clapman et al., 1962).

### 1.2 Hybridisatie

Polyploidie blijkt vaak samen te gaan met hybridisatie. Bij allopolyploïden gaat hybridisatie van twee verschillende genotypen gepaard met een verdubbeling van het chromosomen aantal. De grens tussen auto- en allopolyploïden is niet scherp. Om deze reden is het begrip 'segmentale' polyploïd geïntroduceerd (Stebbins, 1947). Segmentale polyploïden zijn tetraploïde hybriden waarvan de diploïde ouders niet tot twee verschillende soorten behoren, maar waarvan de ouders wel een duidelijk onderling verschillend genotype hebben. Door de definitie die Stebbins geeft is deze vorm van polyploidie moeilijk van autopolyploidie te onderscheiden (Gottschalk, 1976). Jackson (1976) onderscheidt verschillende vormen van segmentale polyploidie en concludeert op grond van genetische overwegingen dat segmentale polyploïden een breder ecologische traject zullen hebben en beter nieuwe habitats kunnen coloniseren. Er is discussie ontstaan over wat bij polyploïden van grotere evolutionaire betekenis is: het effect van verdubbeling van het aantal chromosomen of het effect van de combinatie van twee

verschillende genotypen.

Uit een kritische analyse van diverse voorbeelden blijken allotetraploïden in de meerderheid te zijn en zijn autoploïde soorten schaars (Grant, 1971). Allopolyploïden zouden superieur zijn aan autopolyploïden (Levin, 1983). Stebbins (1987) stelt dat succesvolle polyploïden het resultaat zijn van toegenomen heterozygotie die samenhangt met interraciale of interspecifieke hybridisatie. Hij postuleert tevens de 'secondary contact hypotheses': voorheen geïsoleerde, nauw verwante, genetisch verschillende populaties van een soort brengen succesvolle hybriden voort door het behoud of ontstaan van nieuwe gen-combinaties. In zijn zienswijze zou dit vooral optreden bij soorten die als gevolg van hun ecologisch voorkeur een disjuncte verspreiding hebben. Door klimatologische veranderingen en 'habitat disturbance' treedt er secundair contact tussen voorheen gescheiden populaties. Aan de hand van de Gramineae-evolutie maakt Stebbins deze hypothese aannemelijk.

Tot nu toe is er nauwelijks onderzoek verricht naar scheiding van de ecologische gevolgen van hybridisatie enerzijds en die van chromosoom-verdubbeling anderzijds. Alleen bij de studie van Clapman et al. (1962) is het mogelijk de forsere groei van de allotetraploïd Spartina anglica toe te schrijven aan het effect van nieuwe genen-combinaties a.g.v. hybridisatie en niet a.g.v. toename van het aantal chromosomen. Dit onderzoek zal zich bezig houden met de gevolgen voor de ecofysiologie van een hybridisatie binnen het polyploïdie-complex van Cochlearia-geslacht.

### 1.3 Het polyploïdie-complex van C. officinalis

Het Cochlearia-geslacht bevat veel polyploïdie-vormen, die meestal als aparte soorten worden onderscheiden. De grote overeenkomsten in morfologie van de diverse polyploïdie-vormen en het veelvuldig optreden van natuurlijke en synthetische hybridisatie zou wijzen op relatief recente soortsvorming (Gill, 1973). De verspreiding van Cochlearia-soorten in Groot-Brittannië en op het vaste land van Europa wijst op soortsvorming in het Pleistoceen en zelfs in en na het laatste glaciaal (Heimans, 1971; Gill et al., 1978; Nordal et al., 1986). Tussen de verschillende cytotypen zijn diverse hybridisaties mogelijk en er zijn diverse natuurlijke, fertiele hybriden in het wild aangetroffen (Stace, 1975; Heubl & Vogt, 1985; Vogt & Lippert, 1988). In Noord-Scandinavië zijn binnen de soort C.officinalis ( $x=6$ ;  $2n=24$ ) ecotypen onderscheiden (Nordal et al., 1986). Samenvattend kan worden gezegd dat er sprake lijkt te zijn van een jong polyploïdie-complex, waarin cytotypische evolutie gepaard gaat met ecologische differentiatie, maar met een beperkte mate van morfologische evolutie (Saunte, 1955; Gill, 1965, 1971a, 1971b, 1973, 1979; Gill et al., 1983).

In Nederland komen 4 verschillende cytotypen voor:

- C. officinalis,  $2n=24$ , tetraploïd
  - C. anglica,  $2n=48$ , octaploïd
  - C. x hollandica,  $2n=36$ , hexaploïd
  - C. officinalis x danica,  $n=33$ , hybriden van een tetraploïd en een hexaploïd
- C. x hollandica, in 1907 door Henrard benoemd, is op een aantal morfologische kenmerken intermediair tussen C. officinalis en C. anglica. Waarschijnlijk is deze soort uit de twee laatstgenoemde ontstaan als gevolg van hybridisatie (Gadella, 1983). Aan de kust van Groot-Brittannië, Denemarken en Zweden is de hybride ook aangetroffen (Stace, 1975). Kunstmatige hybriden van C. officinalis

en *C. anglica* zijn fertiel (Crane & Gairdner, 1923; Saunte, 1955). Zaad van in Nederland wild voorkomende populaties heeft hoge kiempercentages (Pegtel in prep.).

Uit hetgeen bekend is over de verspreiding en standplaats van de 4 cytotypen lijken het zoutgehalte van de bodem en het overstromende water en inundatie-duur belangrijke ecologische factoren te zijn (Van der Maarel, 1962; Beefting, 1975; Stace, 1975; Gill et al., 1978; Everts & De Vries, 1986; Mennema, 1985). De 4 cytotypen hebben alle een relatief korte levenscyclus, tweejarig tot kortdurend overblijvend, zodat voor langdurige handhaving van een populatie constante vestiging van nieuwe individuen noodzakelijk is. De mate van kieming en de groeisnelheid in de eerste levensfase kunnen dus van groot belang zijn voor handhaving en/of uitbreiding van populaties. Dit onderzoek beperkt zich tot de invloed van de zout-concentratie op de groei van de 4 cytotypen.

Het  $2n=36$ -cytotypen wordt momenteel aangetroffen in veelal verruige vegetaties in tegenstelling tot de  $2n=24$  en  $48$ -cytotypen (zie 2.2). De hybride heeft een meer opgaande groei. Mogelijk is de soort aangepast aan standplaatsen met een sterke concurrentie om licht en ruimte. Gekeken zal worden of de architectuur van de spruit van het hybride-cytotype hieraan beter is aangepast.

Uit veldwaarnemingen blijkt dat er binnen *Cochlearia*-populaties grote variatie bestaat. Onderzocht zal worden of er verschillen in variatie tussen de populaties en tussen de cytotypen bestaat.

Door de grote overeenkomst in kenmerken van de  $2n=24$  en  $36$ -cytotypen is het laatst genoemde vaak benoemd als *C. officinalis* en niet onderscheiden van het  $2n=24$ -cytotype. Hierdoor is de verspreiding van *C. officinalis* en *C. x hollandica* in het verleden maar ook tegenwoordig onduidelijk. Wel bestaat sterk het vermoeden dat een groot deel van het voorheen benoemde *C. officinalis*-materiaal intermediair is aan de Britse *C. officinalis* ( $2n=24$ ) en *C. anglica* ( $2n=48$ ) (Gadella, 1983). Ook is het mogelijk dat de tetraploid op veel plaatsen is verdrongen door de hexaploid.

Over oorzaken van vestiging van hybriden is al veel geschreven. Anderson (1948) noemt "hybridization of the habitat" in samenhang met antropogene veranderingen van het milieu. Unbanska (1987) noemt verstoring door toedoen van menselijk handelen, wat intermediaire of open habitats creëert, die opnieuw gekoloniseerd kunnen worden. Grant (1971) acht het ontstaan van open habitats een belangrijkere factor dan het ontstaan van intermediaire habitats. Mogelijk hangt de uitgebreide vestiging van *C. x hollandica* ook samen met een (grootschalige) en snelle verandering van het milieu, waarbij nieuw habitats ontstonden. Daarnaast zou het ontstaan van de hybride in het licht van de 'secondary contact hypothesis' sensu Stebbins kunnen worden geplaatst.

Vraagstellingen luiden als volgt:

1. Verschillen populaties van de  $2n=24$ ,  $33$ ,  $36$  en  $48$ -cytotypen in een jong stadium van de levenscyclus in fysiologisch respons op de zout-concentratie?
2. Is de architectuur van de spruit in een jong stadium van de levenscyclus van het  $2n=36$ -cytotype "gunstiger" dan die van de andere cytotypen om in hoogopgaande, dichte vegetaties te groeien?
3. Bestaan er tussen de populaties van de  $2n=24$ ,  $36$  en  $48$ -cytotypen verschillen in mate van variatie?
4. Is hybridisatie binnen het polyploidie-complex *C. officinalis* van betekenis

- voor het ontstaan van soorten met een andere ecologisch traject?
5. Hangt het ontstaan van het  $2n=36$ -cytotype samen met veranderingen in het milieu?.

## 2 VERSPREIDING EN HABITAT VAN DE CYTOTYPEN

### 2.1 De verspreiding van C. anglica L. (2n=48)

Deze soort groeit in Europa aan de kusten van Groot-Brittannië en Noord-Frankrijk tot en met Zuid-Zweden. Het voorkomen in Nederland is voornamelijk in het waddengebied. Voor 1950 groeide de soort nog aan de oevers van de Zuiderzee, de Haringvliet, de Brielse Maas en de Nieuwe Waterweg. C. anglica wordt ook het eerst vermeldt in Nederland bij het IJ (Commelin, 1683 geciteerd in Mennema, 1985): 'Overvloedigh aan de Dijken van het IJ buiten Amsterdam'. Voor de Haringvliet geeft Mennema (1985) nog 3 uurhokken op, waarvan de vindplaatsen waarschijnlijk verdwenen zijn door de Delta-werken. De soort komt ook in het binnenland voor. Veelal betreft het hier ingedijkte gebieden.

### 2.2 Verspreiding van C. officinalis L. (2n=24) en C. x hollandica Henr. (2n=36)

Doordat C. x hollandica Henr. morfologisch intermediair aan C. anglica en C. officinalis en zeer variabel is, is ze in het verleden vaak niet onderscheiden van het  $2n=24$ -cytotype. Dit heeft tot gevolg dat de overlapping in morfologische kenmerken tussen de Nederlandse C. officinalis en C. anglica L. groter lijkt dan deze in werkelijkheid is (Van der Maarel, 1962a en 1962b). Hierdoor zijn de verspreidingspatronen van C. officinalis en C. hollandica nooit van elkaar gescheiden. Reeds in de 18e eeuw wordt melding gemaakt van overgangsvormen tussen C. officinalis en C. anglica (Lighthfoot, 1777 geciteerd in Van der Maarel, 1962a). Pas 6 decennia nadat Henrard de hybriden beschrijft stelt Gadella (1983) dat het Nederlandse 'C. officinalis'-materiaal<sup>1)</sup> voor een groot deel behoort tot het hexaploïde cytotype. Mennema (1985) maakt echter in de Atlas van de Nederlandse flora nog geen onderscheid tussen C. x hollandica en C. officinalis (2n=24), maar dringt wel aan op een nader onderzoek naar de status en de grenzen van beide taxa. Mennema geeft als verspreiding na 1950 voor beide cytotypen te samen:

- de Zeeuwse estuaria, met name de Haringvliet met aansluitend het Hollands Diep, de Nieuwe waterweg en in mindere mate de Oosterschelde ter hoogte van de Belgische grens
- Zuid- en Noord-Holland, met name in het gebied ten noorden van het Noordzeekanaal en kop van Noord-Holland
- verspreid langs de IJselmeerkust
- hierendaar in de kuststrook waarvan een uurhok op Terschelling
- enkele uurhokken in Drente.

Voor 1950 was het  $2n=24$ - en  $2n=36$ -cytotypen waren te samen veel algemener aan de IJselmeerkust. In de Hollandse provincies is 'C. officinalis'<sup>1)</sup> t.o.v. voor 1950 ook, maar in mindere mate, achteruit gegaan. Er is in het verleden ook melding gemaakt van de soort op de andere waddeneilanden naast Terschelling;

<sup>1)</sup> C. officinalis wordt hier met aanhalingstekens vermeld omdat hier zowel het  $2n=24$ - als het  $2n=36$ - cytotype bedoeld worden.

die Mennema niet op heeft genomen vanwege het ontbreken van herbariummateriaal. Holkema (1870) noemt 'Texel in den Eijerlandschen polder. Vlieland, zeer veel op het Ooster- en Westerveld. Terschelling, op het Groene strand; op de Grie bij Oosterend. Ameland, op de algemeene strandweide bij Nes; op de Koo-Grie. Schiermonnikoog, op bouw- en weilanden, algemeen op het Oosterveld'. Uilkens (1855) meldt onder andere '(.....) in de Mijdrechtsche en Nieuwkoopsche droogmakerijen (.....) de provincie Groningen, langs de puinweg van Warfhuizen naar Leens'.

Chromosoomtellingen blijkt dat het overgrote deel bestaat uit het  $2n=36$ -cytotype (gegevens Joop Boer en Dick Pegtel; Gadella, 1983) (figuur 14). Alleen de Drentse populaties en die op Terschelling bleken van het  $2n=33$ -cytotype te zijn. Dit cytotype ontstaat door hybridisatie van *C. officinalis*  $2n=24$  en *C. danica*  $2n=42$ . Het voorkomen van deze hybride geeft aan dat *C. officinalis* vroeger ook op Terschelling voorkwam. Figuur 15 geeft de waarschijnlijke verspreidingen van de cytotypen. Tot welk cytotype de populaties in het Hollandse kustgebied behoorden is niet duidelijk. Mogelijk heeft het  $2n=24$ -cytotypen haar herkomst uit de duinen en moerassen van de kuststrook; *C. officinalis* wordt voor het eerst in Nederland genoemd door Dodoens (1554 in Mennema, 1985) 'in Holland wordet by den duynen ende in die broecken ghevonden'. Omdat *C. officinalis* vroeger ook gekweekt werd vanwege haar hoge gehalte aan vitamine C is verwildering niet uit gesloten. Vogt (1985) spreekt ook de mogelijkheid uit van verwildering van verdwenen, in cultuur gekweekte planten als herkomst voor geïsoleerde binnenland populaties in West-Duitsland.

## 2.3 Habitats van de cytotypen

### 2.3.1 *C. officinalis* ( $2n=24$ )

Voor Nederland is het moeilijk een beschrijving te geven van 'de' habitat daar de soort zeldzaam is. Bij de Eenerstukken en Eeldermade in het Drentse Peizerdiep-dal komt de soort voor langs slootkanten in *Molinietalia*-rompgemeenschappen. Waarschijnlijk zijn deze gemeenschappen ontstaan uit *Calthion*-vegetaties en wijzen het voorkomen van *Hottiana palustris* en *Ranunculus lingua* op (voormalige) basenrijke kwel. Binnenland-populaties in Noord-Scandinavië komen bij koude bronnen voor, in Groot-Brittannië in mosbeekjes, natte rotsen en op kalksteen en in Spanje in en aan bronnen op meestal kalkhoudend gesteente of aan oevers van beken en sloten (Nordal et al., 1986; Gill et al., 1978; Vogt, 1989). Een hoge basenverzadiging van de bodem kan dus belangrijk zijn voor de soort.

Uit het buitenland zijn ook haliene standplaatsen bekend. Beeftink (1977) geeft deze soort voor kweldervegetaties van de Zweedse westkust in het *Artemisietum maritimae* en het *Juncetum gerardii* typische subass. Deze vegetaties zijn minder haliën dan de dezelfde Nederlandse subassociaties door invloed van brak vloedwater of zoete kwel vanuit duinen. In Noordoost Noorwegen wordt de soort beschreven onder andere voor het *Bolboschoenetum maritimi typicum*, die zich op de grens van zout naar zoet bevindt (Velve, 1983). Nordal et al. (1986) stelt een ecotype voor estuaria in Noord-Scandinavië vast, waarvan het chromosomen aantal met zekerheid 24 is. Uit de artisch kust van Alaska komt de soort voor in het *Puccinellia phryganodes*-vegetaties aan de zeevaardse kant (Macdonald, 1977). Op diverse geografisch van elkaar gescheiden plaatsen komen dus populaties -waarschijnlijk ecotypen- van het  $2n=24$ -cytotype voor die een resistentie tegen



brakke of zoute omstandigheden bezitten.

Nordal et al. (1986) beschrijft in Noord-Scandinavië ecotypen van C. officinalis met duidelijk verschillende habitats en verspreidingspatronen. Deze soort groeit daar ook op kwelders bij Oslo (mond. med. D.M. Pegtel). Of dat samengaat met verschillen in morfologie is niet duidelijk. In Nederland komt op dit moment waarschijnlijk een binnenland ecotype voor op (voormalige) basenrijke natte standplaatsen. Of er vroeger ook een kust ecotype op de waddeneilanden en mogelijk het Hollandse kustgebied aanwezig was op (voormalige) mesohaliene of haliene standplaatsen is niet bekend.

### 2.3.2 C. x hollandica (2n=36)

Beeftink (1975) laat zien dat de verspreiding van 'C. officinalis', dat zeer waarschijnlijk het 2n=36-cytotypen is, in de Zeeuwse estuaria sterk samen hangt met isohaliënen tijdens hoogwater. De soort komt voornamelijk voor aan oevers van water met tussen de .3 en 10 promille chloor. De soort lijkt dus vooral voor te komen in brakke getijdengebieden. Dit stemt goed overeen met vegetatiebeschrijvingen. Westhoff & Den Held (1969) noemen de soort voor een speciale subassociatie met 'C. officinalis' van het Althaeo-Calystegietum sepium (Heemst-ass.) met als standplaats vloedmerken in rietlanden in de mesohaliëne getijdzone van estuaria op kreek- en oeverwallen en andere ruggen op lichte tot zware klei. Vegetatie-gegevens van een populatie bij Kwade Hoek uit 1989 wijzen echter ook op haliëne habitats (gegevens D. Pegtel). Door afsluiting van de Haringvliet met de uitvoering van de deltawerken is de habitat veranderd. Op de Dintelse gorzen die sterk verzoet zijn en momenteel een constant peil hebben, verruigen de voormalige vloedmerkvegetaties sterk met Epilobium-soorten (gegevens D. Pegtel). De soort komt wel nog vooral voor op de gorzen (gegevens M. Brongers, RWS-kartering 1989). De achteruitgang aan de IJselmeerkust hangt samen met afdamming; na de afsluiting werd het brakke getijdenmilieu vervangen door een zoet milieu met een constant waterpeil.

Opmerkelijk is de huidige verspreiding van C. x hollandica in Noord- en Zuid-Holland. Een vergelijking met een geologische kaart van holocene afzettingen (Jelgersma et al., 1970) levert een sterke correlatie op tussen het voorkomen van de soort -zowel voor als na 1950- en de aanwezigheid van Jonge Getijde-afzettingen (afzettingen van Duinkerke). In Noord-Holland en langs de IJselmeerkust liggen afzettingen, die een gevolg zijn van het ontstaan van de Zuiderzee omstreeks 1600. Door verwijding van zeegaten veranderde het voormalige Flevomeer van een zoete tot zwak brakke binnensee in een zoute tot brakke binnensee met eb- en vloedbeweging (Pons & Wiggers, 1960; Zonneveld, 1977). Verspreiding van de soort valt hier samen met kleiige Zuiderzeerand-gronden, die in zoet tot brakke en semiterrestische omstandigheden op het veenland werden gesedimenteerd (Stiboka, 1981). In Noord-Holland lijkt de soort dus een relict te zijn van de voormalige brakke getijdegebieden. Uilkens schrijft over 'C. officinalis' in 1855, dus nog voor aanleg van de afsluitdijk: 'overal op den kleigrond en tusschen de steenen aan het IJ, bij Amsterdam, aan de Zuiderzee'. Haar huidige standplaats lijkt hier te bestaan uit sloot- en vaartranden in Riet-vegetaties (gegevens D.M. Pegtel).

In Groot-Brittannië is C. x hollandica van intermediaire habitats van C. anglica en C. officinalis. C. anglica groeit daar op natte, slikkige kwelders en C. officinalis is op het drogere gedeelte algemener (Stace, 1975).

In het Ilperveld (Noord-Holland) is de soort sinds 1980 sterk, voor ±90%, achteruit gegaan. Het begin van deze achteruitgang valt samen met het instellen van begrazing door het Noord-Hollands Landschap om ruige vegetaties terug te dringen (mond. med. André Jansen). *C. x hollandica* kan dus slecht tegen begrazing.

### 2.3.3 *C. anglica* (2n=48)

*C. anglica* wordt in Groot-Brittannië en Nederland op slikkige kwelders aangetroffen (Gill et al., 1978). Westhoff & Den Held (1969) geven haar op als kensoort van het *Puccinellion maritimae* dat buitendijks voorkomt op lagere delen van de kwelders tussen de gemiddelde hoogwaterlijn en iets beneden de gemiddelde lijn van hoogwater bij springtij. Deze standplaats wordt dus vaak overspoeld met zeewater en heeft een hoog zoutgehalte. In opname-materiaal van de Waddeneilanden uit de jaren '30 en '40 heeft de soort echter een lage presentie in deze associatie en een optimum in het *Juncetum gerardii*. De soort lijkt dus van de hoge naar de lage kwelder te zijn verschoven. Als gedeeltelijke verklaring hiervoor wordt aangedragen het ontstaan van een soortenarme en door *Festuca rubra* ssp. *litoralis* gedomineerde, onbegraasd *Juncetum gerardii* in de laatste 40 jaar (Westhoff, 1987). Oorzaak hiervan is de accumulatie van kleiig op de voormalige zandplaten, waardoor het zoutgehalte toenam. *C. anglica* zou in dit soort vegetaties een te klein competitief vermogen te hebben (Westhoff, 1987). In een successie-studie op de Boschplaat blijkt ze kenmerkend te zijn voor het *Junco-Caricetum extensae* (associatie van het *Armarion maritimae*) op de hoge kwelder. Het zoutgehalte van de bodem bedraagt hier gemiddeld 3,6 gr Cl-/l grond, inundatie frequentie 0.5 per 2 weken en dikte van de kleilaag 1 cm. Dit vegetatie-type ontstaat uit het *Puccinellietum maritimae parapholietosum* door het inwaaien van zand waarbij ontzilting plaatsvindt. Vervolgens gaat deze over in het *Armerio-Festuceto*, waarin de soort een zeer lage presentie heeft, door het inwaaien van klei/leem samengaand met verzilting (Rozen & Westhoff, 1985). Tegenwoordig is de soort op de Boschplaat een component van het *Plantagini-Limonietum* (ass. van het *Puccinellion maritimae*) (Westhoff, 1987). Gesteld kan worden dat de vegetatiekundige positie van *C. anglica* samenhangt met de dynamiek van kweldervegetaties.

### 2.3.4 *C. officinalis x danica* (2n=33)

Stace (1975) maakt melding van deze hybride, maar geeft geen habitat beschrijving. Bij Kinnum op Terschelling komt de soort voor in een *Molinio-Arrhenatheretea*-rompgemeenschap aan slootkanten met ook *Phragmites australis* en *Atriplex prostrata*. Deze laatste soort wijst op (voormalige) invloed van zout.

## 3 MATERIAAL EN METHODEN

Vraagstellingen 1, 2 en 3 zullen experimenteel benaderd worden. Vraagstelling 4 en 5 zullen getracht worden te beantwoord met een nadere beschouwing van verspreidingspatronen en de habitat van de 3 cytotypen doormiddel van literatuurstudie in combinatie met een interpretatie van de resultaten van het kasexperiment. Aan deze literatuurstudie wordt een apart hoofdstuk (3) gewijd.

### 3.1 Materiaal

Voor de proef is zaad gebruikt. Per cytotype is getracht 2 populaties te gebruiken, om variatie tussen populaties van een cytotypen en variatie tussen cytotypen van elkaar te kunnen scheiden. Om deze reden is van het  $2n=48$ -cytotype een kwelder-populatie en een populatie binnendijks genomen. Voor het cytotype  $2n=36$  was helaas maar van een populatie voldoende zaad voor handen. Door een later gecorrigeerde chromosoomtelling bleek een populatie van het  $2n=24$ -cytotype bij Kinum tot het  $2n=33$ -cytotypen te behoren. Dit laatste cytotype kan ontstaan zijn door hybridisatie van *C. officinalis* en *C. danica*. Uit kruisingsexperimenten van Crane & Gairdner (1923) bleek een kunstmatige hybride fertiel was en terug kon kruisen met beide ouders. De Kinum populatie is ook fertiel en lijkt qua morfologie op *C. danica*. De uiteindelijk gebruikte populaties bestaan uit:

- Een 24: *C. officinalis* ( $2n=24$ ), populatie Eenerstukken in het Peizerdiepdal, zaad verzameld op 23 juni 1987. Standplaats: *Molinietalia*-rompgemeenschap, mogelijk ontstaan uit een gedegradeerd *Calthion palustris*, aan slootkanten.
- Kinum 33: *C. officinalis* ( $2n=33$ ), populatie bij Kinum op Terschelling, zaad verzameld op 6 juni 1988. Standplaats: *Molinio-Arrhenatheretea* met o.a. *Phragmitis australis* en *Atriplex prostrata*, aan slootkanten.
- Waarde 36: *C. x hollandica* ( $2n=36$ ), populatie Waarde aan Westerschelde, zaad verzameld op 27 juni 1987. Standplaats: *Halo-Scirpion* (naar Weshoff & Van der Maarel, 1973) op hogere delen van een schor.
- Noordp.48: *C. anglica* ( $2n=48$ ), populatie Noordpolderzijl. Standplaats: langs een sloot, zaadverzameld op 17 juni 1988
- Schier.48: *C. anglica* ( $2n=48$ ), populatie Schiermonnikoog op lage kwelder, zaad gekweekt in kast op oktober 1988 uit planten die zijn opgegroeid uit jonge planten die verzameld zijn in november 1987. Standplaats: *Puccinellion maritimae*.

De populaties worden in dit verslag verder aangeduid met (afgekorte) geografische plaats met chromosomen-aantal. Zie voor soortenlijst van standplaatsen bijlage 1.

## 3.2 Het experiment

### 3.2.1 Proefopstelling

Het experiment vond plaats in een kast met gedurende 16 uur per etmaal licht. De temperatuur varieerde van maximaal 28-32 °C overdag tot minimaal 18-19 °C 's nachts. Luchtvochtigheid varieerde van minimaal 35-45 % overdag tot maximaal 60-70 (soms 95) % 's nachts. Overdag liep de temperatuur dus hoog op en bereikte de luchtvochtigheid lage waarden, wat mogelijk een remmende werking op de groei van de planten heeft gehad. Op basis van test-proeven is gekozen voor een proefopzet met geaereerde watercultures. De zaden werden eerst 10 dagen gestratificeerd bij 5 °C en 12 uur licht per etmaal in petrischalen op fijn grind met leidingwater. Kieming vond plaats bij 12 uur licht bij 25 °C en 12 uur duisternis bij 15 °C per etmaal gedurende 7 dagen. Gedurende 6 dagen groeiden de kiemplantjes in potjes met fijn grind elke dag overgoten met voedingsoplossing zonder zout, zodat ze voldoende groot waren om overgeplaatst te kunnen worden naar de watercultures.

De watercultures bestonden uit bakken van 25 bij 25 en 10 cm hoog (volume 5.7 liter). Deze werden tot ±1.5 cm beneden de rand gevuld met voedingsoplossing en

afgedekt met een licht-dichte plaat waarin 5 individuen met schuimplastik werden vastgeklemd. Via een buis werd de oplossing geaereerd. De planten werden geleidelijk aan de zout-concentraties gewend. Bij alle zout-concentraties is gestart met zoutloze oplossingen en werden de planten vervolgens trapsgewijs (0, 75, 150, 300, 600 mM NaCl) elke dag in een waterculture met een hogere zoutgehalte geplaatst. Halverwege zijn de oplossingen ververs. De behandelingsduur was 16 dagen. Alle behandelingen zijn verder in 2-voud uitgevoerd.

**Tabel 1** Samenstelling van de voedingoplossing in mmol/l (gemodificeerde Hoagland/Argon-oplossing) bij verschillende zoutconcentraties. Aan alle oplossingen zijn sporenelementen en ijzerchelaat toegevoegd.

	0 mM	75 mM	150 mM	300 mM	600 mM NaCl
K <sup>+</sup>	7	7	7	7	7
Ca <sup>2+</sup>	4	7.9	11.8	19.6	35.2
Mg <sup>2+</sup>	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
Na <sup>+</sup>	0	75	150	300	600
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	14	14	14	14	14
H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5
Cl <sup>-</sup>	0	78.9	157.8	315.6	631.2

De planten zijn gekweekt op nutriëntenrijke voedingsoplossingen. Er is gekozen voor een gemodificeerde Hoagland/Arnon-oplossing (Hoagland & Arnon, 1938) (tabel 1). Een hogere calcium/natrium-ratio (mM) kan bij (facultatieve) halofyten tot een vermindere zout-resistentie leiden (Greenway & Muns, 1980). Ook blijkt zout de calcium-huishouding bij *C. anglica* te beïnvloeden (Le Saos, 1974; Bigot et al., 1983). Daarom is bij de oplossingen met zout de natrium/calcium-ratio (mM) constant gehouden op 19.2 door calciumchloride toe te voegen. Tabel 1 geeft de ionen-samenstelling van de verschillende zout-oplossingen. De pH is op 6.3 ingesteld door KOH aan de oplossingen toe te voegen. Gedurende het experiment is de zuurgraad in de watercultures gecontroleerd. Deze variëerde meestal van 6.0 tot 6.6. Eenmaal is bij een sterke daling naar pH 5.5 de pH van de voedingsoplossing met KOH gecorrigeerd. De verandering van de zuurgraad kan veroorzaakt zijn door de vorming van een witte neerslag, die in de cultures met hogere zoutconcentraties gevormd werd.

De volgende eigenschappen van individuele planten zijn bepaald.

Voor groeirespons:

- aantal bladen
- versgewichten (VG) van wortel en spruit
- drooggewichten (DG) van wortel en spruit na 2 dagen drogen bij 65 °C in een droogstoof
- bladoppervlak met behulp van een oppervlakmeter
- wortellengte

Voor spruit-architectuur:

- maximale spruielhoogte

- lengte van de bladstelen van de 3 grootste bladen
  - lengte van de bladen van de 3 grootste bladen
- Tevens werd per behandeling het aandeel overlevende planten vastgesteld.

### 3.2.2 Gegevensverwerking

#### Afgeleide variabelen

De volgende afgeleide variabelen zijn per individu bepaald:

- relatief bladoppervlak = bladoppervlak/gemiddelde per populatie bij 0 mM
  - relatief spruitgewicht = spruitgewicht/gemiddelde per populatie bij 0 mM
  - relatief wortelgewicht = wortelgewicht/gemiddelde per populatie bij 0 mM
- Bij deze variabelen worden de waarden bij oplossingen met zout gerelateerd aan de gemiddelde waarden bij 0 mM NaCl.
- bladoppervlak/spruitgewicht-ratio bij drooggewicht = bladoppervlak+bladsteeloppervlak/spruit DG als indirecte maat voor de fotosynthese effectiviteit.
  - bladoppervlak/spruitgewicht-ratio bij versgewicht = bladoppervlak+bladsteeloppervlak/spruit VG als maat voor succulentie. Daarbij wordt aangenomen dat het spruit VG gecorreleerd is met het volume van de spruit. Omdat het drooggewicht maar  $\pm 10\%$  van het versgewicht bedraagt zal variatie in het soortelijk versgewicht veel kleiner zijn dan de variatie in oppervlak/volume-ratio. Met een grotere mate van succulentie zal deze ratio en daarmee ook de ratio bladoppervlak/spruitgewicht afnemen. Halofyten hebben vaak een hogere mate van succulentie dan glycofyten door hoge zoutconcentratie in de vacuolen van bladcellen, die hierdoor meer water aantrekken. Succulentie wordt beschouwd als een adaptatie aan zoute milieus.
  - spruit/wortelgewicht-ratio op basis van vers- en drooggewicht.
  - ratio van bladsteellengte en bladlengte. Verschillen in allocatie binnen een spruit kan leiden tot verschillen in spruit-architectuur. Deze ratio kan beschouwd worden als een verhouding tussen investering in lange bladstelen t.b.v. hogere spruit en in bladgrootte. Beide investeringen kunnen leiden tot het ontvangen van meer licht.

Per combinatie van zoutconcentratie en populatie met een steekproef-grootte van minstens 5 zijn berekend:

- variatie-coëfficiënten van bladoppervlak, spruit DG en wortel DG per combinatie van populatie en zout-concentratie als maat voor variatie.
- Gini-coëfficiënten van bladoppervlak, spruit DG en wortel DG per combinatie van populatie en zout-concentratie ook als maat voor de de variatie. Het voordeel van de Ginicoëfficiënt is dat deze een betere maat voor de grootte-hierarchie van een populatie is dan de variatie-coëfficiënt (Weiner & Solbrig, 1984). Deze varieert tussen 0 (alle planten even groot) en 1 (maximale ongelijkheid in grootte).

Van de variabelen zijn per populatie, per zout-concentratie en per combinatie van zout-concentratie gemiddelden en standaard-fouten berekend. Dit is alleen gedaan voor steekproefgroottes groter dan 2. Hierdoor zijn de volgende groepen niet in de gegevensverwerking betrokken:

- Een 24 bij 300 en 600 mM NaCl
- Kinnum 33 bij 300 en 600 mM NaCl
- Waarde 36 bij 600 mM NaCl

- Noordp.48 bij 600 mM NaCl
- Schier.48 bij 600 mM NaCl

### Statistische toetsing

Tussen gemeten en berekende variabelen zijn correlatiecoëfficiënten berekend op basis van individuele waarden en getoetst op significantie.

Met variantie analyses (ANOVA) zijn effecten van de onafhankelijke variabelen berekend en getoetst op significantie. Dit is voor een deel afhankelijke variabelen data's uitgevoerd. Bij bepaalde behandelingen stierven alle individuen, waardoor de resultaten niet met een variantie-analyse konden worden verwerkt. Om lege cellen in de variantie-analyses te voorkomen zijn de data in 2 groepen verdeeld en apart getoetst op significante effecten. Behandelingen met minder dan drie overlevende individuen per duplo zijn buiten beschouwing gelaten. Een groep (data-set A) bestaat uit waarden van alle populaties bij 0, 75 en 150 mM NaCl. De andere (data-set B) bestaat uit waarden van de populaties, Waarde 36, Noordp.48 en Schier.48 bij 0, 75, 150 en 300 mM NaCl (figuur 1). Bij inhomogeniteit van variaties, getoetst met de Cochrans C-toest, zijn de variabelen met de logaritme van 10 getransformeerd. Bij de variabele bladoppervlak en relatief bladoppervlak is eerst getoetst of worteltransformaties homogeniteit van varianties opleverde. Variantie-analyses met cytotype in plaats van populatie als onafhankelijke variabelen zijn niet gebruikt, omdat deze bij logaritmisch getransformeerde variabelen vaak inhomogeniteit van varianties vertoonden.

Allereerst is gekeken of er significante verschillen tussen de duplo's bestaan. Daartoe zijn er 3-weg variantie-analyses uitgevoerd met populatie, zoutconcentratie en bak (duplo's) als onafhankelijke variabelen. Dit was alleen mogelijk bij data-set A, omdat bij data-set B een aantal bakken geen overlevende individuen waren. Zolang de effecten van bak en interacties van bak met de andere onafhankelijke variabele niet significant zijn, zijn er geen verschillen tussen de duplo's aanwezig.

zout-conc.	0	75	150	300	600
populatie					
Een 24	-	-	-		
Kinum 24	-	-	-		
Waarde 36	-	-	-	-	
Noord.48	-	-	-	-	
Schier.48	-	-	-	-	

data-set A

data-set B

Figuur 1 De 2 data-sets waarop variantie-analyses zij uitgevoerd.

Indien er geen effect van duplo's aanwezig waren, zijn 2-weg variantie-analyses uitgevoerd om effecten van populatie, zout-concentratie en interactie daartussen te toetsen op significantie. Voor data-set B zijn ook zulke variantie-analyses uitgevoerd. Als een onafhankelijke variabele een significant effect heeft is er binnen een 1-weg variantie-analyse met de Student-Newman-Keuls-toest getest op significante verschillen ( $p < .05$ ). Bij een significante interactie tussen populatie en zout-concentratie zijn de combinaties van populatie bij een bepaalde zoutconcentratie zout-concentratie in groepen in gedeeld ook met de Student-Newman-Keuls-toets binnen een 1-weg variantie-analyse getest op sinificante verschillen. Behandelingen waarvan het gemiddelden van een betreffende variabele dicht bij elkaar liggen zijn in een groep ingedeeld.

De relatieve variabelen zijn getoetst op remmende invloed van toenemende zout-concentraties. Daarvoor is eerst getoetst op een significant effect van de interactie Populatie x Zout. Bij een significante interactie is het polynomaal contrast tussen de zout-concentraties bepaald. De vrijheidsgraden van de factor zout-concentratie werd daarbij in 2 termen gesplitst. Het eerste effect (Zout-1) stelt daarbij de lineaire relatie tussen de respons van de afhankelijke variabele en de oplopende zout-concentratie voor en de tweede term (Zout-2) is het gezamenlijke effect van de hogere graads polynomen. Bij een significant-effect van de interactie Zout-1 x Populatie zijn verschillen van de lineaire term (Zout-1) van de verschillende populaties getest op significante verschillen met een t-toets binnen de variantie-analyse.

Verschillen in variabiliteit zijn niet statistisch getoetst.

#### 4 RESULTATEN

Basisgegevens zijn in bijlage opgenomen.

Bijlage 2: Gegevens per individu.

Bijlage 3: Overlevingspercentages.

Bijlage 4: Gemiddelde, stadaard-deviatie, standaard-fout, variatie-coëfficiënten en Gini-coëfficiënten per combinatie van populatie en zoutconcentratie.

##### 4.1 Correlaties tussen de variabelen

Tabel 2 geeft de correlaties tussen de gemeten en berekende variabelen. Hoge positieve correlaties zijn er tussen bladoppervlak, spruit DG, wortel DG, spruit VG, wortel VG en bladsteellengte (.78 tot .98;  $p < .001$ ). Als variabelen voor de groeirespons kan worden volstaan met bladoppervlak, spruit DG en wortel DG. Aantal bladen en spruihoogte hebben een lagere, maar nog redelijk hoge positieve correlatie-coëfficiënten met deze groep variabelen (resp. .62 tot .73;  $p < .001$  en .58 tot .60;  $p < .001$ ). Wortellengte heeft lage positieve correlatie-coëfficiënten met deze variabelen (.20 tot .30;  $p < .01$  tot .001). Om deze reden is de variabele wortellengte niet getoetst op effecten van populatie en zout-concentratie. De spruit/wortel DG ratio is zwak, negatief gecorreleerd met aantal bladen, bladoppervlak, wortel DG, spruit VG, wortel VG, spruihoogte, bladsteellengte en wortellengte (-.19 tot -.45;  $p < .01$  tot .001). De spruit/wortel-ratio is dus kleiner bij grotere planten. De bladoppervlak/spruitgewicht ratio's voor DG en VG zijn redelijk sterk gecorreleerd (.67;  $p < .001$ ). De spruihoogte is vrij sterk gecorreleerd met de bladsteellengte (.70;  $p < .001$ ) en minder sterk met de bladsteel/bladlengte-ratio

(.46;  $p < .001$ ).

#### 4.2 Verschillen binnen de duplo's

Duplo's hebben alleen bij spruithoogte geen hoofd-effect en interacties met de andere variabelen (tabel 3). Bij bladsteellengte en blad/steel-ratio hebben duplo's een significant effect ( $p < .05$ ). Het percentage verklaarde variantie is t.o.v. het effect van Populatie en Zout laag. Bij bladoppervlak/spruit DG en bladoppervlak/spruit VG is sprake van een significant effect van Populatie x Bak (resp.  $p < .01$  en  $p < .05$ ). Deze effecten wijzen op een consequent verschil tussen de duplo's. Daar de bakken niet random verdeeld waren over de tafels in de kast heeft blijkbaar de positie van een bak (aan de rand of in het midden van de tafel) effect. Mogelijk speelt de afstand tot de lampen, die midden boven de tafels hangen een rol. Bij 8 afhankelijke variabelen treedt een significant effect van Zout x Populatie x Bak op ( $p < .05$  tot  $.01$ ). Dit laatste effect kan naast een consequent verschil tussen de duplo's inconsequent verschil zijn dat alleen op dit interactie-nivo (het verschil tussen 2 bepaalde bakken) tot uiting komt. Met name de grote variaties van de populaties gecombineerd met kleine steekproeven kunnen tot dit laatste soort verschil leiden. Omdat effecten van populatie, zout en hun interactie een groot aandeel van de variantie verklaren is er ondanks het veel optredende effect van interacties met Bak getoetst op door deze variabelen veroorzaakte verschillen.

#### 4.3 Overleving

Bij alle populatie neemt de overleving bij toenemende zoutconcentratie af (figuur 2a). Bij Schier.48 neemt de overleving bij 150 mM eerst weer toe, wat gezien de kleine steekproef ( $n=10$ ) niet relevant lijkt. Bij Een 24 en Kinnum 33 is de afname het sterkst; bij Een 24 een sterke daling tussen 0 en 300 mM, bij Kinnum 33 een sterke daling tussen de 75 en 300 mM. Kinnum 33 heeft dus bij 75 mM nog een hoge overleving in tegenstelling tot Een 24. Waarde 36, en Noord.48 vertonen een intermediaire afname; veel sterfte treedt op tussen de 150 en 600 mM. Schier.48 is wat betreft overleving het meest zoutresistent; pas vanaf 300 mM neemt de overleving sterk af.

#### 4.4 Het effect van zout op de biomassa en het bladoppervlak

Bij relatief bladoppervlak, relatief spruit DG en relatief wortel DG zijn de effecten Zout en Populatie x Zout significant (tabel 3 en 4). Het effect Populatie is data-set A ook nog significant (tabel 3), maar bij data-set B nauwelijks ( $p < .10$ ) (tabel 4). Effect Zout verklaart bij al de 3 variabelen het grootste deel van de variatie. Dit effect wordt goed verklaard door het effect Zout-1 ( $p < .001$ ) (tabel 5). De 3 variabelen nemen bij toenemende zoutconcentratie sterk af (figuur 2b, c en d). De Populatie x Zout-interactie wordt voor rel. bladoppervlak en rel. wortel DG verklaard door het effect Populatie x Zout-1 bij beide data-sets en voor rel. spruit DG alleen bij data-set B (tabel 5). Bij Een 24 neemt rel. bladoppervlak significant sterker af dan bij Waarde 36 en Schier.48 (resp.  $p < .05$  en  $p < .01$ ). Het rel. wortel DG neemt bij Een 24 sterker af dan bij Waarde 36, Noord.48 en Schier.48 (resp.  $p < .01$ ,  $p < .05$  en  $p < .01$ ). Bij Waarde neemt voor rel. bladoppervlak alleen significant meer af dan Schier.48 als over het zout traject van 0 tot 300 mM (data-set B) getoetst wordt ( $p < .01$ ). Over hetzelfde zout-traject nemen rel. spruit DG en rel. wortel DG van



Waarde 36 sterker af dan die van de C. anglica-populaties ( $p < .05$ ). De 3 variabelen nemen bij Waarde 36 ook sterk af tussen 150 en 300 mM (figuur 2b, c en d).

#### 4.5 Biomassa en bladoppervlak (figuur 3, 4 en 5)

De effecten van Populatie, Zout en Populatie x Zout zijn significant voor spruit DG en wortel DG bij beide data-sets. Voor bladoppervlak is dat ook het geval bij data-set A en zijn de effecten Zout en Populatie x Zout bij data-set B tevens significant. Het effect Zout verkaart het grootste deel van de variantie (tabel 3 en 4).

Tabel 6 geeft de significante verschillen tussen de zoutconcentraties. Hogere concentraties remmen de groei duidelijk. Tabel 7 geeft de significante verschillen tussen de populaties. Deze zijn alleen aanwezig bij data-set A bij voornamelijk het spruit DG. Een 24, Kinum 33 en Schier.48 hebben kleinere spruiten dan Waarde 36 en Noord.48. Het wortel DG verschilt niet tussen populaties.

Interacties tussen populatie en zoutconcentratie zijn aanwezig, verklaren slechts een klein deel van de variantie (tabel 3 en 4, figuur 3, 4 en 5). Tabel 7a geeft groepen van populaties die significant verschillen bij een bepaalde zoutconcentratie. Opvallend is dat ondanks de hoge, positieve correlaties tussen bladoppervlak, spruit DG en wortel DG niet dezelfde verschillen opleveren voor deze 3 variabelen. Samenvattend kan gesteld worden dat bij 0 en 75 mM Waarde 36 en Noordp.48 beter dan de rest groeien, dat bij 150 mM Een 24 slechter dan de rest groeit en dat bij 300 mM Waarde 36 niet meer beter en mogelijk slechter dan de C. anglica-populaties groeit (figuur 4 en 5).

Tabel 7a Groepen van populaties waartussen sinificante verschillen ( $p < .05$ ) bij bepaalde zoutconcentratie aanwezig zijn voor de variabelen spruit DG (S), wortel DG (W) en bladoppervlak (B).

B en S bij 0 mM: Waarde 36 en Noordp.48 samen > andere populaties  
 S bij 75 mM: Waarde 36 en Noordp.48 samen > Een 24 en Schier.48 samen  
 W bij 75 mM: Waarde 36 en Noordp.48 samen > Een 24  
 S bij 150 mM: Een 24 < andere populaties  
 W bij 150 mM: Waarde 36 en Noordp.48 samen > Een 24, Schier.48 > Een 24  
 B bij 150 mM: Kinum 33 > Een 24, Waarde 36 > Een 24, Noordp.48 > Een 24,  
 Schier.48 > Een 24.  
 W bij 300 mM: Schier.48 > Waarde 36.

#### 4.6 Bladoppervlak/spruit DG-ratio en bladoppervlak/spruit VG-ratio (figuur 6 en 7)

Bij deze 2 variabelen is alleen in data-set A het effect Populatie significant ( $p < .001$ ). Verder geldt voor beide data-sets; het effect Zout is bij beide variabelen significant ( $p < .001$ ) en interacties van Populatie x Zout zijn alleen bij de DG-ratio significant ( $p < .01$ ). Zout verklaart het overgrote deel van de variantie (tabel 3 en 4).

Tabel 8 geeft de significante verschillen tussen de zoutconcentraties. Sterkere

zoutconcentraties veroorzaken meer succulentie en een voor assimilatie minder efficiënte bladopbouw. Tabel 9 geeft de significante verschillen tussen de populaties. Kinnum 33 en Een 24 zijn minder succulent en Kinnum 33 is (vooral bij de hogere zoutconcentraties) weer succulenter dan Een 24. In figuur 7 is zichtbaar dat de interactie tussen zout en populatie geen duidelijke betekenis lijkt te hebben. Er is om deze reden niet getoetst op significante verschillen tussen groepen.

#### 4.7 Spruit/wortel-ratio (figuur 8)

Data-set A kon vanwege inhomogeniteit van varianties niet statisch getoetst worden op significante effecten. Uit figuur 8 blijkt dat de ratio in het 0-150 mM-traject bij de diverse zoutconcentraties en populaties niet sterk verschillen. Alleen Kinnum 33 bij 150 mM lijkt groter te zijn dan de rest. Data-set B is wel statistisch verwerkbaar. Daar zijn de effecten Populatie en Zout significant ( $p < .001$ ). Beide effecten verklaren evenveel variantie (tabel 4). Verschillen tussen de populaties en tussen de zoutconcentraties zijn echter niet significant (tabel 8 en 9). De spruit/wortel-ratio neemt met de zoutconcentratie toe, wat wijst op een relatief sterkere reductie van de wortelgroei dan de spruitgroei.

#### 4.8 Spruit-architectuur (figuur 9, 10 en 11)

Als maat voor spruit-architectuur zijn gebruikt: spruithoogte, lengte bladsteel en de bladsteel/bladlengte-ratio. Alle 3 hebben een significant effect van Populatie en Zout ( $p < .01$ ). Alleen bij data-set B is er voor spruithoogte sprake van een significante interactie Populatie x Zout ( $p < .05$ ). Uit figuur 9 blijkt dat deze interactie voornamelijk veroorzaakt wordt door een opmerkelijke piek bij 75 mM van de spruithoogte van Noordp.48. Opvallend is het redelijk grote aandeel verklaarde variantie van Populatie naast het grote aandeel van Zout (tabel 3 en 4).

Tabel 10 geeft de significante verschillen tussen de zoutconcentraties. Een tonemende zout reduceert duidelijk de spruithoogte. Tabel 11 geeft de significante verschillen tussen de populaties. Waarde 36 en Noordp.48 komen sterk overeen in spruit-architectuur en hebben een hoger opgroeiende spruit t.o.v. de rest. Beiden populaties verschillen alleen in de bladsteel/bladlengte-ratio.

#### 4.9 Variatie in biomassa en bladoppervlak van de populaties (figuur 12 en 13)

Variatie- en de Gini-coëfficiënt geven in grote lijn hetzelfde beeld van de variatie van bladoppervlak, spruit DG en wortel DG. Meestal is het variatiepatroon van een populatie t.o.v. de zoutconcentratie voor de 3 variabelen hetzelfde. Alleen de Gini-coëfficiënt van het bladoppervlak van Noordp.48 is afwijkend. De zoutconcentratie heeft grote invloed op de variatie bij alle populaties behalve bij Een 24. De aard van deze invloed verschilt per populatie. Opvallend is daarbij het contrast tussen Waarde 36 en Noord.48. De eerste is bij 0 en 75 mM variabelere, de tweede is bij 150 mM variabelere. De variatie van Een 24 en Kinnum 33 is over hele zouttraject van 0 tot 150 mM hoog t.o.v. de rest.

## 5 DISCUSSIE

Alvoorns in te gaan op de interpretatie dienen bij de experimenteel verkregen resultaten enige kanttekeningen te worden geplaatst:

- Er zijn verschillen aanwezig binnen de duplo's (zie 4.2), wat verkregen verschillen tussen diverse behandelingen kan beïnvloeden.
- Gezien de grote variatie binnen behandelingen was de steekproef (5 planten per bak, maximaal 10 en minimaal 3 per behandeling) te klein. Dit kan bij behandelingen met hoge zoutconcentraties, waarbij veel sterfte optrad, geleid hebben tot niet representatieve resultaten.
- Het wennen van de kiemplanten aan de hogere zoutconcentraties is mogelijk te snel gegaan. Bij een geleidelijker overgang naar een zoute voedingsoplossing kunnen meer planten de proef overleven.
- De lage luchtvochtigheid en hoge temperaturen in de kast hebben waarschijnlijk in combinatie met de zoute voedingsoplossingen geleid tot een slechtere groei bij de behandelingen met hogere zoutconcentraties.

Vanwege deze kanttekeningen is bij de interpretatie van de resultaten voorzichtigheid geboden.

### 5.1 Fysiologische respons op de zoutconcentratie

Uit het hoge percentage verklaarde variatie van de factor Zout blijkt dat deze een zeer grote invloed heeft op de groei. Uit de interactie Zout x Populatie blijkt dat er verschillen in fysiologische respons tussen de diverse populaties op de zoutconcentratie bestaan. Deze verschillen zijn zowel tussen cytotypen als tussen populaties binnen een cytotype aanwezig.

Zoutresistentie. Bij alle populaties neemt de overleving en groei bij toenemende zoutconcentratie af. C. x hollandica en C. anglica zijn dus facultatief halofieten (vgl. Greenway & Munns, 1980). De C. officinalis-populatie wordt al sterk in groei gereduceerd bij lage zoutgehalte. De binnenland populaties van C. officinalis in de Drentse beekdalen zijn dus zeer waarschijnlijk glycofyten (vgl. Greenway & Munns, 1980). De resistentie van de C. x hollandica-populatie is bij de lagere zoutconcentraties gelijk aan die van de C. anglica-populaties, bij hogere neemt de resistentie van Waarde 36 sterker af. C. hollandica groeit dus waarschijnlijk niet goed in halieene milieus. In overleving zijn er sterkere verschillen; Schier.48 is hierin het meest zoutresistent. De C. x hollandica-populatie lijkt dus ondanks de verschillen tussen populaties binnen de cytotypen een intermediaire resistentie t.o.v. de twee andere cytotypen te bezitten. De C. officinalis x danica zou als een zwak facultatieve halofiet kunnen worden beschouwd, omdat deze alleen bij lage zoutconcentraties nog redelijk groeit. Een kiemexperiment gaf in grote lijn hetzelfde beeld, volgorde van toenemende zoutresistentie is C. officinalis (Een) < C. hollandica < C. officinalis x danica (Kinum) < C. anglica (gegevens Joop Boer). Afwijkend is de Kinum-pop, die hier t.o.v. C. x hollandica zoutresistentier is. Het zout-traject waarin C. x hollandica nog redelijk standhoudt en groeit is groter dan die van de C. officinalis-pop. en kleiner dan die van de C. anglica-pop.. De mate van zoutresistentie gaat sterk samen met de mate van succulentie. Succulentie is dus een belangrijke aanpassing tegen zoutstress binnen deze Cochlearia-groep. Deze neemt ook toe bij hogere zoutconcentraties.

Groeirespons. Uit de toename van de spruit/wortel-ratio bij hogere zoutconcentratie blijkt dat de wortelgroei sterker geremd wordt. De C. x

hollandica-pop. en de C. anglica-pop. van Noordpolderzijl groeien beter dan C. officinalis- en andere C. anglica-pop.. Interacties tussen Zout en Populatie uiten zich als volgt: bij lage zoutconcentraties groeien Waarde 36 en Noordp.48 beter dan de rest, bij hogere groeit Een 24 slechter dan de rest en groeit Waarde 36 even goed en mogelijk slechter dan de C. anglica-populaties. Verschillen in groeirespons in een jong stadium van de levenscyclus zijn dus aanwezig tussen de cytotypen en bij C. anglica ook tussen de populaties. Er lijkt ook sprake te zijn van 'hybrid vigour'; de hybride C. x hollandica lijkt groter dan beide ouders. Door de verschillen tussen populaties van het C. anglica-cytotype is dit op grond van deze resultaten niet eenduidig vast te stellen. In de literatuur wordt melding gemaakt van andere gevallen van een forsere groei bij natuurlijke hybriden van polyploïde soorten. Bij een andere vorm in het Cochlearia-geslacht, C. bavarica lijkt ook sprake te zijn van hybrid vigour. Deze is waarschijnlijk ontstaan door hybridisatie van C. pyrenaica ( $2n=12$ ) en C. officinalis ( $2n=24$ ) gevolgd door chromosoomverdubbeling (Vogt, 1985). Binnen het polyploidie-complex van Holcus mollis is ook 'hybrid vigour' aangetroffen (Elkinton, 1984).

## 5.2 Spruit-architectuur

Uit het behoorlijk hoge aandeel verklaarde variantie van Populatie blijkt de architectuur van de spruit een sterk aan populatie gebonden eigenschap te zijn. Met name verschillen in bladsteellengte zorgen voor verschillen in spruithoogte. C. x hollandica lijkt een hoger opgaande spruit te hebben en kan hierdoor een groter competitievermogen in ruige, hoge vegetaties bezitten dan C. officinalis en bepaalde C. anglica-populaties. Binnen de het cytotype van C. anglica kunnen bepaalde populaties ook hoog opgroeien. De lage spruitgroei van de Schiermonnikoog-pop. zou een aanpassing aan begrazing kunnen zijn.

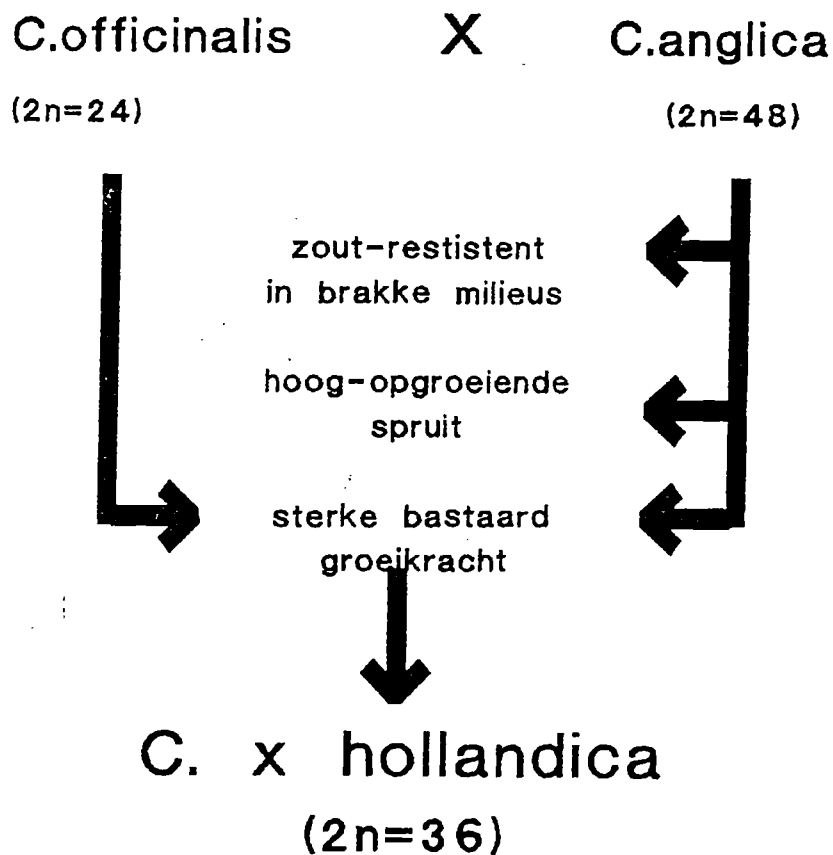
## 5.3 Variatie

De C. officinalis-pop. zijn sterk variabel. De C. x hollandica-pop. en de C. anglica-pop. kunnen ook een grote variatie bezitten, maar dat is afhankelijk van de zoutconcentratie. De eerst heeft een grote variabiliteit bij lage zoutgehalten, de tweede bij hoge. Bij de lagere zoutconcentraties zou meer selectie op de grootte van C. x hollandica kunnen optreden dan bij hogere zoutconcentraties. Bij de Noordpolderzijl-pop. zou de variatie zijn oorzaak kunnen hebben in verschillen in zoutresistentie, omdat hier de variatie bij de hoge zoutconcentraties groter is. De variatie van de Schiermonnikoog-pop. is laag. Gini-coëfficiënten (rond de 0.3) van de C. officinalis-, de C. x hollandica- en de Noordpolderzijl-pop. zijn in vergelijking met die van natuurlijke en experimenterale populaties globaal van dezelfde grootte orde (vgl. Biere, 1987; Ernst et al., 1987). Bij zulke populaties is echter vaak sprake van concurrentie en zijn de groeiperioden veel langer, wat de Gini-coëfficiënt meestal doet toenemen. De aan- of afwezigheid van concurrentie veroorzaakt grote verschillen in Gini-coëfficiënt bij Trifolium incarnatum en Lolium multiflorum (Weiner, 1987). Mogelijk is de variabiliteit van de Cochlearia-populaties veel groter bij concurrentie en een langere groeiperiode. De betekenis van deze variatie is niet duidelijk, evenals in hoeverre deze genetisch bepaald is. In sterk competitieve situaties zou een grote variatie een voordeel kunnen zijn, omdat grootte-hierarchie het competitievermogen van Silene-soort positief kan beïnvloeden (Biere, 1987). Op basis van deze resultaten zijn echter geen vergaande interpretaties ten aanzien van de verschillende cytotypen mogelijk.

Daarvoor zijn nieuwe experimenten noodzakelijk met langere groeiperiodes en met competitieve situaties.

#### 5.4 Ecologische implicaties van hybridisatie en polyploidie

Omdat er maar weinig verschillende populaties van de verschillende cytotypen zijn onderzocht -van *C. x hollandica* wegens gebrek aan zaad zelfs maar een populatie- is generalisatie op soort- c.q. cytotypenivo niet goed mogelijk. De onderstaande interpretatie wordt om deze reden als hypothese gepresenteerd. Hybridisatie van *C. officinalis* ( $2n=24$ ) en *C. anglica* ( $2n=48$ ) heeft een cytotypeniveau opgeleverd met andere ecologische eigenschappen. De ouders van de hybride verschillen duidelijk in ecologie; *C. officinalis* niet of nauwelijks zoutresistent en *C. anglica* is wel resistent tegen hoge zoutgehalten. *C. x hollandica* heeft een intermediaire zout-resistentie. Deze zoutresistentie is duidelijk afkomstig van *C. anglica*. *C. x hollandica* heeft hoge, opgaande spruitarchitectuur. Deze eigenschap is waarschijnlijk ook geërfd van *C. anglica*. Daarnaast zijn er indicaties van heterosis. Figuur 16 geeft een samenvatting.



Figuur 16 Een hypothetisch schema van de ecologische implicaties van de hybridisatie van *Cochlearia officinalis* L. ( $2n=24$ ) met *C. anglica* L. ( $2n=48$ ).

Alhoewel zoutconcentraties in het experiment niet in absolute zin vertaalbaar zijn in concentraties onder veldomstandigheden kan gesteld worden dat C. x hollandica goed kan groeien onder zoet en brakke omstandigheden. Dit is in overeenstemming met de verspreiding ten opzichte van isohaliënen in de Zeeuwse eustuaria (zie 2.3.2). Door het mogelijke heterosis-effect en de hoge spruit-architectuur zou de soort voldoende competitievermogen (door snel te groeien) bezitten om te concurreren in haar oorspronkelijke habitat, nl. hoge, dichte, nitrofiele vloedmerkvegetaties in brakke getijdengebieden (zie 2.3.2). Daarbij kan het starten van de groei in de winter ook nog een voordeel zijn; de soort is daardoor overblijvende concurrenten, waarvan de groei later begint, voor. De meeste soorten uit het Heems-verbond zijn namelijk geofyten en hemicryptofyten, die na C. x hollandica in de zomer en herfts gaan bloeien. De oorzaak van het ontbreken in zoete getijdenezones als de Biesbos kan een onvoldoende groot competitievermogen in ruigte-vegetaties onder zoete omstandigheden zijn. Omdat C. anglica een facultatieve halofyt is en dus onder brakke en zoete omstandigheden een betere groeirespons heeft, rijst de vraag waarom deze soort vnl. beperkt is tot zoute kwelders. Het verschuiven van het vegetatiekundige optimum van deze soort in kweldervegetaties in samenhang met successie wijst op een nauwe niche (zie 2.3.3). De soort schijpt als het ware tussen enerzijds het ontwijken van te hoge zoutconcentraties en mogelijk ook te veel inundatie en anderzijds te sterke concurrentie van andere (overblijvende) soorten. De verschillende posities van soorten op kwelders en kweldervegetatietypen zijn niet alleen het resultaat van verschillen tussen de soorten in zoutresistentie, maar ook van verschillen in competitievermogen (Scholten et al., 1987). Bij verzoeting kan de C. anglica zich alleen handhaven in vegetaties met een open structuur. Dit heeft waarschijnlijk te maken met de korte levenscyclus van deze soort; alleen in een open vegetatie zijn goede mogelijkheden voor kieming. Voor andere meestal eenjarige, facultatief halofieten op kwelders speelt de aanwezigheid van een open vegetatiestructuur ook een belangrijke rol (Bakker, 1989). Bij successie naar een meer gesloten type verdwijnt C. anglica (zie 2.3.3). In deze zienswijze heeft C. anglica alleen voldoende competitievermogen om zich regelmatig te hervestigen en voort te planten in het Puccinellion maritimae. Vestiging in vloedmerkvegetaties van brakke getijde gebieden is vanwege te sterke concurrentie niet mogelijk. C. officinalis, ongeacht welk ecotype, heeft voor zulke habitats ook te weinig competitief vermogen door een kleinere groei en laag blijvende spruit.

De resultaten en de literatuur geven geen aanwijzingen gevonden dat in het soortcomplex van C. officinalis cytotypen met een hogere polyploidie-grad een breder ecologisch traject zouden hebben dan het diploïde cytotype (zie voorbeelden uit de literatuur in 1.1). De resultaten en interpretatie zijn voor een deel in overeenstemming met de zienswijze van Stebbins (1987); namelijk dat succesvolle polyploïden het gevolg zijn van toegenomen heterozygotie die samenhangt met interraciaale of interspecifieke hybridisatie. In zijn zienswijze is de rol van polyploidie beperkt tot het herstellen van fertiliteit van hybriden en zijn daarom alleen allopolyploïden succesvol. Bij hybriden van C. officinalis en C. anglica zou verdubbeling van het chromosomenaantal niet noodzakelijk kunnen zijn om steriliteit op te heffen. De ouders zijn al polyploïd, waardoor de hybride al automatisch chromosomparen heeft, zodat zonder verdubbeling van het chromosomenaantal al succesvolle meiosen mogelijk zijn. Op basis van een chemosystematische studie van Cochlearia-cytotypen komen Heubl & Vogt (1985) tot de hypothese dat hybridisatie een rol speelt bij het ontstaan van nieuwe

cytotypen met hogere polyploidie-grad. Omdat binnen hetzelfde cytotype, met name C. officinalis ( $2n=24$ ), diverse ecotypen zijn ontstaan (zie 2.3.1) zijn de ecologische consequenties van het ontstaan van autoployploïden waarschijnlijk relatief gezien van ondergeschikte betekenis. Hybridisatie tussen eco- en/of cytotypen en natuurlijke selectie binnen populaties zijn waarschijnlijk de drijvende krachten in de relatief snelle en omvangrijke soortsvorming in het C. officinalis-complex. Dit gaat gepaard met ecologische en geografische differentiatie. Autopolyploidie zou om deze reden van weinig ecologisch betekenis kunnen zijn in het Cochlearia-geslacht. In feite treft men binnen een cytotype evenveel ecologische variatie aan als tussen de verschillende cytotypen.

Wat de oorzaak van het ontstaan van de hoge polyploidie-grad van C. anglica is onduidelijk. Hiervan is ook niet bekend of deze een autoploïd van een  $2n=24$ -cytotype is of een alloplloïd van twee genetisch en ecologisch verschillende  $2n=24$ -cytotypen. Uit het bestaan van zoutresistente ecotypen binnen het  $2n=24$ -cytotypen blijkt dat een hoge polyploidie-grad niet noodzakelijk te zijn voor zoutresistentie.

### 5.5 Ontstaan, opkomst en achteruitgang van C. x hollandica

Het verspreidingspatroon van C. x hollandica correleert met de brakke getijdengebieden die rond 1600 in Nederland ontstonden (zie 2.3.2). Alleen in Nederland ontstonden op grote schaal getijdengebieden met een brede mesohaliene zone. In het Zeeuwse estuaria-gebied is deze zone als gevolg van de vele inpolderingen in longitudinale richting sterk vergroot, waardoor de soort zich mogelijk hier in dezelfde richting heeft uitgebreid (Beeftink, 1975). De vraag rijst; hoe is de hybride ontstaan? Alhoewel deze vraag niet met zekerheid kan worden beantwoord, wordt wel getracht een hypothese over het ontstaan van de hybride te formuleren.

De soort komt alleen in Nederland en het aansluitende Belgische Schelde-estuarium op grote schaal voor. In andere landen, Groot-Brittannië en Zuid-Zweden, is de soort alleen incidenteel waargenomen. In vegetatie-opnamenmateriaal uit het Elbe-estuarium ontbreekt de soort, terwijl hier wel het Calystegio-Archangelicetum litoralis, een vloedmerkvegetatie, wordt onderscheiden (Wolf, 1988). Gesteld kan worden dat C. x hollandica een typisch Nederlandse verschijning is. De hybride zal waarschijnlijk in Nederland na de laatste ijstijd zijn ontstaan. Als ze voor de ijstijd was ontstaan dan zou dit cytotype een groter verspreidingsgebied hebben gehad. C. anglica was waarschijnlijk in het begin van het Holoceen en mogelijk ook al in het laat Pleistoceen aanwezig in de toenmalige Hollandse kustgebieden. C. officinalis is na het laatste glaciaal vanuit het zuiden naar het noorden opgerukt (Gill et al., 1978; Nordal et al., 1986). Daarbij is het de vraag welke ecotypen Nederland koloniseerde. In aanmerking komen een kustvorm en een binnenland vorm (in Scandinavië aangeduid met var. integrifolia), die momenteel nog veel in Groot-Brittannië, Zweden en Noorwegen voorkomt. Het is niet uitgesloten dat beide vormen aanwezig waren in het begin van het Holoceen en mogelijk ook momenteel nog aanwezig zijn.

Gedurende het Holoceen waren er omvangrijke estuaria aanwezig. Door de vele transgressie-fases van de zee veranderden plaats en grootte van deze estuaria vaak ingrijpend. Tussen de transgressies stabiliseerde de situatie zich en breidden de laagveengebieden zich weer uit. In het Holoceen wisselden in feite getijdenlandschappen en veenlandschappen elkaar af (Zonneveld, 1977). Diverse getijdenafzettingen uit verschillende perioden zijn onder brakke omstandigheden

afgezet. Wiggers en Pons (1960) beschrijven zelfs een afzetting, de Rekener-Gorsafzetting, uit de late Middeleeuwen, waarvan het gereconstrueerde milieu sterk lijkt op het milieu van de recente vloedmerkvegetaties. Er waren in het Holoceen dus estuaria met een brakke getijdenzones. C. x hollandica kon dus gedurende deze periode gezien haar ecologie op grote schaal voor te komen. Hybriden van C. officinalis en C. anglica hadden hier dus ook goede kansen om zich te vestigen en uit te breiden. Aanleiding tot hybridisatie zou het ontmoeten van beide soorten kunnen zijn door veranderingen in verspreidingspatronen. Dit kan op twee manieren plaats hebben gevonden:

- na de laatste ijstijd breidde C. officinalis zich naar het noorden uit en ontmoette in Nederland C. anglica;
- de twee soorten, die reeds in verschillende habitats in Nederland aanwezig waren, ontmoetten elkaar door de grootschalige milieuveranderingen als gevolg van de een van de vele transgressies.

Hierbij wordt in het midden gelaten welk ecotype van C. officinalis in het geding is. Beiden mogelijkheden zijn conform de 'secondary contact hypotheses' van Stebbins (1.1).

Hiermee lijkt het aannemelijk dat het ontstaan van het  $2n=36$ -cytotype samenhangt met veranderingen in het milieu. Voor wat betreft de milieufactoor zout lijkt er sprake te zijn van een nieuwe, intermediaire habitat van de hybride. Hiermee krijgt Andersons hypothese (1948) 'hybridization of the habitat' een concrete invulling. In dit geval is het ontstaan van een nieuwe habitat niet het gevolg van antropogene activiteiten maar van natuurlijke processen.

Tegenwoordig is het voorkomen van C. x hollandica niet meer gebonden aan de oorspronkelijke vloedmerkvegetaties in brakke getijdengebieden. Door inpolderingen, die al plaatsvonden vanaf de late middeleeuwen, en later ook afdammingen van het IJsselmeer en vrij recent een groot deel van de Zeeuwse estuaria is het overgrote deel van de oorspronkelijke habitat verdwenen. De soort kan zich blijkbaar lang handhaven in verzoete habitats. Aan het IJsselmeer is de soort wat betreft uurhokken achteruit gegaan (Mennema, 1985) en is waarschijnlijk in heel Nederland kwantitatief sterk afgenomen. Alleen in de Westerschelde kan de soort nog voorkomen in haar oorspronkelijke milieutype. Te verwachten is dat de soort op de lange termijn een geografisch zeldzame verschijning zal gaan worden.

## 6 SUGGESTISCH VOOR VERDER ONDERZOEK

Groeiproeven: Vraagstellingen 1 en 2 (zie 1) zouden beter getoetst kunnen worden. Daarbij is het belangrijk variatie tussen cytotypen en variatie tussen populaties van hetzelfde cytotype in een experimenteel ontwerp van elkaar te scheiden. Daarvoor is het wel nodig voldoende populaties per cyto- en ecotype te gebruiken. Daarnaast is het raadzaam te werken met langere of verschillende groeiperioden, grotere steekproeven en kiemplanten langzamer te laten wennen aan een zoutoplossing. Tevens is het raadzaam om met gelijke aantallen populaties per cytotype te werken, zodat variantie-analyses met een geneste variabele kunnen worden uitgevoerd. Voor de keuze van populaties dient men rekening te houden met regionaal gebonden verschillen (zie 2).

Andere milieufactoren zouden ook van ecologisch belang kunnen zijn. C. anglica en C. x hollandica zouden beter, maar ook in beperkte mate, tegen inundatie



(anearobie) kunnen dan C. officinalis. De cytotypen kunnen ook een verschillende respons op stikstof, kalium en fosfaat hebben; gezien de oorspronkelijke standplaats van C. x hollandica is een sterkere respons op nutriënten te verwachten.

Kruisingsexperiment: Er kan onderzocht worden wat een kunstmatige hybridisatie aan morfologische en fysio-ecologisch eigenschappen opleverd. Dit kan zowel voor de hybride van C. officinalis x anglica als voor de hybride van C. officinalis x danica.

Chemosystematisch onderzoek kan de veronderstelde herkomst van het  $2n=33$ - en  $2n=36$ -cytotypen toetsen.

Concurrentie-experimenten in de kast en zaaiproeven in diverse habitats kunnen eerder genoemde ideeën ten aanzien van competitievermogen van de diverse cytotypen toetsen.

Nieuwe onderzoeksvragen:

- Interessant is de vraag waarom het  $2n=24$ -cytotype zeldzaam is? Dit kan te maken hebben met eerder besproken milieuveranderingen rond 1600. Wat ook kan, is dat de soort later zeldzamer is geworden? Oorzaak van dit laatste kan ontkalking van de habitat zijn. Beschrijvingen in de literatuur wijzen op kalkrijke, basische standplaatsen voor het binnenland type. In Nederland zouden de populaties in het binnenland afhankelijk kunnen zijn van kalkrijk grondwater (zie 2.3.1). Door experimenteel onderzoek en meer kennis over de huidige habitat kan vastgesteld worden in hoeverre de soort gevoelig is voor ontkalking en verzuring.
- Op populatie-nivo is de (waarschijnlijk) grote mate van variabiliteit interessant. In hoeverre handhaaft deze variatie zich in populaties? Treedt er in het veld selectie op grootte op en hangt fitness samen met de grootte? Deze laatste vraag kan worden toegespits op verschillende fase in de levenscyclus: produceren grotere planten meer zaad, grotere, kiemkrachtiger zaad, handhaven grotere planten zich langer (meerdere jaren) in een vegetatie, waardoor ze meer kans hebben op bloei en zaadzetting. Voor dat zulke vragen getoetst gaan worden is het van belang te weten wat voor een soort voortplantingssysteem de cytotypen hebben (kruis- of zelfbestuiving of apomixis).
- Verder kan gekeken worden of grotere variatie in een populatie leidt tot een groter competitief vermogen op populatie-nivo. Dit dient in samenhang met onderzoek aan erfpatronen van grootte in populaties te worden bekeken.

## 7 LITERATUUR

- Anderson, E. (1948). Hybridization of the habitat. *Evolution* 2:1-9.
- Bakker, J.P. (1989). Nature management by grazing and cutting. On the ecological significance of grazing and cutting regimes applied to restore former species-rich grassland communities in the Netherlands. Proefschrift R.U. Groningen, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London.
- Beeftink, B.G. (1975). The ecological significance of embankment and drainage with respect to the vegetation of the south-west Netherlands. *Journal of Ecology* 63:423-458.
- Beefting, B.G. (1977). The coastal salt marshes of western and northern Europe: an ecological and phytosociological approach. In Chapman V.J. (ed.) *Ecosystems of the world 1: Wet coastal ecosystems*. Elsevier's scientific publishing company, Amsterdam/Oxford/New York: 109-155.
- Biere, A. (1987). Ecological significance of size variation within populations. In: J. van Andel et al. (eds), *Disturbance in Grasslands*, Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Bigot, J., J. Le Saos & P. Binet (1983). Effects du NaCl sur la composition cationique de quelques fractions subcellulaires des racines de Haricot et de Cochlearia anglica. *Physiol. Vég.* 21 (1):3-31.
- Briggs & Walters (1984). *Plant variation and evolution*. 2<sup>e</sup> editie.
- Clapman, A.R., T.G. Tutin & E.F. Warburg (1962). *Flora of the British Isles* (2nd ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Crane M.B. & A.E. Gairdner (1923). Species-crosses in Cochlearia, with a preliminary account of their cytology. *Journal of genetics* Vol XIII, nr2.:187-200.
- De Wet, J.M.J. (1980). Origins of polyploids. In W.H. Lewis (ed.) *Polyploidy: Biological relevans*: 3-15. Plenum, New York/London.
- Ehrendorf, (1959)
- Everts, F.H. en N.P.J. de Vries (1986). *Landschapsoecologisch onderzoek Roden-Norg*. Bureau Van der Wal en Langbroek, Leeuwarden.
- Elkinton, T.T. (1984). Cytogenetic variation in the British Flora: origins and significance. *New Phytol.* 98:101-118.
- Gadella, Th.W.J. (1983). Enkele floristische en cytotoxonomische waarnemingen op Schiermonnikoog. *Gorteria* 10:227-229.
- Gill, J.J.B. (1965). Diploids in the genus Cochlearia. *Watsonia* 6:188-189.
- Gill, J.J.B. (1971a). Cytogenetic studies in Cochlearia L. *Ann. Bot.* 35:947-956.
- Gill, J.J.B. (1971b). The cytology and transmission of accessory chromosomes in Cochlearia pyrinaica DC. *Caryologia* 24:173-181.
- Gill, J.J.B. (1976). Cytogenetic studies in Cochlearia L. (Cruciferae): The chromal constitution of C. danica. *Genetica* 46:115-127.
- Gill, J.J.B. (1973). Cytogenetic studies in Cochlearia L. (Cruciferae), The origins of C. officinalis L. and C. micacea Marshall. *Genetica* 44: 217-234.
- Gill, J.J.B., H.A. McAllister & G.M. Fearn (1978). Cytotaxonomic studies on the Cochlearia officinalis L. group from inland stations in Britain. *Watsonia* 12:15-21.
- Gottschalk, W. (1976). Die bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen. Fischer, Stuttgart.
- Grant, V. (1971). *Plant specification* 1rst Ed. N. York, Columbia Univ. Press.
- Greenway, H. & R. Munns (1980). Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:149-190.

- Heimans, J. (1971). Cochlearia pyrenaica. *Gorteria* 5: 153-158.
- Henrard, J.Th. (1915). C. Hollandica nova hybrida, (Cochlearia anglica x Cochlearia officinalis). *Feddes Repertorium* 14:221.
- Heubl, G.R. & R. Vogt (1985). Chemosystematischen Studien in der Gattung Cochlearia L. (Cruciferae). *Bot. Jahrbuch Syst.* 107:177-194).
- Holkema, F. (1870). *Plantengroei Noordzee-eilanden*. 32-34.
- Jackson, R.C. (1976). Evolution and Systematic significance of polyploidy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7:209-234.
- Jelgersma S. (1970). Holocene sea level changes in the Netherlands. *Meded. Geol. Stichting, serie C-VI,7*.
- Le Saos, J. (1974). Etude de l'absorption du calcium chez un halophyte Cochlearia anglica L. (Action du NaCl). *Physiol. Vég.* 12 (4):653-664.
- Levin, D.A. (1983). Polyploidy and novelty in flowering plants. *American naturalist* 122(1):1-25.
- Lewis, H. (1967). The taxonomic significance of autopolyploidy. *Taxon* 16:267-271.
- Lewis W.H. (1980). Polyploidy in species populations In H.W. Lewis (ed.). *Polyploidy: Biological relevance*: 103-144. Plenum Press.
- Maarel, E. van der (1962a). Aantekeningen over Cochlearia officinalis L. s.l., 2; *Herbariumonderzoek van Cochlearia officinalis L. en C. anglica L.*. *Gorteria* 1:75-79.
- Maarel, E. van der (1962b). Aantekeningen over Cochlearia officinalis L. s.l., 2; populatieonderzoek aan Cochlearia L. en C. anglica L.. *Gorteria* 1:86-90.
- Macdonald, K.B. (1977). Plant and animal communities of pacific North American salt marshes. In Chapman V.J. (ed.) *Ecosystems of the world 1: Wet coastal ecosystems*. Elseviers scientific publishing company, Amsterdam/Oxford/New York: 167-191.
- Mennema, (1985). *Atlas van de Nederlandse Flora*
- Roozen A.J.M. & V. Westhoff (1985). A study on long-term salt-marsh succession using permanent plots. In Beeftink J., J. Rozema & A.H.L Huiskes (ed.) *Ecology of coastal vegetation*. Dr W. Junk publishers, Dordrecht/Boston/Lanchaster.
- Nordal, I., A.B. Eriksen, M.M. Laene & Y. Solberg (1986)\*. Biogeographic and biosystematic studies of the genus Cochlearia in Norderen Scandinavia. *Acta Univ. Ups., Symb. Bot. Ups.* 27(2)83-93.
- Pons, L.J., A.J. Wiggers (1960). De Holocene wordingsgeschiedenis van Noordholland en het Zuiderzeegebied. *Tijdschrift Koninklijk Nederlands Aardrijkskundig Genootschap* 77(1):3-57.
- Rothera, S.L. & A.J. Davy (1986). Polyploidy and habitat differentiation in Deschampsia cespitosa. *New Phytol.* 102:449-467.
- Saunte, L.H. (1955). Cyto-genetical studies in the Cochlearia officinalis complex. *Heridas* 41:499-515.
- Scholten, M., P.A. Blauw, M. Stroetenga & J. Rozema (1987). The impact of competitive interactions on the growth and distribution of plant species in salt marshes. In Huiskes, A.H.L., C.W.P.M. Blom & J. Rozema (eds.) *Vegetation between land and sea*. Dr. Junk Publishers, Dordrecht/Boston/Lancaster.
- Stace, C.A. (1975). *Hybridization and the flora of the British Isles*. Academic Press/London, New York, San Francisco.
- Stebbins, G.L. (1947). The evolutionary significance of natural and artificial polyploids in the family Gramineae. *Proc. 8th Int. Congr. Genetics (Heridas, Suppl. Vol.)*: 461-485.
- Stebbins, G.L. (1971). Chromosomal evolution in higher plants. In Arnold (ed.) *The morphological, physiological and cytogenetic significance of polyploidy*.

- London: 124-154.
- Stebbins, G.L. (1985). Polyploidy, hybridization and invasion of new habitats. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72:824-832.
  - Stiboka (1981). *Bodemkundige landschappen van Nederland*. Centrum voor landbouwpublikaties en landsbouwwdocumentatie; Pudoc, Wageningen.
  - Uilkens, T.F. (1855). *Groot ?????..... handboek*. De Jong; Arnhem.
  - Unbanska, K.M. (1987). Disturbance, hybridization and hybrid speciation. In: J. van Andel et al. (eds), *Disturbance in Grasslands*, Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
  - Velve, O. (1983). The salt marsh vegetation at Vinjekilen, Bamble, SE Norway, with special reference to the *Puccenelion maritimae*. In Beefting, W.G., J. Rozema & A.H.L. Huiskes (ed.) *Ecology of coastal vegetation*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht/Boston/Lancaster.
  - Vogt, R. (1985). Die *Cochlearia pyrenaica*-gruppe in Zentraleuropa. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 56:5-52.
  - Vogt, R. & W. Lippert (1988). Zur Verbreitung der Gattung *Cochlearia* L. in Bayern. *Bot. Ges.* 59:133-135.
  - Vogt R. (1989). Die Gattung *Cochlearia* L. (Cruciferae) auf der Iberischen Halbinsel. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 23:393-421.
  - Weiner, J. & O.T. Solbrig (1984). The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia* 61:334-336.
  - Westhoff, V. & A.J. Den Held (1969). *Plantengemeenschappen in Nederland*. Thieme-Zutphen.
  - Westhoff, V. (1987). Salt marsh communities of three West Frisian Islands, with some notes on their long-term succession during half a century. In Huiskes, A.H.L., C.W.P.M. Blom & J. Rozema (eds.) *Vegetation between land and sea*. Dr. Junk Publishers, Dordrecht/Boston/Lancaster.
  - Wolf, A. (1988). Röhrichte und Rieder des holsteinischen Elbufers unterhalb Hamburgs. *Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein* 58:55-68.
  - Zonneveld, J.I.S. (1977). *Tussen bergen en zee, de wordingsgeschiedenis van de lage landen*. 4<sup>e</sup> druk, Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.

Tabel 2 Correlatie-matrix van gemeten en berekende variabelen. Correlatie-coëfficiënten zijn berekend op basis van 135 planten en worden weergegeven met hun significantie-nivo (\* -  $p < .01$ ; \*\* -  $p < .001$ ).

	aantal bladen	blad- oppervlak	spruit DS	wortel DS	spruit VG	wortel VG	spruit hoogte	bladsteel lengte	bladsteel/ blad l	wortel/ wortel lengte	bl opp./ spruit DS	bl opp./ spruit VG
aantal bladen	1.00											
bladoppervlak	.73**	1.00										
spruit DS	.70**	.94**	1.00									
wortel DS	.72**	.92**	.92**	1.00								
spruit VG	.69**	.91**	.96**	.90**	1.00							
wortel VG	.70**	.94**	.93**	.98**	.91**	1.00						
spruit hoogte	.47**	.60**	.60**	.60**	.60**	.58**	1.00					
bladsteel lengte	.62**	.82**	.83**	.79**	.81**	.78**	.70**	1.00				
bladsteel/blad l	.46**	.45**	.45**	.43**	.43**	.43**	.46**	.75**	1.00			
wortel lengte	.22*	.20*	.26*	.32**	.30**	.30**	.20	.18	.13	1.00		
bl. opp./spruit DS	.40**	.44**	.19	.32**	.23*	.33**	.22*	.27**	.21*	.07	1.00	
bl. opp./spruit VG	.28**	.35**	.15	.25*	.02	.27**	.13	.20	.19	-.14	.67**	1.00
spruit/wortel DS	.30**	-.27**	-.19	-.45**	-.23*	-.39**	-.24*	-.26*	-.20	-.40**	-.46**	-.20

Tabel 3 Variantie analyses van het effect van populatie, zout-concentratie en bak (t.b.v. dulpo's) op diverse gemeten en berekende parameters. Bij elk effect staat tussen haakjes het aantal vrijheidsgraden. F-waarden worden gegeven met hun nivo van significantie (\* -  $p < .10$ ; \* -  $p < .05$ ; \*\* -  $p < .01$ ; \*\*\* -  $p < .001$ ; ns - niet significant) en het percentage verklaarde variantie (%V) is berekend voor elk effect. Alle variabelen behalve bladoppervlak/spruit DG en bladoppervlak/spruit VG zijn log-getransformeerd. DG - drooggewicht, VG - versgewicht.

Effect	Populatie (4)		Zout (2)		Bak (1)		Po <sup>2</sup> Zo (8)		Po <sup>2</sup> Ba (4)		Zo <sup>2</sup> Ba (2)		Po <sup>2</sup> Zo <sup>2</sup> Ba (8)		fout
	F	%V	F	%V	F	%V	F	%V	F	%V	F	%V	F	%V	
bladoppervlak	9.28 ***	12.11	58.98 ***	76.99	0.04 NS	0.05	2.85 **	3.72	1.38 NS	1.80	1.02 NS	1.33	3.06 **	3.99	0.04
spruit DG	14.90 ***	25.87	35.14 ***	61.02	0.14 NS	0.24	2.55 *	4.43	0.69 NS	1.20	0.96 NS	1.67	3.21 **	5.57	0.03
wortel DG	10.49 ***	15.69	48.71 ***	72.85	0.00 NS	0.00	2.57 *	3.84	1.08 NS	1.62	1.50 NS	2.24	2.51 *	3.75	0.04
spruit/wortel DG ratio	geen homogeniteit van variantie														
bladopp./spruit DG	3.40 ***	7.84	28.84 ***	66.54	0.13 NS	0.30	3.70 **	8.54	4.72 **	10.89	0.45 NS	1.04	2.10 *	4.85	0.01
bladopp./spruit VG	22.37 ***	22.94	67.93 ***	69.66	1.59 NS	1.63	1.37 NS	1.40	3.42 *	3.51	0.40 NS	0.41	0.44 NS	0.45	0.00
spruithoogte	18.37 ***	34.27	29.82 ***	55.62	0.80 NS	1.49	1.80 NS	3.36	1.01 NS	1.88	0.74 NS	1.38	1.07 NS	2.00	0.03
bladsteellengte	22.35 ***	26.75	52.56 ***	62.92	4.53 *	5.42	1.31 NS	1.57	0.76 NS	0.91	0.49 NS	0.59	1.54 NS	1.84	0.02
bladsteel/blad ratio	10.62 ***	25.54	18.61 ***	44.76	6.86 *	16.50	0.84 NS	2.02	0.84 NS	2.02	1.31 NS	3.15	2.50 *	6.01	0.01
relatief bladoppervlak	3.32 *	4.70	58.98 ***	83.48	0.04 NS	0.06	2.85 **	4.03	1.38 NS	1.95	1.02 NS	1.44	3.06 **	4.33	0.04
relatief spruit DG	2.53 *	5.59	35.14 ***	77.71	0.14 NS	0.31	2.55 *	5.64	0.69 NS	1.53	0.96 NS	2.12	3.21 **	7.10	0.03
relatief wortel DG	3.47 *	5.80	48.71 ***	81.40	0.00 NS	0.00	2.57 *	4.29	1.08 NS	1.80	1.50 NS	2.51	2.51 *	4.19	0.04

Tabel 4 Variantie analyses van het effect van populatie en zout-concentratie op diverse gemeten en berekende parameters. Bij elk effect staat tussen haakjes het aantal vrijheidsgraden. F-waarden worden gegeven met hun nivo van significantie ( (\* ) -  $p < .10$ ; \* -  $p < .05$ ; \*\* -  $p < .01$ ; \*\*\* -  $p < .001$ ; ns - niet significant) en het percentage verklaarde variantie (%V) is berekend voor elk effect. Alle variabelen behalve bladoppervlak/spruit DG en bladoppervlak/spruit VG zijn log-getransformeerd. DG - drooggewicht, VG - versgewicht.

*Alle populaties bij 0, 75 en 150 mM NaCl (data-set A).*

Effect (VG)	Populatie (4)		Zout (2)		Po*Zo (8)		fout
	F	%V	F	%V	F	%V	
spruielhoogte	19.53 ***	37.1	31.12 ***	59.1	1.97 (*)	3.7	0.04

*Populaties Waarde, Schiermonnikoog en Noordpolderzijl (data-set B) bij 0, 75, 150 en 300 mM NaCl.*

Effect (VG)	Populatie (2)		Zout (3)		Po*Zo (6)		fout
	F	%V	F	%V	F	%V	
bladoppervlak	1.91 ns	3.6	47.55 ***	90.7	2.95 *	5.6	0.03
spruit DG	5.31 **	15.1	26.81 ***	76.4	2.98 *	8.5	0.03
wortel DG	5.65 **	12.6	36.82 ***	82.1	2.39 *	5.3	0.04
spruit/wortel DG ratio	12.42 ***	48.7	11.34 ***	44.5	1.72 ns	6.8	0.01
bladopp./spruit DG	2.33 ns	9.0	19.85 ***	76.3	3.82 **	14.7	0.00
bladopp./spruit VG	1.88 ns	3.6	49.56 ***	94.5	1.00 ns	1.9	0.00
spruielhoogte	14.57 ***	42.8	17.25 ***	50.6	2.26 *	6.6	0.04
bladsteellengte	7.81 **	20.5	29.09 ***	76.3	1.23 ns	3.2	0.02
bladsteel/blad ratio	7.52 **	41.8	9.38 ***	52.1	1.09 ns	6.1	0.01
relatief bladoppervlak	5.30 **	10.2	43.89 ***	84.2	2.94 *	5.6	0.03
relatief spruit DG	3.57 *	11.5	24.43 ***	78.8	3.00 *	9.7	0.03
relatief wortel DG	2.99 (*)	7.8	32.85 ***	85.3	2.69 *	7	0.04

Tabel 5 Variantie-analyse van het effect van populatie en zoutconcentratie op de parameters relatief bladoppervlak, relatief spruit DG en relatief wortel DG. De factor zoutconcentratie is verdeeld in twee polynomiale termen. De eerste term is het lineair polynomaal effect op de relatie tussen de mate van respons en de zoutconcentratie. De tweede term is de rest van de hogere graads polynomaal effecten.

*Alle populaties bij 0, 75 en 150 mM NaCl (data-set A)*

Effect (VG)	Populatie (4)		Zout-1 (1)		Zout-2 (1)		Populatie*Zout-1		Populatie*Zout-2 (4)	
	F	%V	F	%V	F	%V	F	%V	F	%V
relatief bladoppervlak	2.42 (*)	2.1	105.07 ***	93.2	0.31 ns	0.3	2.46 *	2.2	2.51 *	2.2
relatief spruit DG	1.96 ns	2.9	61.94 ***	90.7	0.48 ns	0.7	1.78 ns	2.6	2.12 (*)	3.1
relatief wortel DG	3.02 *	3.0	90.90 ***	91.7	0.56 ns	0.6	3.55 **	3.6	1.09 ns	1.1

*Populaties Waarde 36, Noordp.48 en Schier.48  
bij 0, 75, 150 en 300 mM NaCl (data-set B)*

Effect (VG)	Populatie (4)		Zout-1 (1)		Zout-2 (1)		Populatie*Zout-1		Populatie*Zout-2 (4)	
	F	%V	F	%V	F	%V	F	%V	F	%V
relatief bladoppervlak	5.30 **	4.4	106.19 ***	88.0	1.77 ns	1.5	4.95 **	4.1	2.50 *	2.1
relatief spruit DG	3.57 *	5.1	57.25 ***	81.5	1.31 ns	1.9	5.69 **	8.1	2.45 (*)	3.5
relatief wortel DG	2.99 (*)	3.1	85.23 ***	88.2	0.36 ns	0.4	5.63 **	5.8	2.39 (*)	2.5



Tabel 6 Significante verschillen (Student-Newman-Keuls-toets,  $p < .05$ ) tussen zout-concentraties voor gemiddelden van de variabelen bladoppervlak (B), spruit DG (S) en wortel DG (W). De variabelen zijn log-getransformeerd. Bij significante verschillen zijn de gemiddelden van de zout-concentraties in de kolom groter dan die in de rij. Gemiddelden met standard-fout van de zout-concentraties worden onderaan gegeven.

Alle populaties bij 0, 75 en 150 mM NaCl

Zout	0	75	150
0		B, S, W	B, S, W
75			B, S, W
150			

Populaties Waarde, Noordp. en Schier  
bij 0, 75, 150 en 300 mM NaCl

Zout	0	75	150	300
0		B, S, W	B, S, W	B, S, W
75			B, S, W	B, S, W
150				B
300				

Gemiddelde per populatie bij 0, 75 en 150 mM NaCl

zout	n	B $\pm$ s.e. (cm <sup>2</sup> )	S $\pm$ s.e. (mg)	W $\pm$ s.e. (mg)
0	50	11.95 $\pm$ 0.82	92.5 $\pm$ 6.1	31.3 $\pm$ 1.8
75	39	7.63 $\pm$ 0.64	71.8 $\pm$ 6.1	21.6 $\pm$ 2.0
150	32	4.51 $\pm$ 0.41	45.2 $\pm$ 3.9	12.5 $\pm$ 3.2

Gemiddelde per populatie bij 0, 75, 150 300 mM NaCl

zout	n	B $\pm$ s.e. (cm <sup>2</sup> )	S $\pm$ s.e. (mg)	W $\pm$ s.e. (mg)
0	30	13.34 $\pm$ 1.07	106.6 $\pm$ 8.2	34.3 $\pm$ 2.4
75	25	7.99 $\pm$ 1.94	78.2 $\pm$ 8.3	23.5 $\pm$ 2.5
150	22	5.29 $\pm$ 0.43	53.3 $\pm$ 4.2	15.4 $\pm$ 4.7
300	13	2.89 $\pm$ 0.34	37.1 $\pm$ 3.8	9.3 $\pm$ 0.3

**Tabel 7** Significante verschillen (Student-Newman-Keuls-toets,  $p < .05$ ) tussen de gemiddelden van de populaties voor enkele variabelen bladoppervlak (B), spruit DG (S) en wortel DG (W). De variabelen zijn log-getransformeerd. Bij significante verschillen zijn de gemiddelden van de populaties in de kolom groter dan die in de rij. Gemiddelden met standard-fout van de populaties worden onderaan gegeven.

Alle populaties bij 0, 75 en 150 mM NaCl

Populaties Waarde, Noordp. en Schier  
bij 0, 75, 150 en 300 mM NaCl

Populatie	Een	Kinum	Waarde	Noordp.	Schier
Een (24)					
Kinum (33)					
Waarde (36)	B,S	S			S
Noordp. (48)	B,S	S			S
Schier (48)					

Populatie	Waarde	Noordp.	Schier
Waarde (36)			
Noordp. (48)			
Schier (48)			

Gemiddelde per populatie bij 0, 75 en 150 mM NaCl

populatie	n	B $\pm$ s.e. (cm <sup>2</sup> )	S $\pm$ s.e. (mg)	W $\pm$ s.e. (mg)
Een (24)	20	6.88 $\pm$ 1.30	50.1 $\pm$ 7.5	17.4 $\pm$ 2.7
Kinum (33)	24	7.73 $\pm$ .82	64.4 $\pm$ 6.3	21.1 $\pm$ 2.6
Waarde (36)	27	10.68 $\pm$ 1.39	95.0 $\pm$ 10.5	25.9 $\pm$ 3.0
Noordp. (48)	24	10.38 $\pm$ 1.02	92.0 $\pm$ 7.5	30.1 $\pm$ 2.8
Schier (48)	26	6.87 $\pm$ .65	59.6 $\pm$ 5.3	20.4 $\pm$ 1.9

Gemiddelde per populatie bij 0, 75, 150 300 mM NaCl

populatie	n	S $\pm$ s.e. (mg)	W $\pm$ s.e. (mg)
Waarde (36)	30	87.6 $\pm$ 10.3	24.0 $\pm$ 3.0
Noordp. (48)	27	87.0 $\pm$ 7.2	28.4 $\pm$ 2.7
Schier (48)	33	55.5 $\pm$ 4.5	18.2 $\pm$ 1.7

**Tabel 8** Significante verschillen (Student-Newman-Keuls-toets,  $p < .05$ ) tussen de gemiddelden van de zout-concentraties van enkele variabelen; bladoppervlak/spruit DG (D), bladoppervlak/spruit VG (V) en de ratio spruit/wortel DG (R). Variabele R is log-getransformeerd. Bij significante verschillen zijn de gemiddelden van de populatie in de kolom groter dan die in de rij. Gemiddelden met standard-fout van de zout-concentraties worden onderaan gegeven.

Alle populaties bij 0, 75 en 150 mM NaCl

Zout	0	75	150
0		D,V	D,V
75			
150			

Populaties Waarde, Noordp. en Schier  
bij 0, 75, 150 en 300 mM NaCl

Zout	0	75	150	300
0		D,V	D,V	D,V
75				D,V
150				D,V
300				

Gemiddelde per populatie bij 0, 75 en 150 mM NaCl

zout	n	D $\pm$ s.e. (mg/cm <sup>2</sup> )	V $\pm$ s.e. (mg/cm <sup>2</sup> )
0	50	.131 $\pm$ .004	.0155 $\pm$ .0003
75	39	.110 $\pm$ .003	.0110 $\pm$ .0004
150	32	.099 $\pm$ .004	.0110 $\pm$ .0005

Gemiddelde per populatie bij 0, 75, 150 300 mM NaCl

zout	n	D $\pm$ s.e. (mg/cm <sup>2</sup> )	V $\pm$ s.e. (mg/cm <sup>2</sup> )	R $\pm$ s.e.
0	30	.126 $\pm$ .004	.0143 $\pm$ .0003	3.19 $\pm$ .14
75	25	.105 $\pm$ .005	.0101 $\pm$ .0003	3.38 $\pm$ .16
150	22	.100 $\pm$ .005	.0098 $\pm$ .0004	3.56 $\pm$ .19
300	13	.077 $\pm$ .003	.0092 $\pm$ .0003	4.73 $\pm$ .47

Tabel 9 Significante verschillen (Student-Newman-Keuls-toets,  $p < .05$ ) tussen de gemiddelden van de populaties voor enkele variabelen; SLA versgewicht (V) en ratio spruit/wortel DG (R). De variabele R is log-getranformeerd. Bij significante verschillen zijn de gemiddelden van de populaties in de kolom groter dan die in de rij. Gemiddelden met standard-fout van de populaties worden onderaan gegeven.

Alle populaties bij 0, 75 en 150 mM NaCl

Populaties Waarde, Noordp. en Schier  
bij 0, 75, 150 en 300 mM NaCl

Populatie	Een	Kinum	Waarde	Noordp.	Schier
Een (24)		V	V	V	V
Kinum (24)			V	V	V
Waarde (36)					
Noordp. (48)					
Schier (48)					

Populatie	Waarde	Noordp.	Schier
Waarde (36)			
Noordp. (48)			
Schier (48)			

Gemiddelde per populatie bij 0, 75 en 150 mM NaCl

populatie	n	V $\pm$ s.e. (cm <sup>2</sup> /mg)
Een (24)	20	.0165 $\pm$ .0006
Kinum (24)	24	.0139 $\pm$ .0007
Waarde (36)	27	.0120 $\pm$ .0006
Noordp. (48)	24	.0117 $\pm$ .0006
Schier (48)	26	.0112 $\pm$ .0004

Gemiddelde per populatie bij 0, 75, 150 300 mM NaCl

populatie	n	R $\pm$ s.e.
Waarde (36)	30	4.09 $\pm$ .23
Noordp. (48)	27	3.23 $\pm$ .14
Schier (48)	33	3.33 $\pm$ .18

**Tabel 10** Significante verschillen (Student-Newman-Keuls-toets,  $p < .05$ ) tussen de gemiddelden van de zout-concentraties van enkele variabelen; spruithoogte (H), bladsteellengte (B) en bladsteel/bladlengte ratio (R). De variabelen zijn log-getransformeerd. Bij significante verschillen zijn de gemiddelden van de zout-concentraties in de kolom groter dan die in de rij. Gemiddelden met standard-fout van de zout-concentraties worden onderaan gegeven.

Alle populaties bij 0, 75 en 150 mM NaCl

Zout	0	75	150
0		H, B, R	H, B, R
75			H, B
150			

Populaties Waarde, Noordp. en Schier  
bij 0, 75, 150 en 300 mM NaCl

Zout	0	75	150	300
0		H, B, R	H, B, R	H, B, R
75			H, B	H, B, R
150				R
300				

Gemiddelde per populatie bij 0, 75 en 150 mM NaCl

zout	n	B $\pm$ s.e. (mm)	H $\pm$ s.e. (mm)	R $\pm$ s.e.
0	50	19.0 $\pm$ 1.0	18.1 $\pm$ 1.2	1.20 $\pm$ .04
75	39	13.8 $\pm$ 2.2	14.8 $\pm$ 1.5	1.04 $\pm$ .04
150	32	9.8 $\pm$ .7	9.1 $\pm$ .9	.95 $\pm$ .05

Gemiddelde per populatie bij 0, 75, 150 300 mM NaCl

zout	n	B $\pm$ s.e. (mm)	H $\pm$ s.e. (mm)	R $\pm$ s.e.
0	30	22.2 $\pm$ 1.3	21.6 $\pm$ 1.6	1.23 $\pm$ .06
75	25	15.8 $\pm$ 1.1	18.8 $\pm$ 2.1	1.10 $\pm$ .05
150	22	11.5 $\pm$ .7	10.7 $\pm$ 1.1	.98 $\pm$ .05
300	13	7.7 $\pm$ 1.1	8.3 $\pm$ 1.3	.72 $\pm$ .08

**Tabel 11** Significante verschillen (Student-Newman-Keuls-toets,  $p < .05$ ) tussen de gemiddelden van de populaties voor enkele variabelen; spruithoogte (H), bladsteellengte (B) en bladsteel/bladlengte ratio (R). De variabelen zijn log-getransformeerd. Bij significante verschillen zijn de gemiddelden van de populaties in de kolom groter dan die in de rij. Gemiddelden met standard-fout van de populaties worden onderaan gegeven.

Alle populaties bij 0, 75 en 150 mM NaCl

Populaties Waarde, Noordp. en Schier  
bij 0, 75, 150 en 300 mM NaCl

Populatie	Een	Kinum	Waarde	Noordp.	Schier
Een (24)					
Kinum (24)					
Waarde (36)	B,H,R	B,H,R		R	H,R
Noordp.(48)	B,H	B,H			H
Schier (48)	B				

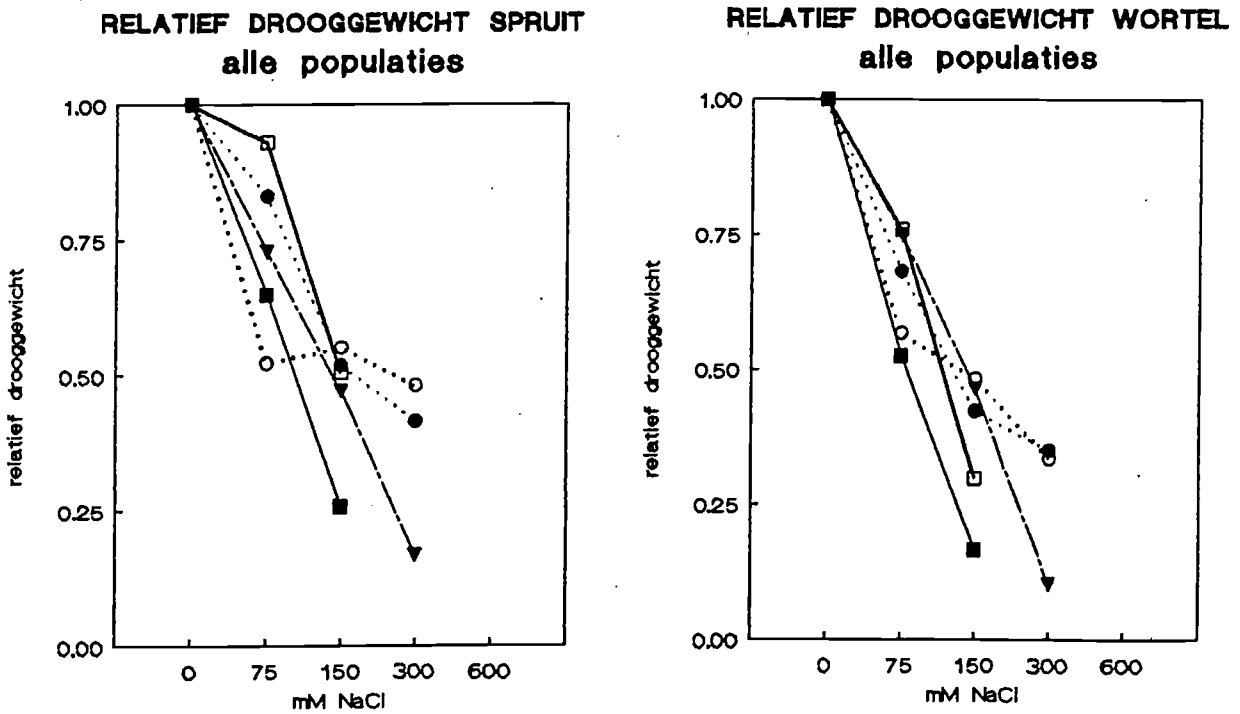
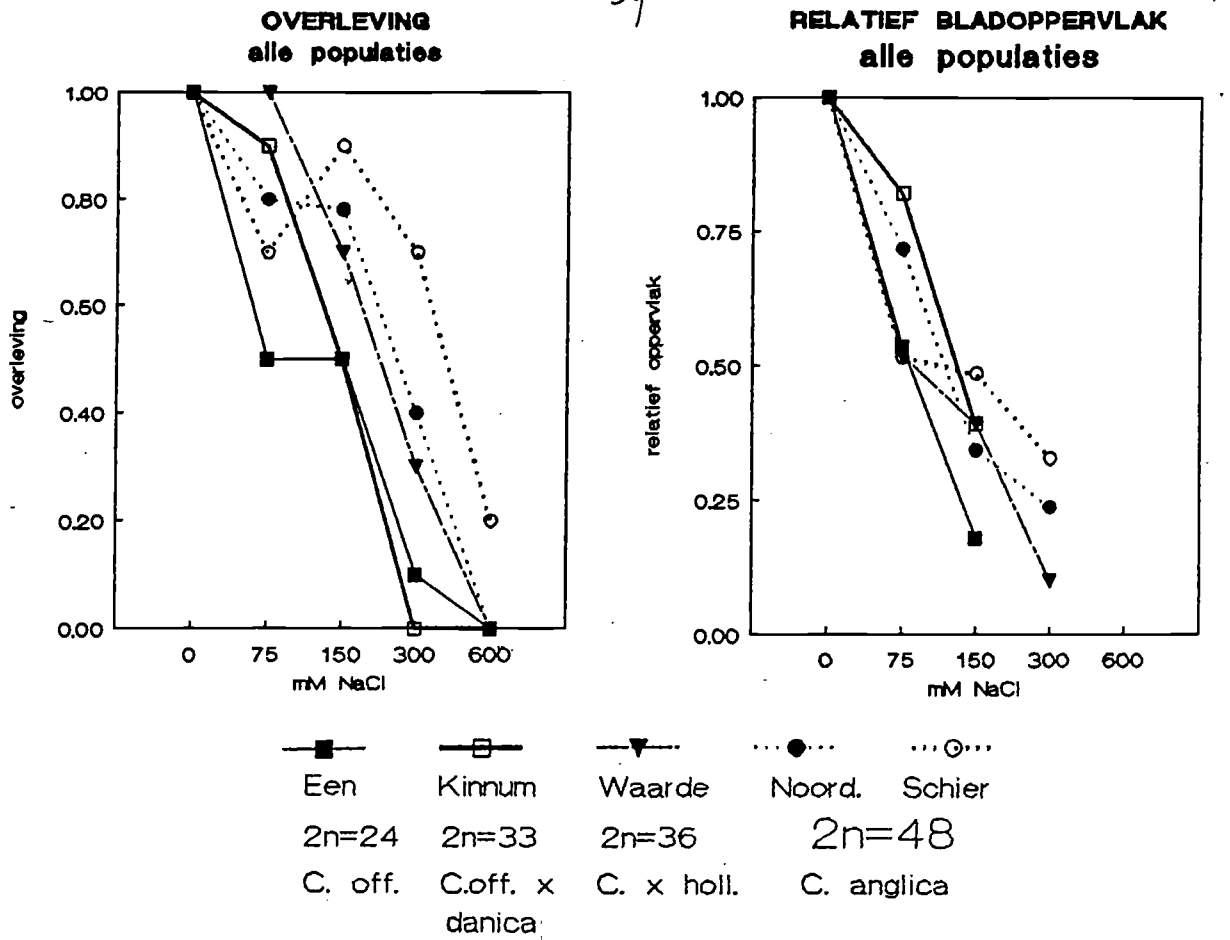
Populatie	Waarde	Noordp.	Schier
Waarde (36)		H,R	B,R
Noordp.(48)			B,H
Schier (48)			

Gemiddelde per populatie bij 0, 75 en 150 mM NaCl

populatie	n	B $\pm$ s.e. (mm)	H $\pm$ s.e. (mm)	R $\pm$ s.e.
Een (24)	20	10.9 $\pm$ 1.2	11.1 $\pm$ 1.1	.96 $\pm$ .06
Kinum (24)	24	11.4 $\pm$ .9	8.9 $\pm$ .6	1.09 $\pm$ .05
Waarde (36)	27	20.1 $\pm$ 1.6	20.0 $\pm$ 2.1	1.30 $\pm$ .06
Noordp.(48)	24	17.2 $\pm$ 1.3	19.8 $\pm$ 1.6	1.00 $\pm$ .04
Schier (48)	26	13.7 $\pm$ 1.1	12.4 $\pm$ 1.4	1.03 $\pm$ .05

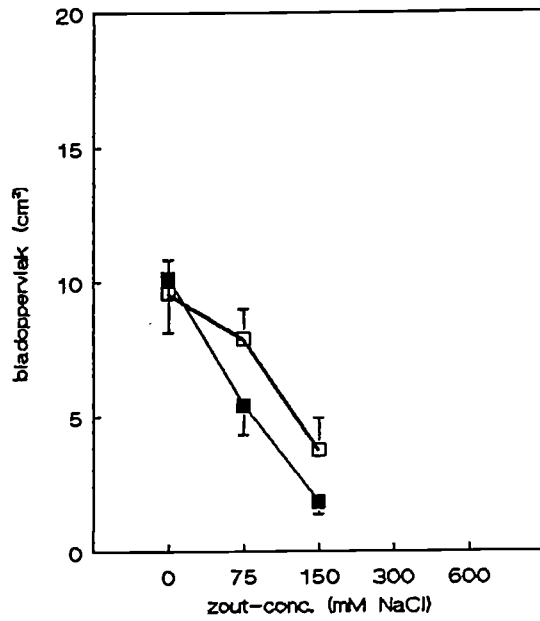
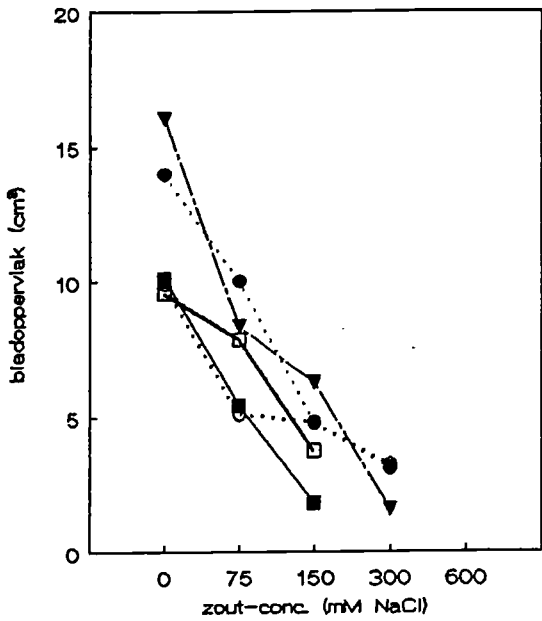
Gemiddelde per populatie bij 0, 75, 150 300 mM NaCl

populatie	n	B $\pm$ s.e. (mm)	H $\pm$ s.e. (mm)	R $\pm$ s.e.
Waarde (36)	30	18.6 $\pm$ 1.7	18.8 $\pm$ 2.0	1.22 $\pm$ .07
Noordp.(48)	27	16.6 $\pm$ 1.2	19.2 $\pm$ 1.5	.99 $\pm$ .04
Schier (48)	33	12.3 $\pm$ 1.0	11.1 $\pm$ 1.2	.96 $\pm$ .05



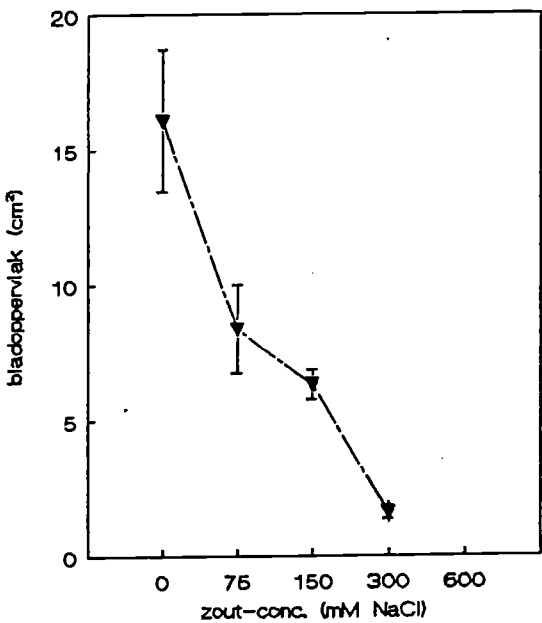
Figuur 2 Overlevingsratio, relatief bladoppervlak, relatief spruit DG en relatief wortel DG uitgezet tegen de zoutconcentratie per Cochlearia-populatie.

**BLADOPPERVLAK  
alle populaties**

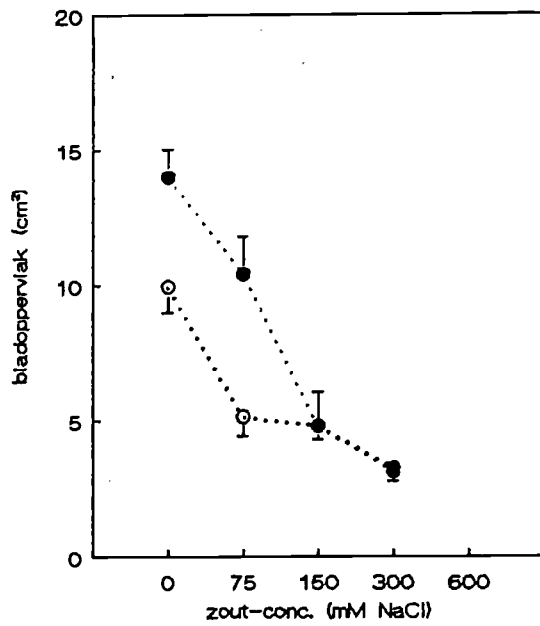


—■—	—□—	—▼—	···●···	···○···
Een	Kinum	Waarde	Noord.	Schier
2n=24	2n=33	2n=36	2n=48	
C. off.	C.off. x danica	C. x holl.	C. anglica	

**C. x hollandica**



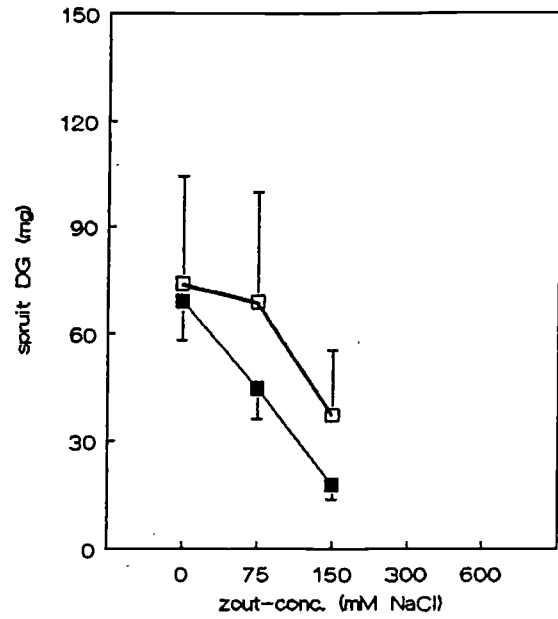
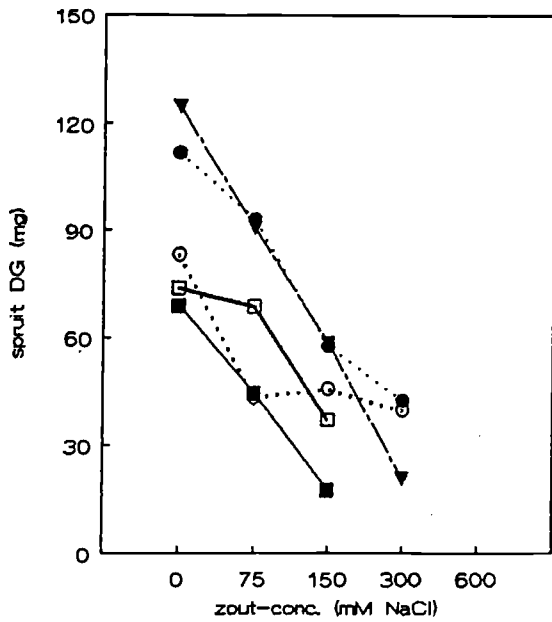
**C. anglica**



Figuur 3 Gemiddeld bladoppervlak per plant uitgezet tegen de zoutconcentratie per *Cochlearia*-populatie. Linksboven alle populaties, andere grafieken met standaard-fouten.

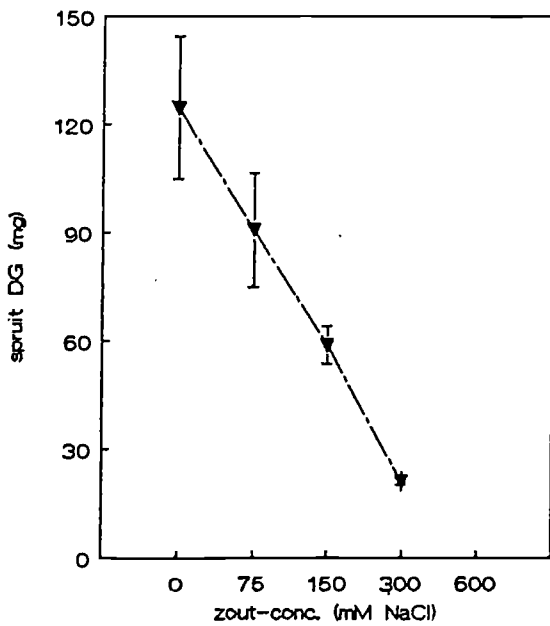


**SPRUIT DROOGGEWICHT  
alle populaties**

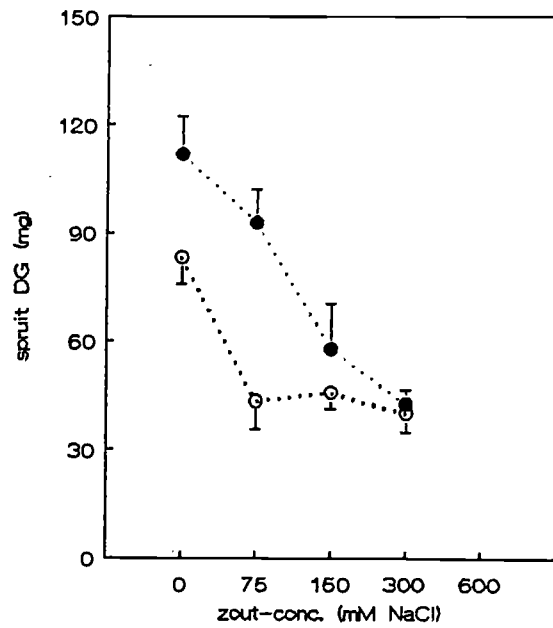


—■—	—□—	—▼—	···●···	···○···
Een	Kinum	Waarde	Noord.	Schier
2n=24	2n=33	2n=36	2n=48	
C. off.	C.off. x danica	C. x holl.	C. anglica	

**C. x hollandica**

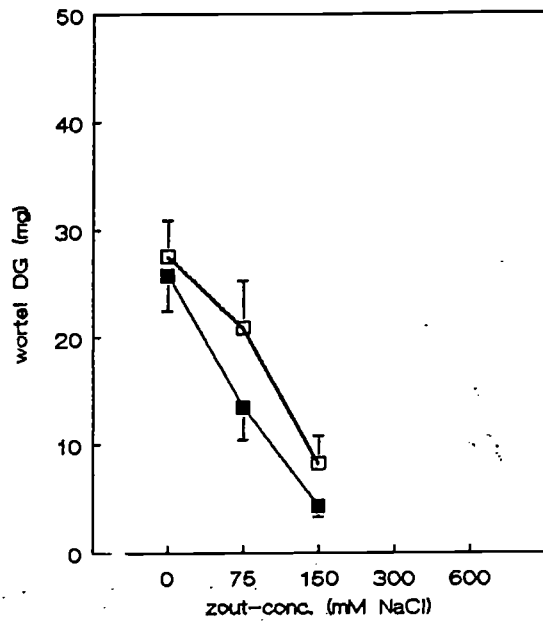
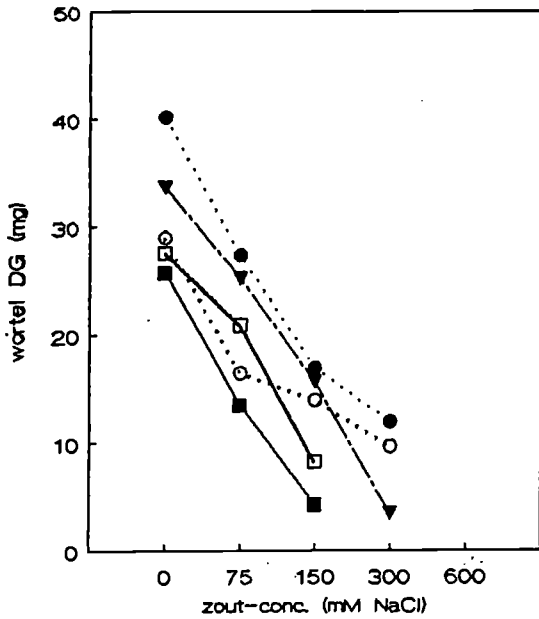


**C. anglica**



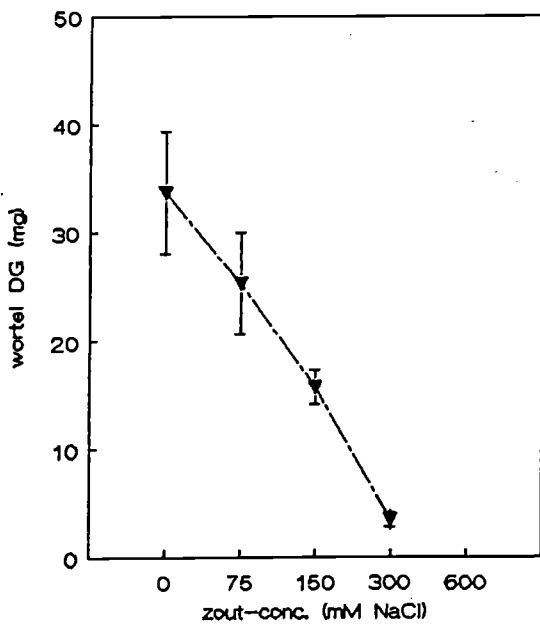
Figuur 4 Gemiddeld spruit drooggewicht per plant uitgezet tegen de zoutconcentratie per *Cochlearia*-populatie. Linksboven alle populaties, andere grafieken met standaard-fouten.

**WORTEL DROOGGEWICHT  
alle populaties**

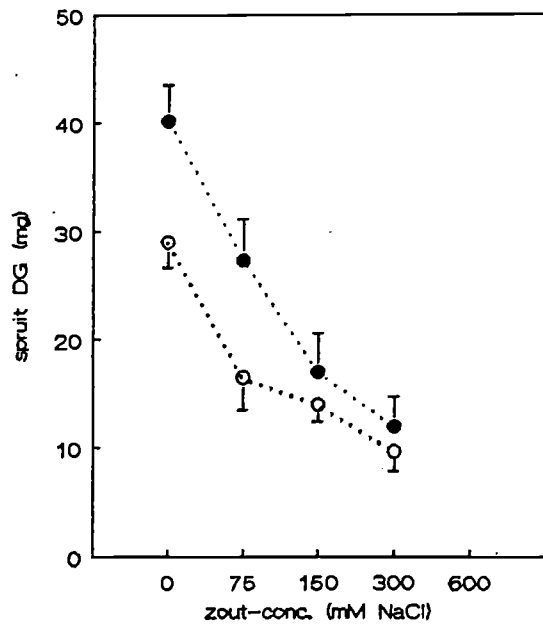


—■—	—□—	—▼—	···●···	···○···
Een	Kinum	Waarde	Noord.	Schier
2n=24	2n=33	2n=36	2n=48	
C. off.	C.off. x danica	C. x holl.	C. anglica	

**C. X hollandica**

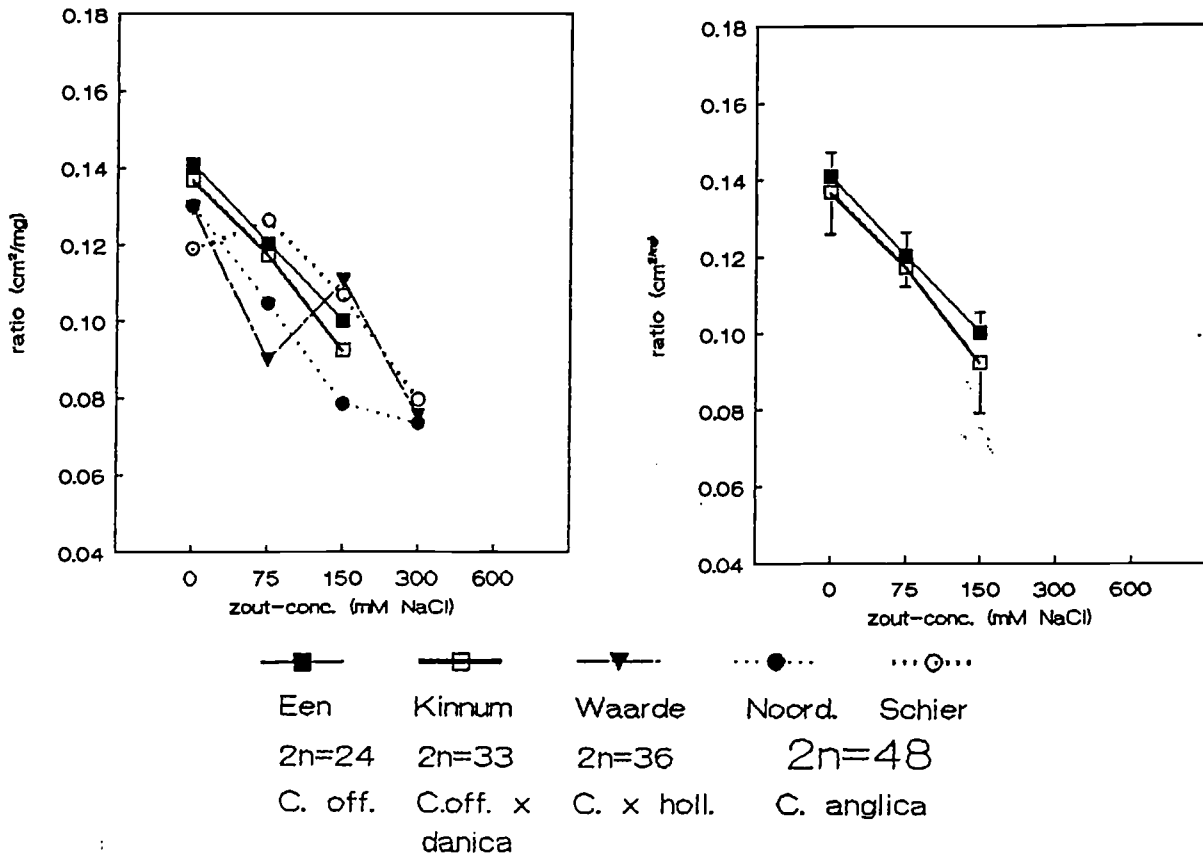


**C. anglica**



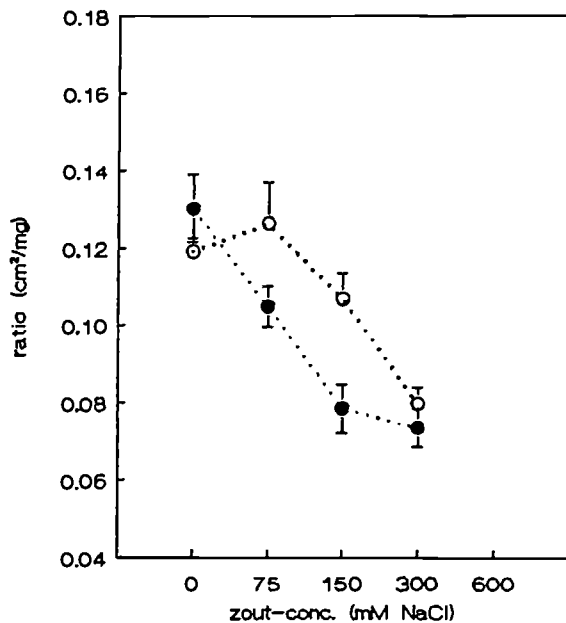
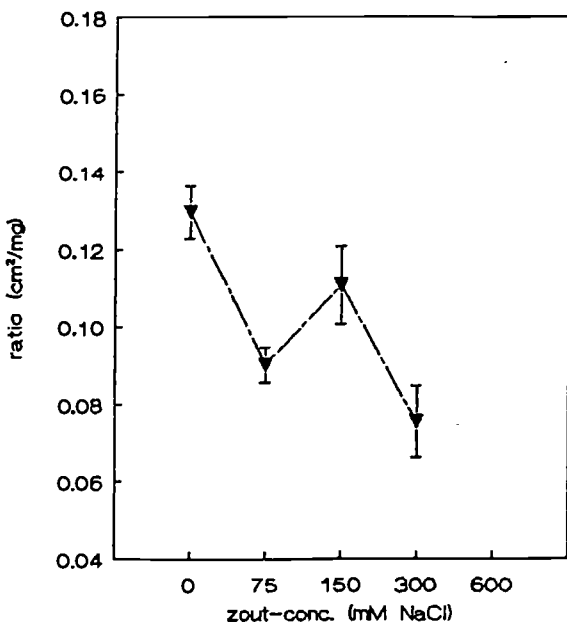
Figuur 5 Gemiddeld wortel drooggewicht per plant uitgezet tegen de zoutconcentratie per Cochlearia-populatie. Linksboven alle populaties, andere grafieken met standaard-fouten.

**BLADOPPERVLAK/SPRUIT DG-RATIO**  
**alle populaties**



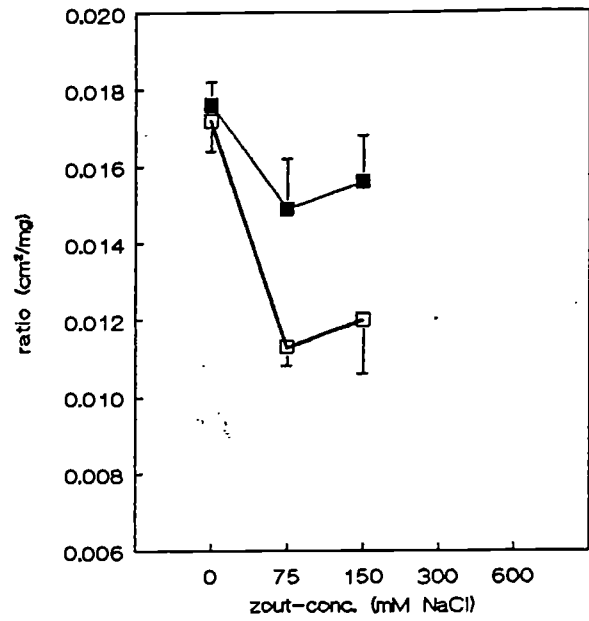
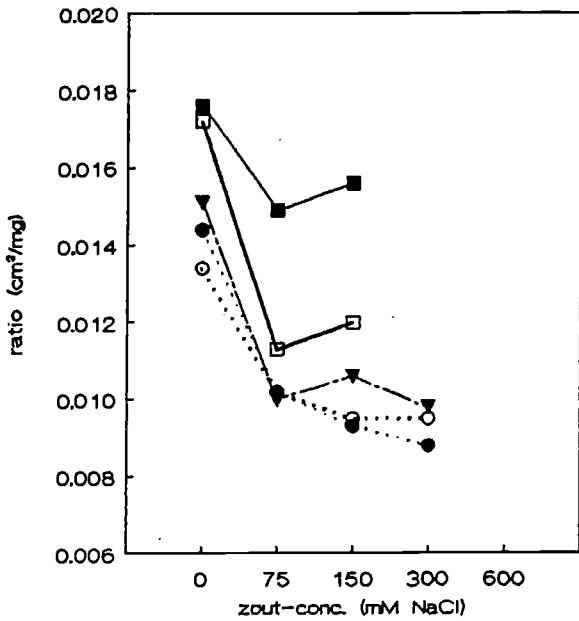
**C. x hollandica**

**C. anglica**



**Figuur 6** Gemiddelde bladoppervlak/spruit DG-ratio per plant uitgezet tegen de zoutconcentratie per *Cochlearia*-populatie. Linksboven alle populaties, andere grafieken met standaard-fouten.

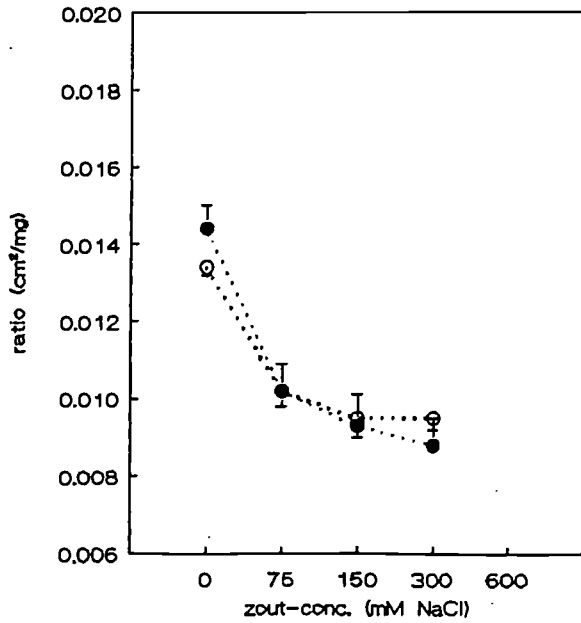
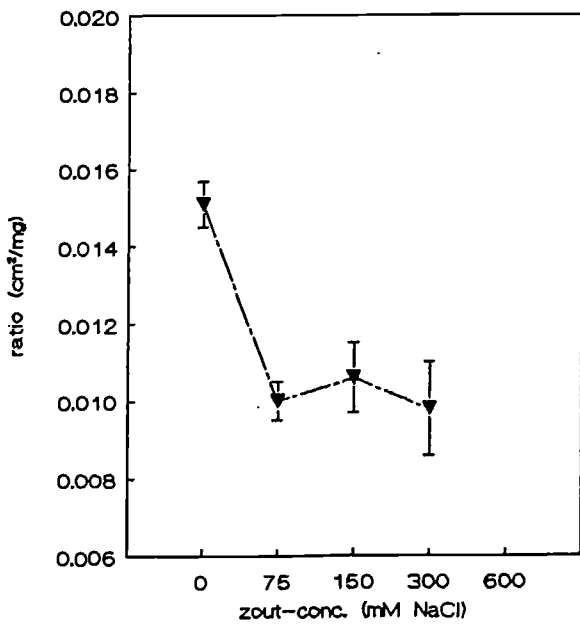
**BLADOPPERVLAK/SPRUIT VG-RATIO  
alle populaties**



—■—	- - □ - -	- - ▽ - -	...●...	...○...
Een	Kinum	Waarde	Noord.	Schier
2n=24	2n=33	2n=36	2n=48	
C. off.	C.off. x danica	C. x holl.	C. anglica	

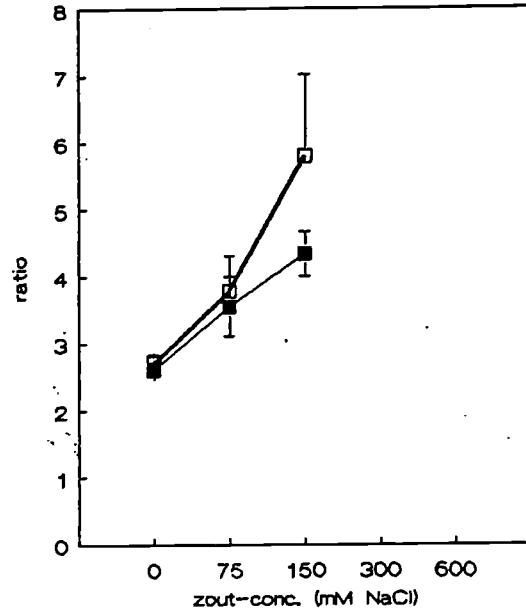
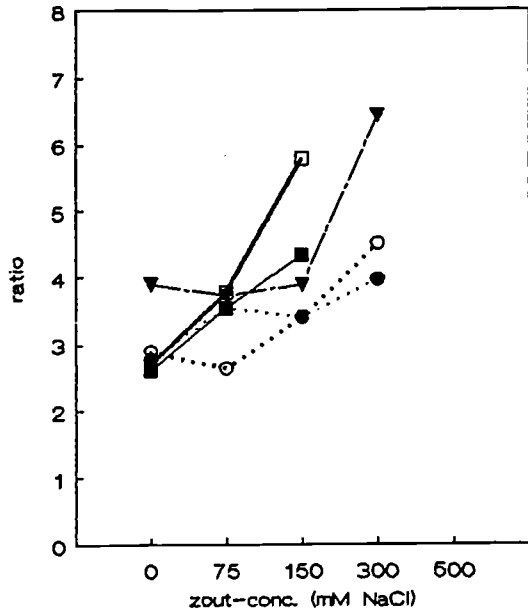
**C. x hollandica**

**C. anglica**



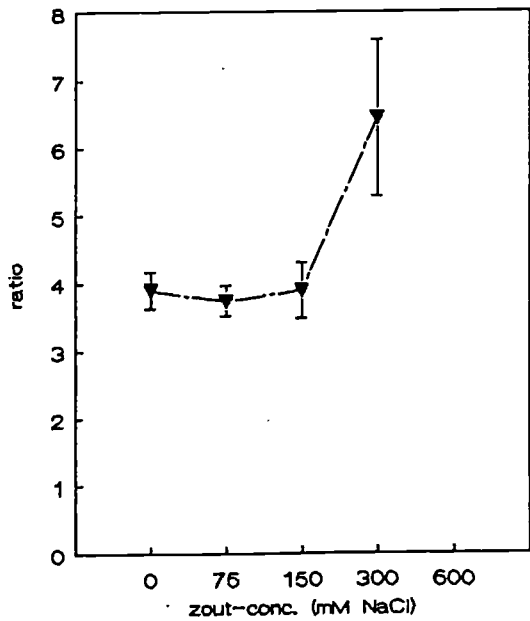
**Figuur 7** Gemiddelde bladoppervlak/spruit VG-ratio per plant uitgezet tegen de zoutconcentratie per *Cochlearia*-populatie. Linksboven alle populaties, andere grafieken met standaard-fouten.

**SPRUIT/WORTEL-RATIO DW**  
alle populaties

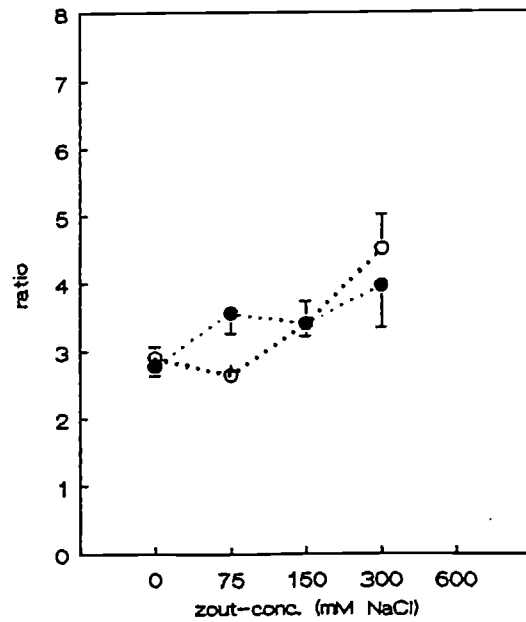


—■—	—□—	—▼—	—●—	—○—
Een	Kinum	Waarde	Noord.	Schier
2n=24	2n=33	2n=36	2n=48	
C. off.	C.off. x danica	C. x holl.	C. anglica	

**C. x hollandica**

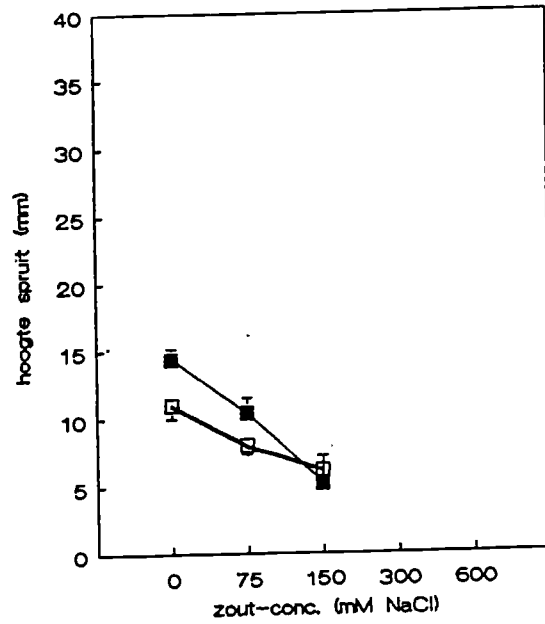
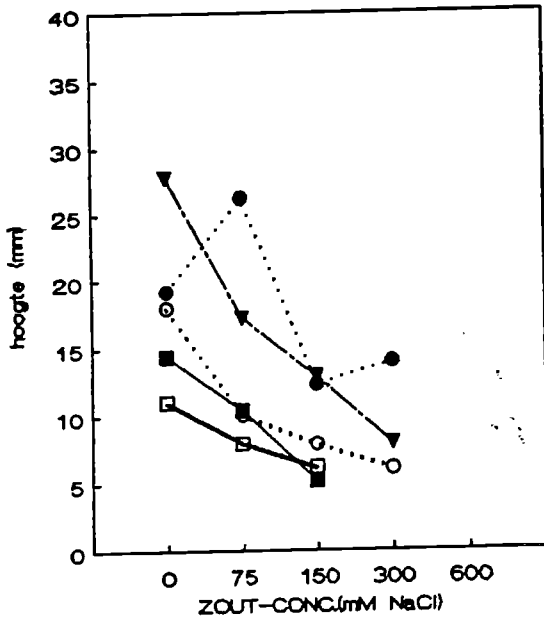


**C. anglica**



Figuur 8 Gemiddelde spruit/wortel DG-ratio per plant uitgezet tegen de zoutconcentratie per *Cochlearia*-populatie. Linksboven alle populaties, andere grafieken met standaard-fouten.

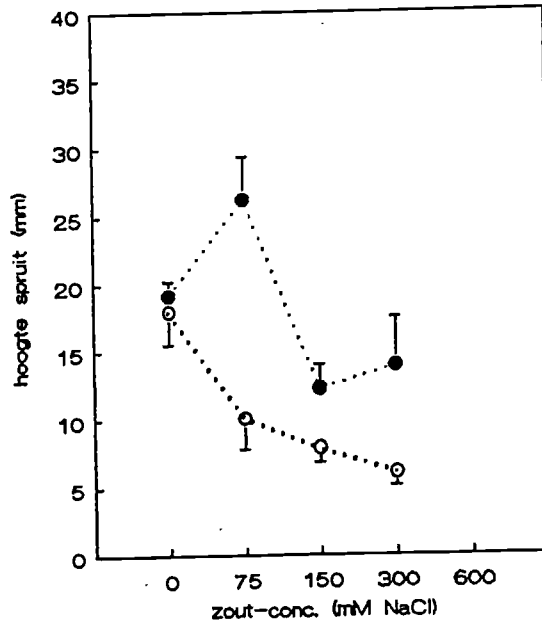
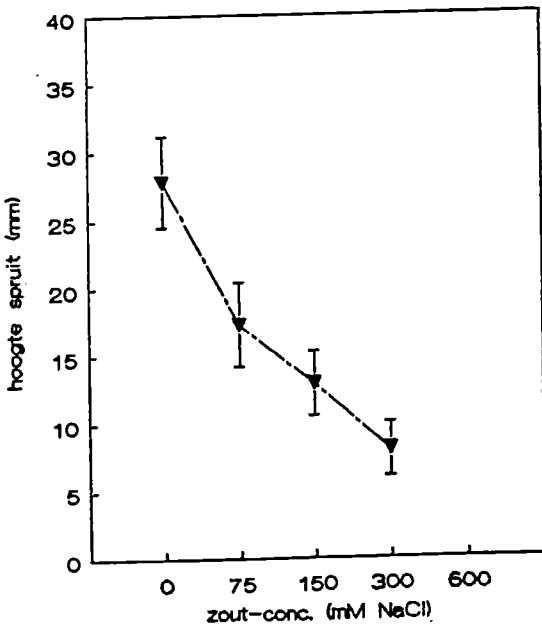
**SPRUIHOOGTE  
alle populaties**



■	□	▼	●	○
Een	Kinum	Waarde	Noord.	Schier
2n=24	2n=33	2n=36	2n=48	
C. off.	C.off. x danica	C. x holl.	C. anglica	

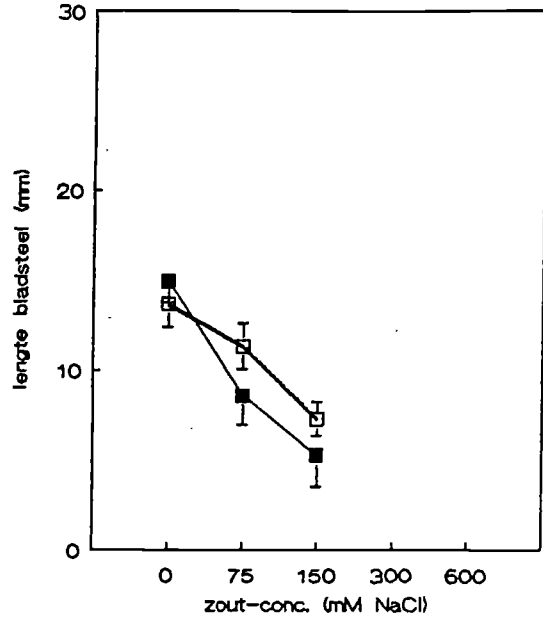
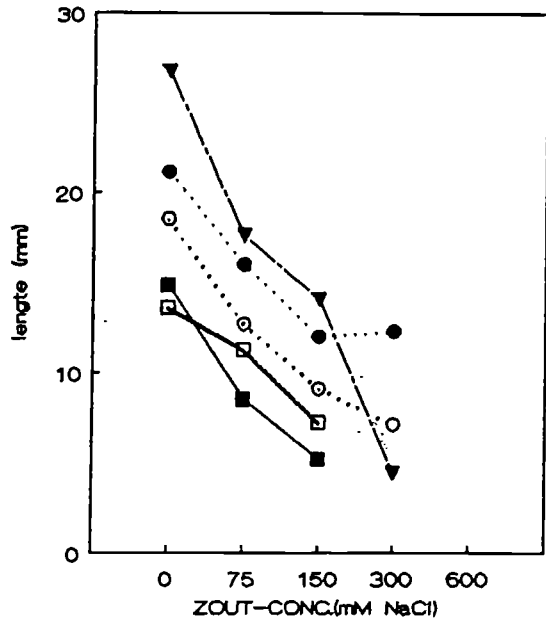
**C. x hollandica**

**C.anglica**



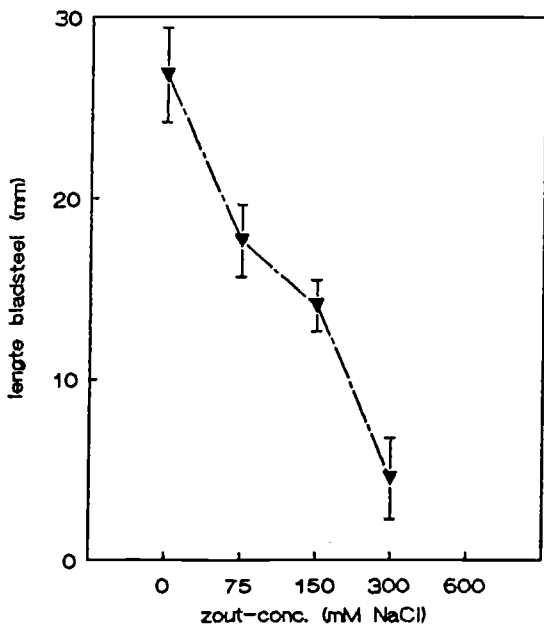
**Figuur 9** Gemiddelde spruithoogte uitgezet tegen de zoutconcentratie per Cochlearia-populatie. Linksboven alle populaties, andere grafieken met standaardfouten.

**BLADSTEEL-LENGTE**  
alle populaties

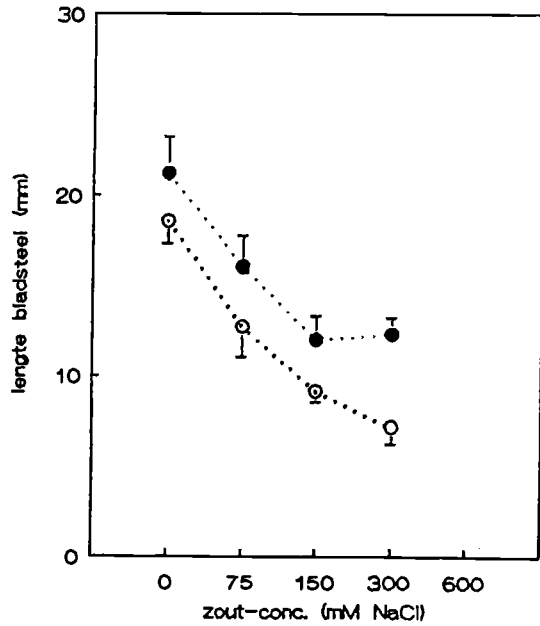


■	□	▼	●	○
Een	Kinum	Waarde	Noord.	Schier
2n=24	2n=33	2n=36	2n=48	
C. off.	C.off. x danica	C. x holl.	C. anglica	

**C.hollandica**

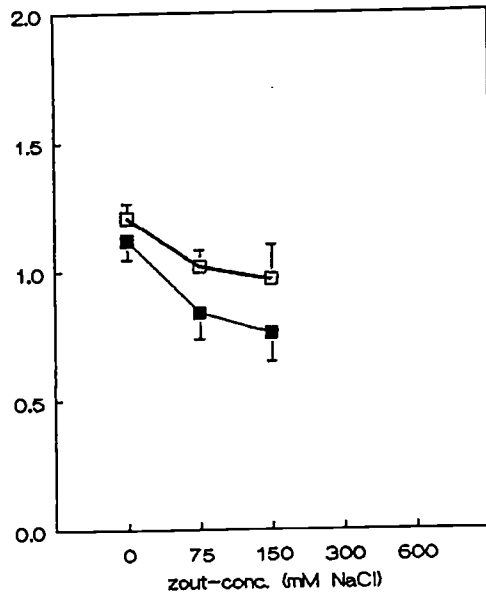
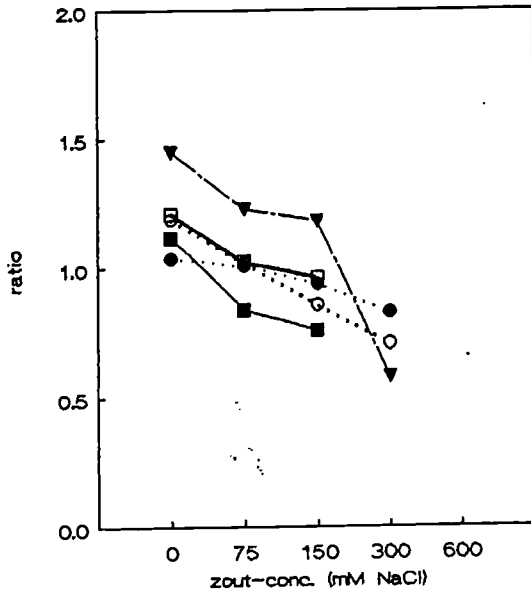


**C.anglica**



**Figuur 10** Gemiddelde bladsteellengte uitgezet tegen de zoutconcentratie per *Cochlearia*-populatie. Linksboven alle populaties, andere grafieken met standaardfouten.

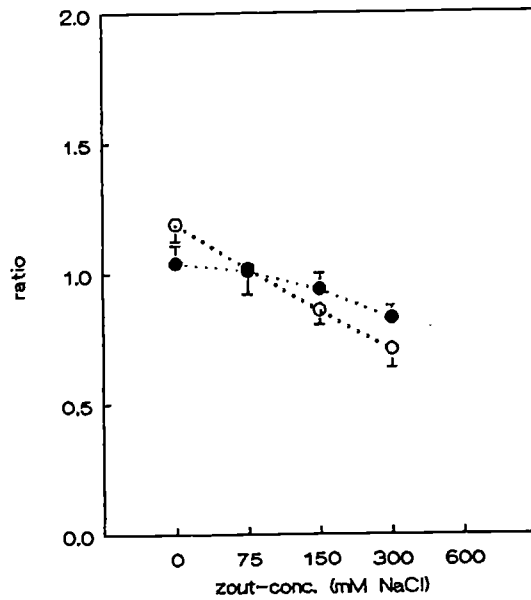
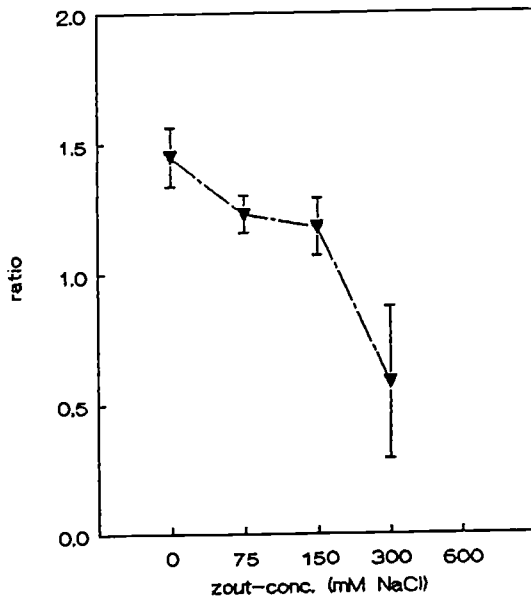
**RATIO BLADSTEEL/BLADLENGTE**  
alle populaties



—■—	—□—	—▼—	···●···	···○···
Een	Kinum	Waarde	Noord.	Schier
2n=24	2n=33	2n=36	2n=48	
C. off.	C.off. x danica	C. x holl.	C. anglica	

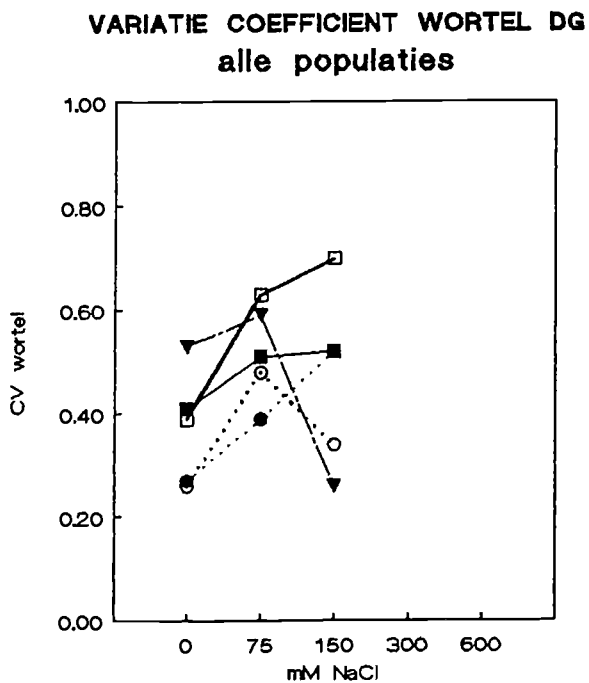
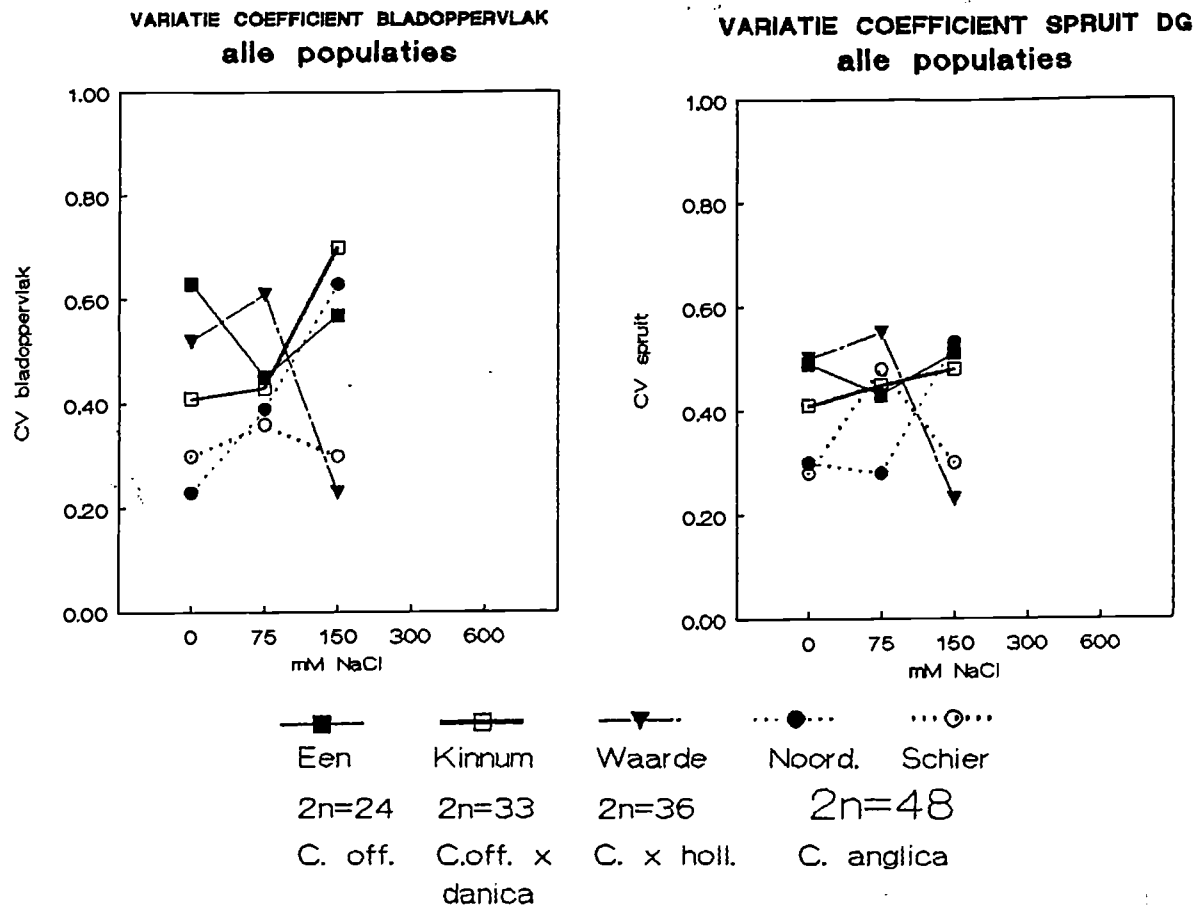
**C. x hollandica**

**C. anglica**



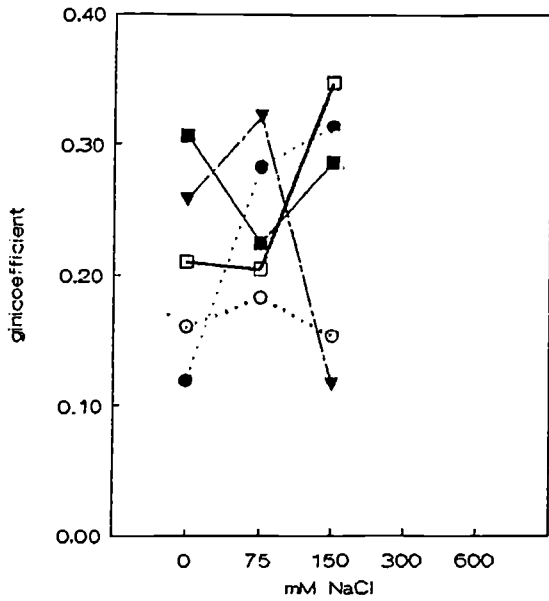
Figuur 11 Gemiddelde bladsteel/bladschijf lengte uitgezet tegen de zoutconcentratie per *Cochlearia*-populatie. Linksboven alle populaties, andere grafieken met standaard-fouten.



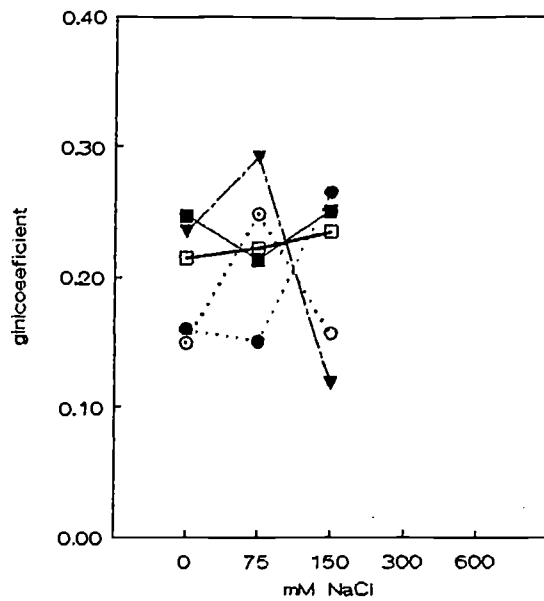


**Figuur 12** Variatie-coëfficiënten uitgezet tegen de zoutconcentratie per Cochlearia-populatie.

**GINICOEFFICIENT BLADOPPERVLAK  
alle populaties**

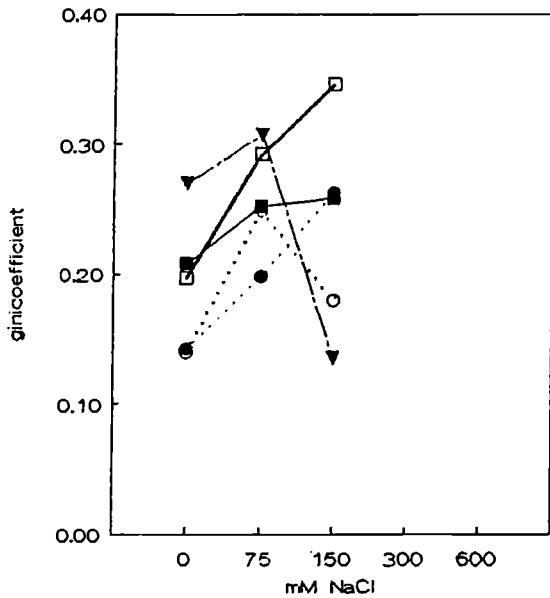


**GINICOEFFICIENT DG SPRUIT  
alle populaties**

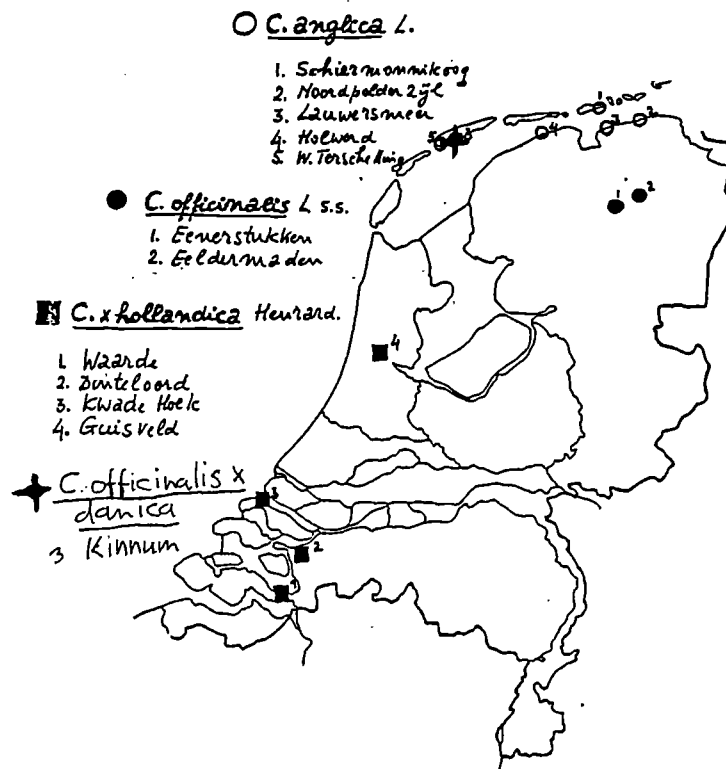


—■—	—□—	—▼—	···●···	···○···
Een	Kinum	Waarde	Noord.	Schier
2n=24	2n=33	2n=36	2n=48	
C. off.	C.off. x danica	C. x holl.	C. anglica	

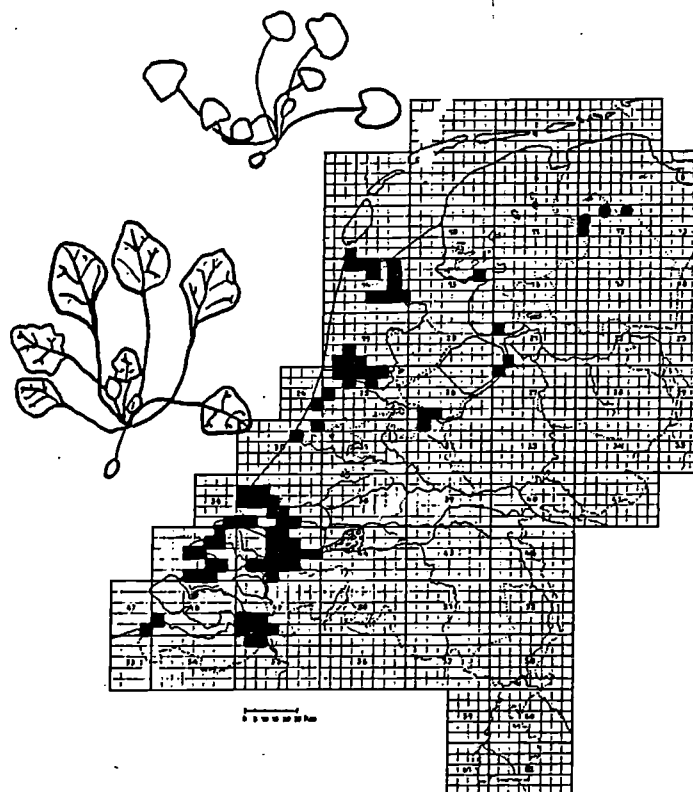
**GINICOEFFICIENT DG WORTEL  
alle populaties**



**Figuur 13** Gini-coëfficiënten uitgezet tegen de zoutconcentratie per Cochlearia-populatie.



Figuur 14 Populaties waarvan de chromosoomaantallen vastgesteld zijn (gegevens Dick Pegtel, Joop Boer).



Figuur 15 Het vermoedelijke voorkomen van *C. officinalis* ( $2n=24$ ) -cirkel- en *C. x hollandica* ( $2n=36$ ) -vierkant- per uurhok in Nederland na 1950 (naar Mennema, 1985).







CASE	POP	ZOUT	STE	BAK	HSP (mm)	LW (mm)	VGW (mg)	VGSP (mg)	OB (cm2)	DGSP (mg)	DGW (mg)	AB	LST1 (mm)	LB1 (mm)	LST2 (mm)	LB2 (mm)	LST3 (mm)	LB3 (mm)
182	5	300	16	1		90	59	234	2.5	31.7	5.8	6	8.0	10.5	7.0	8.0	2.0	7.5
183	5	300	7	1						0.0	0.0							
184	5	300	7	1		34	4			0.0	0.2							
185	5	300	16	1		74	12			0.0	1.2							
186	5	300		2	12	99	94	344	2.7	44.2	10.8	3	14.0	18.5				
187	5	300	7	2						0.0	0.0							
188	5	300		2	9	143	122	449	3.5	49.1	12.3	5	12.0	12.0	10.0	11.5		
189	5	300		2	21	109	178	434	3.8	45.8	19.2	4	12.0	13.5	12.0	11.0		
190	5	300	12	2		53	19			0.0	1.6							
191	6	300		1	10	125	133	378	3.9	42.3	14.0	6	7.0	12.0	9.0	15.0		
192	6	300		1	9	113	95	425	4.4	46.0	10.5	7	8.0	11.0	8.0	9.0	4.0	10.0
193	6	300	7	1		64	9			0.0	1.0							
194	6	300	7	1		55	8			0.0	0.5							
195	6	300		1	7	115	63	262	2.1	28.4	6.9	6	8.0	8.0	3.0	6.5		
196	6	300		2	6	132	170	547	4.6	60.6	17.4	7	12.0	15.0	11.0	11.0		
197	6	300		2	3	105	37	210	2.0	27.1	3.8	4	3.0	8.0	4.0	8.0	2.0	7.5
198	6	300	7	2						0.0	0.0							
199	6	300		2	4	105	101	442	4.2	51.9	10.0	8	9.0	11.0	6.0	8.5	7.5	11.0
200	6	300		2	4	100	56	157	1.6	24.3	5.6	6	10.0	11.5	6.0	6.0		
201	1	600	7	1						0.0	0.0							
202	1	600	7	1		53	6			0.0	1.1							
203	1	600	7	1		42	2			0.0	0.5							
204	1	600	7	1		49	4			0.0	1.0							
205	1	600	7	1		50	5			0.0	0.5							
206	1	600	12	2	6	35	5			0.0	0.5							
207	1	600	7	2		42	4			0.0	0.9							
208	1	600	0	2						0.0	0.0							
209	1	600	7	2		35	6			0.0	1.2							
210	1	600	12	2		46	7			0.0	1.3							
211	2	600	7	1		44	10			0.0	1.6							
212	2	600	7	1		20	7			0.0	1.2							
213	2	600	7	1		47	4			0.0	0.0							
214	2	600	7	1						0.0	1.4							
215	2	600	7	1		33	6			0.0	1.6							
216	2	600	7	2						0.0	0.0							
217	2	600	7	2		40	9			0.0	2.3							
218	2	600	7	2		43	6			0.0	1.4							
219	2	600	7	2		55	8			0.0	1.8							
220	2	600	12	2		45	15			0.0	3.5							
221	4	600	7	1		33	4			0.0	0.5							
222	4	600	7	1		32	3			0.0	0.3							
223	4	600	7	1		25	2			0.0	0.2							
224	4	600	7	1						0.0	0.0							
225	4	600	7	1		17	3			0.0	0.1							
226	4	600	7	2		21	3			0.0	0.3							
227	4	600	7	2		50	13			0.0	1.8							
228	4	600	12	2		36	4			0.0	0.6							
229	4	600	7	2		45	8			0.0	1.0							
230	4	600	7	2		55	5			0.0	1.1							
231	5	600	7	1		70	12			0.0	3.2							
232	5	600	12	1		45	16			0.0	3.6							
233	5	600	0	1						0.0	0.0							
234	5	600	7	1		50	8			0.0	2.4							
235	5	600	0	1						0.0	0.0							
236	5	600	7	2		52	8			0.0	2.2							
237	5	600	7	2		40	7			0.0	1.5							
238	5	600	0	2						0.0	0.0							
239	5	600	7	2						0.0	0.0							
240	5	600	0	2						0.0	0.0							
241	6	600	7	1		38	16			0.0	3.3							
242	6	600	7	1		68	11			0.0	2.9							
243	6	600	7	1		40	4			0.0	1.8							
244	6	600	7	1		44	4			0.0	1.6							
245	6	600	7	1		52	20			0.0	4.2							
246	6	600		2		54	26	53	1.0	14.5	4.3	4	6.0	6.5				
247	6	600	16	2		56	22			0.0	4.7							
248	6	600	7	2						0.0	0.0							
249	6	600		2		40	11	87	1.3	16.7	3.7	3	4.0	5.0				
250	6	600	7	2		55	16			0.0	4.4							

Bijlage 3: Overlevingspercentage per populatie en zoutconcentratie.

Populatie	Zoutconc. (mM)	Overleving (%)
Een 24	0	100
	75	50
	150	50
	300	10
	600	0
Kinnum 33	0	100
	75	90
	150	50
	300	0
	600	0
Waarde 36	0	100
	75	100
	150	70
	300	30
	600	0
Noordp. 48	0	100
	75	80
	150	78
	300	40
	600	0
Schier. 48	0	100
	75	70
	150	90
	300	70
	600	20



BIJLAGE 4: Gemiddelde (x), standaard-deviatie (s.d.), standaard-fout (s.e.), variatie coëfficiënt (v.c.) en Gini-coëfficiënt (g.c.) per populatie en zoutconcentratie.

Populatie	Zout-conc. (mM)	N	bladoppervlak (cm <sup>2</sup> )					spruit D6 (mg)					
			x	s.d.	s.e.	v.c.	g.c.	x	s.d.	s.e.	v.c.	g.c.	
Een 24	0	10	10.14	6.43	2.03	0.63	0.31	68.97	34.14	10.80	0.49	0.25	
	75	5	5.42	2.46	1.10	0.45	0.22	44.74	19.26	8.61	0.43	0.21	
	150	5	1.82	1.04	0.47	0.57	0.29	17.72	9.09	4.07	0.51	0.25	
Kinnun	33 0	10	9.59	3.89	1.23	0.41	0.21	73.96	30.48	9.64	0.41	0.21	
	75	9	7.87	3.37	1.12	0.43	0.20	68.78	31.10	10.37	0.45	0.22	
	150	5	3.76	2.65	1.19	0.70	0.35	37.32	17.97	8.04	0.48	0.23	
Waarde 36	0	10	16.07	8.32	2.63	0.52	0.26	124.60	62.29	19.70	0.50	0.23	
	75	10	8.36	5.14	1.63	0.61	0.32	90.78	50.05	15.83	0.55	0.29	
	150	7	6.30	1.42	0.54	0.23	0.12	58.72	13.75	5.20	0.23	0.12	
	300	3	1.60	0.44	0.25			21.00	1.68	0.97			
Noordp.48	0	10	14.00	3.27	1.03	0.23	0.12	111.79	33.44	10.57	0.30	0.16	
	75	8	10.04	3.93	1.39	0.39	0.28	92.94	26.36	9.32	0.28	0.15	
	150	6	4.80	3.03	1.24	0.63	0.31	57.87	30.85	12.59	0.53	0.27	
	300	4	3.13	0.62	0.31			42.70	7.61	3.81			
Schier.48	0	10	9.94	3.01	0.95	0.30	0.16	83.29	23.41	7.40	0.28	0.15	
	75	7	5.13	1.83	0.69	0.36	0.18	43.53	20.83	7.87	0.48	0.25	
	150	9	4.82	1.47	0.49	0.30	0.15	45.92	13.86	4.62	0.30	0.16	
	300	7	3.26	1.30	0.49			40.09	13.87	5.24			
Populatie	Zout-conc. (mM)	N	wortel D6 (mg)					bladopp/spruit D6 (cm <sup>2</sup> /mg)			bladopp/spruit V6 (cm <sup>2</sup> /mg)		
			x	s.d.	s.e.	v.c.	g.c.	x	s.d.	s.e.	x	s.d.	s.e.
Een 24	0	10	25.79	10.50	3.32	0.41	0.21	0.1409	0.0203	0.0064	0.0176	0.0020	0.0006
	75	5	13.54	6.84	3.06	0.51	0.25	0.1203	0.0136	0.0061	0.0149	0.0030	0.0013
	150	5	4.30	2.25	1.01	0.52	0.26	0.1003	0.0119	0.0053	0.0156	0.0027	0.0012
Kinnun	33 0	10	27.57	10.66	3.37	0.39	0.20	0.1369	0.0347	0.0110	0.0172	0.0025	0.0008
	75	9	20.91	13.18	4.39	0.63	0.29	0.1174	0.0155	0.0052	0.0113	0.0014	0.0005
	150	5	8.28	5.81	2.60	0.70	0.35	0.0925	0.0298	0.0133	0.0120	0.0031	0.0014
Waarde 36	0	10	33.74	17.92	5.67	0.53	0.27	0.1297	0.0216	0.0068	0.0151	0.0019	0.0006
	75	10	25.29	14.86	4.70	0.59	0.31	0.0900	0.0144	0.0046	0.0100	0.0015	0.0005
	150	7	15.71	4.14	1.56	0.26	0.14	0.1107	0.0266	0.0101	0.0106	0.0023	0.0009
	300	3	3.47	1.10	0.64			0.0754	0.0159	0.0092	0.0098	0.0021	0.0012
Noordp.48	0	10	40.20	10.67	3.37	0.27	0.14	0.1302	0.0276	0.0087	0.0144	0.0020	0.0006
	75	8	27.42	10.72	3.79	0.39	0.20	0.1048	0.0151	0.0053	0.0102	0.0020	0.0007
	150	6	17.03	8.86	3.62	0.52	0.26	0.0786	0.0154	0.0063	0.0093	0.0020	0.0008
	300	4	12.02	5.53	2.77			0.0736	0.0096	0.0048	0.0088	0.0013	0.0007
Schier.48	0	10	28.99	7.50	2.37	0.26	0.14	0.1191	0.0115	0.0036	0.0134	0.0006	0.0002
	75	7	16.47	7.85	2.97	0.48	0.25	0.1264	0.0283	0.0107	0.0102	0.0010	0.0004
	150	9	14.03	4.71	1.57	0.34	0.18	0.1069	0.0207	0.0069	0.0095	0.0016	0.0005
	300	7	9.74	4.80	1.81			0.0798	0.0107	0.0040	0.0095	0.0009	0.0003

Populatie	Zout- conc. (mM)	N	spruit/wortel DG			spruihoogte (mm)			bladsteellengte (mm)			bladst./bladlengte		
			x	s.d.	s.e.	x	s.d.	s.e.	x	s.d.	s.e.	x	s.d.	s.e.
Een 24	0	10	2.61	0.32	0.10	14.40	2.55	0.81	14.90	3.58	1.13	1.125	0.229	0.072
	75	5	3.55	0.98	0.44	10.40	4.56	2.04	8.57	3.88	1.74	0.838	0.241	0.102
	150	5	4.33	0.77	0.34	5.20	3.03	1.36	5.25	2.51	1.12	0.761	0.258	0.108
Kinnua 33	0	10	2.71	0.37	0.12	11.00	3.27	1.03	13.65	4.14	1.31	1.211	0.183	0.058
	75	9	3.78	1.63	0.54	8.00	1.93	0.64	11.30	3.80	1.27	1.027	0.291	0.061
	150	5	5.80	2.72	1.22	6.20	1.79	0.80	7.27	2.10	0.94	0.965	0.290	0.130
Waarde 36	0	10	3.90	0.84	0.27	27.80	10.49	3.32	26.80	8.20	2.59	1.452	0.354	0.112
	75	10	3.74	0.70	0.22	17.30	9.81	3.10	17.67	6.32	2.00	1.228	0.227	0.072
	150	7	3.89	1.09	0.41	12.90	6.41	2.42	14.07	3.73	1.41	1.179	0.293	0.111
	300	3	6.44	2.01	1.16	8.00	3.46	2.00	4.50	3.91	2.26	0.585	0.506	0.292
Noordp.48	0	10	2.78	0.46	0.15	19.20	3.22	1.02	21.20	6.26	1.98	1.039	0.214	0.068
	75	8	3.56	0.86	0.30	26.25	8.81	3.11	16.04	4.88	1.73	1.008	0.178	0.063
	150	6	3.41	0.46	0.19	12.33	4.41	1.80	12.03	3.20	1.31	0.938	0.172	0.070
	300	4	3.98	1.26	0.63	14.00	6.24	3.60	12.33	1.53	0.88	0.829	0.163	0.094
Schier.48	0	10	2.90	0.50	0.16	18.00	7.62	2.41	18.57	4.03	1.27	1.192	0.210	0.066
	75	7	2.65	0.17	0.06	10.14	5.98	2.26	12.73	4.49	1.70	1.022	0.264	0.100
	150	9	3.41	0.99	0.33	7.89	3.22	1.07	9.15	1.79	0.60	0.863	0.170	0.057
	300	7	4.52	1.34	0.51	6.14	2.67	1.01	7.17	2.60	0.98	0.706	0.188	0.071