

# Genetische variatie bij mossen: oorsprong en mechanismen van handhaving

H.J. During

The advance of molecular techniques and mathematical models offers great opportunities for new developments in bryophyte population ecology, but ample scope remains for contributions by amateurs (field observations, experiments). A simple simulation model suggests that in clonally reproducing plant populations in steady state genetic variation will decline rapidly due to random drift, but this is not always confirmed by field data.

We are beginning to understand the mechanisms behind positively and negatively density-dependent effects in bryophyte communities, but the consequences for the maintenance of genetic variation of positive density dependence in particular have hardly been studied until now.

Other important developments in bryophyte population ecology include 1) the application of the metapopulation concept and the analysis of processes which are crucial in this context such as dispersal, establishment and mortality; 2) further studies on the size and genetic composition of the diaspore bank; and 3) relative reproductive success of males and females.

## Inleiding

Moleculaire methoden zoals RAPD analyses worden al veel gebruikt in de taxonomie, maar maken het ook mogelijk het lot van individuele genotypen te vervolgen zonder grote delen ervan te moeten monstereën. Zo kan bijv. het ruimtelijk patroon van genotypen goed geanalyseerd worden, en kunnen hypothesen worden getoetst over de wijze van handhaving van genetische variatie in populaties. De confrontatie van voorspellingen van een simpel model voor Heksenkruid (*Circaea lutetiana*) met veldgegevens die een verrassend grote genetische diversiteit van een populatie laten zien (R. Verburg, ongepubl.), toont aan dat we ook op dit gebied nog lang niet alles begrijpen.

## Concurrentie

In theorieën over verlies en handhaving van genetische variatie in populaties speelt ook de concurrentie binnen en tussen soorten een

grote rol. In dit opzicht lijken de meeste mossen zich duidelijk anders te gedragen dan hogere planten: in kasproeven vond Bates (1988) dat spruiten van *Rhytidiadelphus triquetrus* bij een hogere spruitdichtheid duidelijk langer en zwaarder werden dan bij een lagere. Ook in het veld treedt dit op: Økland & Økland (1996) vonden een positief verband tussen spruitgrootte van *Hylocomium splendens* en de dichtheid (onafhankelijk van de vraag welke soorten aan die dichtheid bijdroegen) van de mosvegetatie. De consequenties van deze positieve dichtheids-afhankelijkheid voor handhaving van genetische variatie zijn nog niet of nauwelijks geëxploreerd. Verwijderingsproeven van dominante mossen in het veld (E.C. van der Hoeven, ongepubl.) laten overigens zien, dat we ook hier de processen maar zeer gedeeltelijk begrijpen: in een op het oog vrijwel homogeen kalkgrasland, waarin dichte plekken van bijv. *Ctenidium molluscum* en *Calliergonella cuspidata* voorkomen, blijkt lokaal weghalen van de dominante soort simpelweg te leiden tot hergroei van de dezelfde soort.

### Populatie en deelpopulaties

Een andere belangrijke ontwikkeling in de mossen-oecologie is de toepassing van het metapopulatie-concept (bijv. Herben 1994). Dit houdt in dat een populatie opgebouwd gedacht wordt uit vele deelpopulaties, ieder met een eigen dynamiek en dus ook een eigen kans op vestiging van nieuwe deelpopulaties en op lokaal uitsterven. Vanuit het oogpunt van handhaving van genetische variatie is vooral van belang, dat deze processen niet synchroon zullen lopen in alle deelpopulaties. In dit kader spelen processen als verspreiding van sporen en kieming en vestiging van die sporen een grote rol.

Het lastigste aspect van deze benadering is, dat het voor een goede interpretatie nodig is om te kunnen inschatten welke plekje geschikt zijn voor een soort, onafhankelijk van de vraag of het mos er staat of niet. Voor *Splachnum*-soorten op mest is dit nog te doen, maar bij transplantatie- en zaalproeven blijkt doorgaans dat het mos selectiever is dan we dachten (zo bleek transplantatie van *Marchesinia mackayi* naar een belendend dal in Z-Frankrijk niet succesvol te zijn, Geissler 1995).

## Sporenvorraad in de bodem

In vrijwel elk onderzocht terrestrisch milieu blijkt de bodem een grote voorraad aan mos-diasporen te bevatten. Theoretisch zou dit als een soort genetisch 'geheugen' aan de handhaving van genetische variatie kunnen bijdragen, maar dit aspect is nog niet onderzocht. Ook hier lijken bij mossen andere processen van belang te zijn dan bij hogere planten; zo zijn het vooral soorten met grotere sporen die een sporenvorraad vormen, terwijl bij zaden vooral kleinere in de zaadvorraad vertegenwoordigd zijn. Een simpel model voor de 'spore pool' (Mogensen 1981) laat zien dat de overlevingskans van diasporen in de grond hoog moet zijn om een substantiële diasporenvorraad op te bouwen. De levensduur van zo'n voorraad zou goed onderzocht kunnen worden door de bodem van aangelegde bossen van bekende leeftijd te analyseren; vaak is voorafgaand aan het planten van de bomen een ruderaal vegetatie met bijbehorende mossen aanwezig geweest (Dyer & Lindsay 1992).

Een analyse van de diasporenvorraad kan van belang zijn bij natuurbouw en reconstructie van oude vegetaties, zoals blijkt uit het weer opduiken van *Anthoceros caucasicus* in gereconstrueerde beekdalvegetaties in Twente.

Bij enkele varens blijkt de sporenvorraad nog een heel andere rol te spelen. Als een spore aan de oppervlakte komt en kiemt, produceert het prothallium lokstoffen die veroorzaken dat sporen in de omringende bodem kiemen (in het donker!) en tot mannelijke prothallia uitgroeien! Bij andere soorten (bijv. *Blechnum spicant*) hangt het geslacht van het prothallium (mannelijk, vrouwelijk of hermafrodit) af van de lokale dichtheid aan prothallia; wellicht spelen ook hier zulke lokstoffen een rol.

Of dergelijke effecten ook bij mossen voorkomen is onbekend; ik weet niets van dichtheidsafhankelijke geslachtsbepaling bij mossen, maar het lijkt voor eenhuizige soorten (bijv. *Anthoceros* spp.) niet op voorhand onmogelijk.

## Genetische variatie door sexuele voortplanting

Sexuele voortplanting is ook bij mossen waarschijnlijk het proces dat het grootste deel van de genetische variatie veroorzaakt. In dit verband

is het relatief succes van vrouwtjes en mannetjes, zeker bij tweehuizige soorten, een dankbaar object van onderzoek. Al enige tijd is bekend dat bij veel dioecische pleurocarpen mannelijke planten minder vaak geslachtsorganen maken, zeldzamer zijn en een beperkter oecologische amplitudo hebben dan vrouwelijke planten (o.m. bij *Plagiomnium undulatum*, *Pleurozium schreberi* en *Thamnobryum alopecurum*). Maar ook bij *Sphaerocarpos texanus*, een tweehuizige soort waarbij de sporen in tetraden (2 mannelijke en 2 vrouwelijke met elkaar verbonden sporen) verspreid worden (d.w.z. in de sporenvoorraad geïncorporeerd worden), lijken mannelijke planten veel minder succesvol te zijn dan vrouwelijke (McLetchie 1992). Wel hebben vrouwelijke planten die in een polletje gemengd met mannetjes groeien meer kans op het maken van sporenkapsels dan planten in uitsluitend vrouwelijke polletjes.

Ik heb in dit verhaal proberen aan te geven, dat er veel spannende ontwikkelingen gaande zijn in de populatiebiologie van mossen, van kieming en vestiging tot metapopulaties. Een belangrijke rol is hierbij weggelegd voor moleculaire methoden en modellen, maar daarnaast is er nog veel belangrijk werk te doen voor mensen die het met minder apparatuur en mogelijkheden moeten doen!

## Literatuur

- Bates, J.W. 1988. The effect of shoot spacing on the growth and branch development of the moss *Rhytidiadelphustriquetrus*. *New Phytol.* 109:499-504.
- Dyer, A.F. & S. Lindsay. 1992. Soil spore banks of temperate ferns. *Amer. Fern J.* 82:89-122.
- Geissler, P. 1995. First experience with conservation of southern European bryophyte sites. *Cryptog. Helvet.* 18:151-155.
- Herben, T. 1994. Local rate of spreading and patch dynamics of an invasive moss species, *Orthodontiumlineare*. *J. Bryol.* 18:115-125.
- McLetchie, D.N. 1992. Sex ratio from germination through maturity and its reproductive consequences in the liverwort *Sphaerocarpos texanus*. *Oecologia* 92:273-278.
- Mogensen, G.S. 1981. The biological significance of morphological characters in bryophytes: the spore. *Bryologist* 84:182-207.
- Økland, R.H. & T. Økland. 1996. Population biology of the clonal moss *Hylacomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. II. Effects of density. *J. Ecol.* 84:63-69.