

De omvang van genetische verarming in twee zeldzame plantesoorten in Nederland, Veldsalie en Duifkruid

N.J. Ouborg,
R. van Treuren,
J. Haeck &
K. Reinink

Een betrekkelijk nieuw probleem voor het natuurbeheer is het verlies van genetische variatie uit kleine, geïsoleerde populaties zoals die veel voorkomen in natuurreservaten. Tot nu toe was dit genetische verarmingsprobleem gebaseerd op theoretische overwegingen. In een eerder artikel (Ouborg, 1988) werd de theoretische achtergrond van genetische verarming belicht. In dit artikel worden de eerste resultaten gepresenteerd van een onderzoek naar de omvang en consequenties van genetische verarming in de Nederlandse flora, aan de hand van twee plantesoorten, Veldsalie (*Salvia pratensis*) en Duifkruid (*Scabiosa columbaria*).

Het actief beheren van natuurgebieden is een relatief nieuwe bezigheid. Hoewel sinds het begin van deze eeuw al bescherming van natuurgebieden plaatsvindt, is het pas sinds een dertigtal jaren gebruik om via gerichte beheersmaatregelen de vegetatieontwikkeling in een vooraf bepaalde richting om te buigen (Bakker, 1979). Uitgangspunt daarbij zijn de bekende regels van Van Leeuwen (1966); de hierop gebaseerde maatregelen zijn alle gericht op het in stand houden en waar mogelijk creëren van het juiste milieu voor het gewenste vegetatietype.

De benadering kwam voort uit het inzicht dat de belangrijkste bedreigingen voor een natuurgebied liggen in de verstoring van de oecologische voorwaarden binnen een reservaat (Stortenbeker, 1987). In de loop der jaren bleek meer en meer dat er ook andere problemen kunnen ontstaan die niet direct zijn aan te pakken met de traditionele methoden van inwendig en uitwendig beheer (Bakker et al., 1979). Deze problemen kunnen samengevat worden onder de term versnippering.

Meer en meer blijkt het natuurlijke landschap versnipperd te raken; natuurgebieden worden kleiner en komen

verder uit elkaar te liggen. Dat kan onder andere tot gevolg hebben dat, hoewel een reservaat het geschikte habitat voor een soort biedt, deze soort daar toch niet voorkomt, eenvoudig omdat de soort het reservaat niet (meer) kan bereiken. Dit dispersieprobleem is op beleidsniveau onderkend en wordt aangepakt door de noodzaak van een oecologische infrastructuur te onderstrepen in het ruimtelijke-ordening-beleid.

Eén van de problemen die voort kunnen komen uit versnippering is genetische verarming (Ouborg, 1988).

Veel van de te beheren populaties van met name zeldzame soorten zijn klein van omvang en liggen geïsoleerd van elkaar. Dat heeft tot gevolg dat in deze populaties door random (= toevallige) genetische processen en inteelt verlies van genetische variatie kan optreden (fig. 1); dit proces wordt genetische verarming genoemd. Verlies van genetische variatie kan op haar beurt leiden tot belangrijke nadelen voor de betrokken populatie. Om te beginnen is er een nadeel op korte termijn wanneer minder variabele individuen slechter presteren

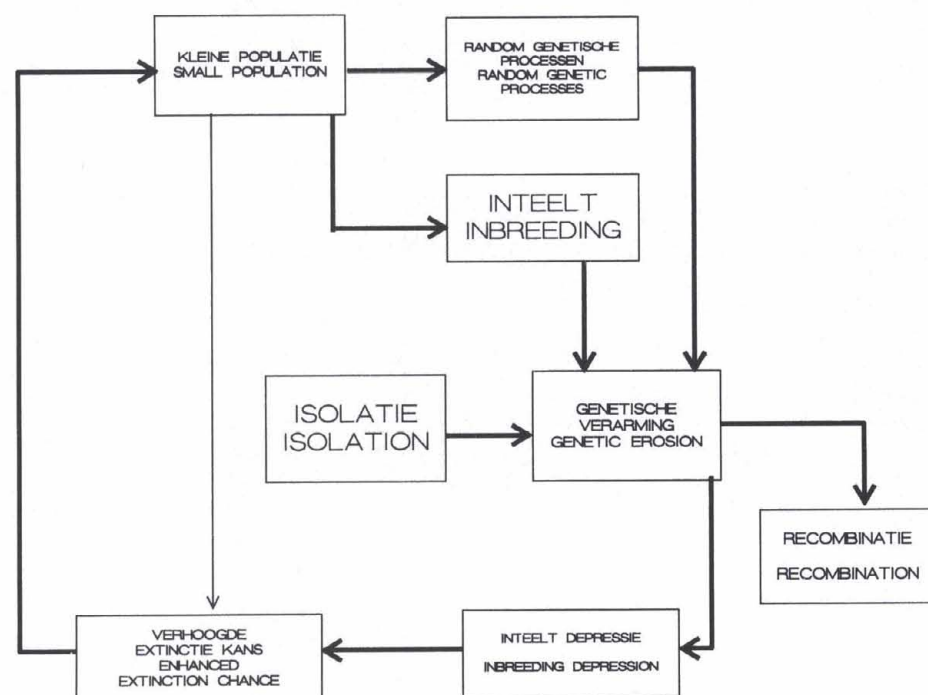


Fig. 1. Schematisch overzicht van de keten van processen in de genetische verarmingscyclus.

Schematized overview of the chain of processes in the genetic erosion cycle.



als het om voortplanting, overleving, ziektegevoeligheid enz. gaat. Ook op lange termijn is een nadeel voorstelbaar. Wanneer in de toekomst het milieu verandert waarin de populatie zich bevindt, zal de populatie zich daaraan niet, of niet voldoende, kunnen aanpassen; immers, de daarvoor benodigde variatie ontbreekt. Het zal duidelijk zijn dat deze nadelen leiden tot een verlaging van de overlevingskans van de populatie. Bovendien zullen de nadelen een negatieve invloed hebben op het aantal individuen in de populatie, waarmee de cirkel rond is (fig. 1). Is een populatie eenmaal de genetische verarmingscirkel binnen gekomen dan bevindt zij zich in een neerwaartse spiraal die uitsluitend met zeer gerichte maatregelen omgebogen kan worden. Een ontsnappingsmogelijkheid is bv. recombinatie; hier wordt in de paragraaf beheersproblemen nader op ingegaan.

In Ouborg (1988) (waarin tevens uitgebreider op de achtergronden van genetische verarming wordt ingegaan) werd erop gewezen dat de genetische verarmingsproblematiek voornamelijk op theorie gebaseerd was. Sindsdien is er op het Instituut voor Oecologisch Onderzoek en aan de Rijksuniversiteit Groningen een project gaande dat erop gericht is de omvang en gevolgen van genetische verarming bij bedreigde plantesoorten in Nederland vast te stellen. In dit artikel wordt ingegaan op de eerste resultaten van dit onderzoek bij twee soorten, Veldsalie en Duifkruid.

De soorten en hun verspreiding

Voor het uitvoeren van onderzoek aan zeldzame soorten geldt dat het onderzoek niet de ondergang van de soort mag bespoedigen. Op basis van deze stelregel is gezocht naar soorten die zeldzaam maar niet te zeldzaam zijn, waarvan in Nederland voldoende grote en kleine populaties voorhanden zijn en die aan een aantal technische eisen voldoen (zoals geschiktheid voor het uitvoeren van elektroforese). Uiteindelijk zijn op basis van deze criteria twee soorten geselecteerd om de genetische verarmingstheorie te toetsen.

Veldsalie (fig. 2) is een overblijvende soort van kalkrijke rivierduinen en -dijken. De soort wordt door hommels bestoven en is een typische kruisbestuiver. Veldsalie bloeit in juni waarna de rijpe zaden begin juli afvallen zonder specifiek verspreidingsmechanisme. Bij



Fig. 2. Veldsalie (*Salvia pratensis*).
Meadow clary.



Fig. 3. Duifkruid (*Scabiosa columbaria*).
Small scabious.

de eerst volgende regenachtige periode treedt kieming op waarna de planten tot de eerste vorstperiode bovengronds blijven. In de winter verdwijnen de bovengrondse delen grotendeels; in april begint de groei weer. In ons land is het voorkomen van Veldsalie beperkt tot de grote rivieren in Gelderland en Overijssel (uitgezonderd een enkele plek in Zuid-Limburg en enkele plaatsen in Zeeland). Het aantal populaties is betrekkelijk klein en de meeste populaties bestaan uit slechts enkele tientallen bloeiende individuen.

De andere soort, Duifkruid (fig. 3), is eveneens een overblijvende soort die behalve op rivierduinen en -dijken ook voorkomt op de kalkgraslanden van Zuid-Limburg. Duifkruid wordt door insecten bestoven en is ook een kruisbestuivende soort. Deze soort bloeit van augustus tot en met november en de kieming vindt plaats in het volgende voorjaar. Ook deze soort is zeldzaam in Nederland. De voornamelijk (zeer) kleine populaties komen voor langs de Gelderse IJssel, terwijl de grote populaties vooral in Zuid-Limburg te vinden zijn. De huidige verspreiding van beide soorten is weergegeven in figuur 4.

In 1988 is ten behoeve van elektroforese in 14 Veldsalie en 12 Duifkruid populaties van een aantal willekeurig gekozen individuen (of van alle individuen bij een kleine populatie) een minimale hoeveelheid blad verzameld. De populaties varieerden in grootte van minder dan 10 tot 1500 bloeiende planten voor Veldsalie en tot 100000 bloeiende planten voor Duifkruid (tabel 1). De populaties zijn bij beide soorten bij 'groot' of 'klein' ingedeeld zodanig dat het verschil in grootte tussen de grootste kleine en de kleinste grote populatie maximaal was, terwijl er voorts naar gestreefd is de twee groepen min of meer even groot te maken.

Methoden van meting

Hoewel tot nu toe steeds gesproken is van 'de genetische variatie' is het belangrijk zich te realiseren dat het altijd gaat om genetische variatie van één bepaalde eigenschap, zoals bv. bladmorphologie, chlorofylgehalte of aantal geproduceerde zaden. Voor elke eigenschap is een eigen methode noodzakelijk om de genetische variatie in die eigenschap te meten. Om twee verschillende typen eigenschappen te kunnen onderzoeken is van twee methoden gebruik gemaakt.

Fig. 4. Verspreiding van Veldsalie (links) en Duifkruid populaties in Nederland. Onderzochte populaties zijn aangeduid met grote stippen en de afkortingen van tabel 1.

Geographical distribution of Meadow clary (left) and Small scabious populations in The Netherlands. Investigated populations are marked with large dots and the abbreviations of table 1.

Allereerst is een standaardmethode uit de populatiegenetica gehanteerd die elektroforese genoemd wordt. Deze methode richt zich op het vaststellen van het aantal varianten van een enzym dat een plant produceert. Enzymen zijn eiwitten die elk organisme produceert en die een belangrijke rol spelen bij de stofwisseling en, in het geval van planten, bij de fotosynthese. Elk enzym wordt gecodeerd door een gen. In diploïde organismen, zoals planten, heeft elk individu twee copieën van elk gen, die allelen worden genoemd. Wanneer de allelen identiek zijn heet het individu homozygoot en produceren beide allelen exact dezelfde variant van het enzym. In heterozygote individuen zijn de allelen niet identiek en produceren zij elk een andere variant. Deze varianten verschillen van elkaar in elektrische lading. Dat maakt het mogelijk via elektroforese (d.i. scheiding met behulp van een elektrisch veld) deze varianten van elkaar te



scheiden, zodat een heterozygoot individu herkenbaar wordt. Aan de hand van het aantal homo- en heterozygote individuen en het aantal allelen binnen de populatie kan een aantal maten voor de genetische variatie berekend worden (zie ook kader).

Een heel andere methode was nodig om de genetische variatie in morfologische eigenschappen te kunnen vaststellen. Deze methode wordt de common environment ('gemeenschappelijke omgeving') methode genoemd. Zij is gebaseerd op de idee dat de variatie in

Veldsalie (*Salvia pratensis*)

Kleine populaties small populations	N	n	Grote populaties large populations	N	n
Forten 1 (F1)	5	5	Olst (O)	300	49
Forten 2 (F2)	14	14	Ruitenbergr (R)	300	50
Neerijnen (N)	17	17	Cortenoever 2 (C2)	310	66
Lexmond (L)	30	20	Wilpse Klei (W)	400	50
Hoenaard (H)	46	34	Bijland 2 (B2)	1000	36
Bijland 1 (B1)	60	14	Koekoekswaard (K)	1500	60
Cortenoever 1 (C1)	60	10			
Piekenwaard (P)	61	43			

Duifkruid (*Scabiosa columbaria*)

Kleine populaties small populations	N	n	Grote populaties large populations	N	n
Hoenaard (H)	14	6	Terwolde (T)	200	50
Kwartierse Dijk (Kd)	35	25	Wilpse Klei (Wk)	200	50
Ruitenbergr (R)	90	42	Bemelerbergr (B)	300	50
Kannerhei (K)	100	21	Wolfskop (Wo)	25000	48
Zalk (Z)	118	30	Olst (O)	50000	50
			Julianagroeven (J)	75000	50
			Wrakelbergr (W)	100000	50

Tabel 1. Overzicht van de onderzochte populaties met het aantal bloeiende planten in 1988 (N) en het aantal individuen waarop elektroforese is toegepast (n).

The locations of the investigated populations with the number of flowering individuals (N) and the number of individuals that were investigated with electrophoresis (n).



SCABIOSA COLUMBARIA



morfologie die in het veld waargenomen wordt, in principe twee oorzaken heeft. Aan de ene kant verschillen planten van elkaar doordat zij een andere genetische achtergrond hebben, aan de andere kant verschillen zij doordat zij in een andere (micro)omgeving staan. In het veld zijn deze twee oorzaken niet van elkaar te scheiden. Bij de common environment methode worden daarom zaden van verschillende populaties en verschillende ouders opgekweekt onder identieke omstandigheden (meestal in de kas). Variatie die dan nog wordt waargenomen kan niet veroorzaakt worden door verschil in omgeving en moet dus een genetische basis hebben. Door de variatie in een serie eigenschappen op deze wijze te meten, kan een maat voor de genetische variatie in morfologische eigenschappen per populatie berekend worden.

Enzymvariatie en populatiegrootte

De genetische variatie die met elektroforese wordt gemeten, wordt vooral door random genetische processen (ook wel drift genoemd) bepaald; vrij algemeen wordt aangenomen dat selectie hier geen rol speelt. Wanneer de genetische variatie in een eigenschap binnen een populatie volledig bepaald zou worden door drift en inteelt, dan zal in een kleine populatie het verlies van variatie groot zijn en omgekeerd (Ouborg, 1988). In dat geval zou er een positief verband bestaan tussen populatiegrootte en genetische variatie in de desbetreffende eigenschap: hoe groter de populatie hoe groter de genetische variatie binnen die populatie.

Bepaling van genetische variatie door middel van elektroforese:

Ter voorbereiding van elektroforese wordt een stukje blad van een individu fijn gemalen en gehomogeniseerd. Het homogenaat wordt vervolgens op een gel gebracht. Een gel is een plak gelatine-achtige substantie die gemaakt is uit een zetmeel oplossing. Hierna wordt een elektrisch veld over de gel aangelegd, waarna de verschillende geladen enzymen uit het blad met verschillende snelheid door de gel migreren. Na een aantal uren zullen de verschillende varianten een verschillende afstand in de gel hebben afgelegd. De enzymen kunnen vervolgens zichtbaar gemaakt worden door de gel te kleuren, waarbij gebruik gemaakt wordt van de specifieke werking van het desbetreffende enzym. Op de plaats waar het enzym zich bevindt verschijnt een gekleurd (meestal blauw) neerslag. Van het verkregen bandenpatroon kan vervolgens een genetische interpretatie worden gemaakt.

In figuur A wordt een voorbeeld gegeven van de verschillende stadia tijdens elektroforese. In dit geval worden vijf verschillende individuen van een diploïde¹ soort geëlectroforeerd. In situatie A bevinden de homogenaten zich in de opbrengstplaatsen van de gel; een elektrisch veld wordt nu over de gel aangelegd. Aangenomen dat de enzym-varianten negatief geladen zijn, zullen zij in dit voorbeeld naar de positieve pool migreren. In situatie B is de positie van de enzym-varianten in de gel na circa 1 uur weergegeven. Na circa 3 uur is situatie C bereikt.

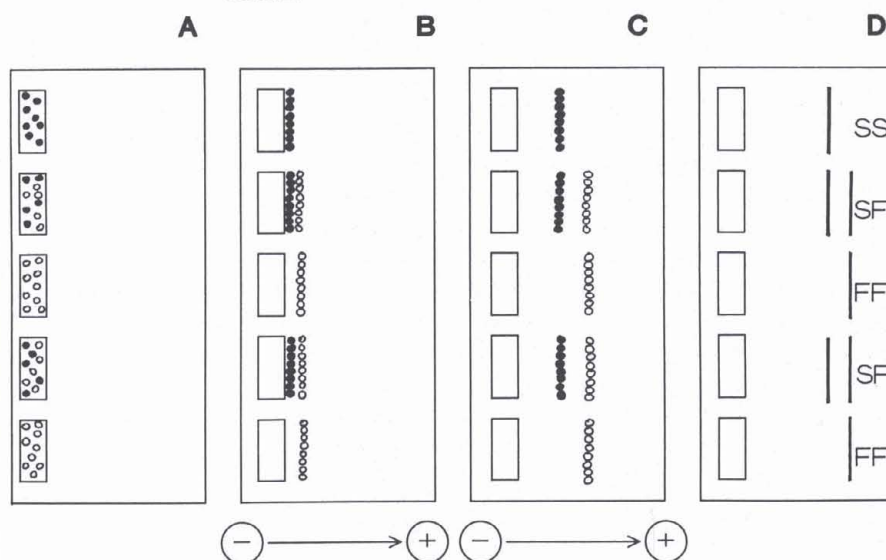


Fig. A. Verschillende stadia in het elektroforeseproces. Different stages during electrophoresis.

Als na circa 5 uur de elektroforese wordt gestopt en de enzym specifieke kleuring wordt toegepast (situatie D), ontstaat een blauw neerslag in de vorm van een bandje op de plaats waar het onderzochte enzym zich bevindt. Genetische interpretatie is nu mogelijk. Individuen met alleen de langzame (*slow*) variant worden aangeduid met SS en individuen met alleen de snelle variant (*fast*) worden aangeduid met FF. Deze individuen hebben elk twee identieke varianten en zijn dus homozygoot. Individuen met beide varianten (SF) zijn heterozygoot. Wanneer de individuen van een populatie (of een steekproef daaruit) voor een aantal enzymen worden geëlectroforeerd, kan een schatting worden gemaakt van de hoeveelheid genetische variatie die in een populatie aanwezig is. De hoeveelheid variatie wordt meestal uitgedrukt in de polymorfiegraad (= de fractie genen die variatie vertoont), de heterozygotiegraad (= de fractie genen waarvoor een gemiddeld individu heterozygoot is) en het gemiddeld aantal waargenomen allelen per gen.

¹Voor de betekenis van begrippen als diploïd, allel, heterozygoot enz. wordt verwezen naar het eerdere artikel over genetische verarming in De Levende Natuur (Ouborg, 1988).

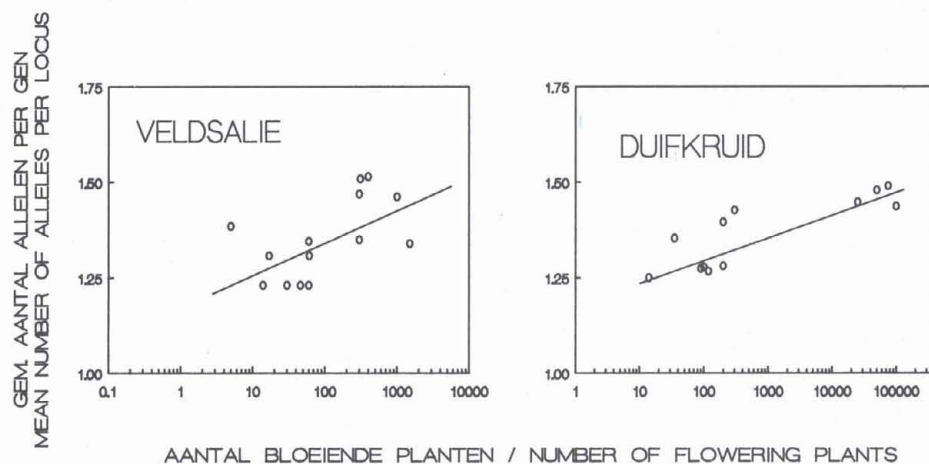


Fig. 5. De relatie tussen populatiegrootte en genetische variatie op enzym niveau per populatie.

Correlation between population size and allozyme variation within each population.

Voor beide soorten bleek het mogelijk 13 verschillende enzymen op genetische variatie te onderzoeken. Deze enzymen zijn een representatieve steekproef uit het totaal van enzymen dat een plant bezit. Van deze 13 enzymen bleken er 11 variabel te zijn binnen de soort; de andere twee waren voor alle individuen en alle populaties identiek.

Als maat voor de genetische variatie werd per populatie het gemiddeld aantal allelen per gen berekend. In figuur 5 is deze maat uitgezet tegen het aantal bloeiende individuen. In beide soorten blijkt dan dat naarmate de populatie groter is het aantal allelen ook hoger is: de genetische variatie neemt toe met de populatiegrootte. Dit is dus precies zoals verwacht werd wanneer genetische verarming een rol speelt bij deze soorten. Ook de polymorfiegraad (zie kader) is hoger in grote populaties dan in kleine populaties (Van Treuren et al., 1991).

Differentiatie tussen populaties

Drift leidt tot verlies van genetische varianten uit de populatie. Omdat het hier gaat om een toevalsproces, is niet te voorspellen welke variant zal verdwijnen. Bovendien zal in de ene populatie de ene variant en in de andere populatie de andere variant verloren gaan. In dat geval gaan de populaties onderling steeds meer van elkaar verschillen. Daarom wordt verwacht dat kleine populaties met veel drift sterker van elkaar zullen verschillen dan grote populaties met weinig drift.

Ook de differentiatie tussen popu-

laties is uit de resultaten van de elektroforese te berekenen. Dan blijkt dat de differentiatie tussen kleine populaties voor beide soorten ongeveer tweemaal zo groot is als tussen grote populaties (fig. 6). Ook dit resultaat is volledig in overeenstemming met de verwachtingen als genetische verarming een rol speelt.

De resultaten van de elektroforese geven tenslotte ook aan dat de populaties vermoedelijk van elkaar geïsoleerd zijn. Als voorbeeld kunnen de beide Bijland-populaties van Veldsalie dienen (B1 en B2). Deze populaties liggen niet meer dan 200 meter van elkaar af, aan weerszijde van een weg. Desondanks worden er in de ene populatie enzymvarianten gevonden die in de andere ontbreken, hetgeen zeer aannemelijk maakt dat er geen uitwisseling tussen deze populaties is.

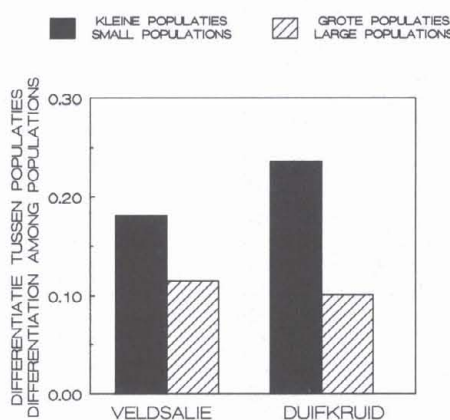


Fig. 6. De genetische differentiatie tussen kleine populaties onderling en grote populaties onderling voor beide soorten. Op de verticale as staat uitgezet welke proportie van de totaal waargenomen variatie binnen elke groep veroorzaakt wordt door verschillen tussen populaties.

Genetic differentiation among small populations and among large populations for both species, expressed as the proportion of total variance that can be attributed to variance between populations.

Morfologische variatie en populatiegrootte

Anders wordt het wanneer de genetische variatie in morfologische eigenschappen wordt bekeken. Aangenomen kan worden dat dit type van variatie onder invloed staat van selectie. Immers, ook wat vorm betreft zal een plant zo goed mogelijk aan zijn omgeving zijn aangepast. Wat men in een populatie aan genetische variatie waarneemt, is dus het resultaat van een balans tussen drift en selectie. Aangezien de grootte van selectie en de richting waarin zij werkt onbekend zijn, kan in principe geen duidelijke verwachting worden uitgesproken. Echter, wanneer de balans doorslaat naar een dominante invloed van drift, zoals te verwachten is in kleine populaties (Ouborg, 1988), dan is eenzelfde relatie tussen genetische variatie en populatiegrootte te verwachten als werd vastgesteld bij de elektroforese methode.

Voor het meten van de morfologische variatie werden zaden van vijf Veldsalie en zeven Duifkruid populaties opgekweekt in de kas. Aan de planten werden 16 à 17 verschillende eigenschappen gemeten, verspreid over kiemplant-, juveniel- en bloeistadium. De variatie in deze eigenschappen werd gecombineerd tot één maat per populatie die de gemiddelde variatie in morfologische en voortplantingseigenschappen per populatie aangeeft. Bij beide soorten blijkt dat, net als bij variatie op enzym niveau, ook hier een duidelijk verband bestaat tussen genetische variatie en populatiegrootte (fig. 7). Zoals hiervoor werd aangegeven is dit een aanwijzing dat de variatie hier voornamelijk door drift wordt bepaald. Genetische verarming heeft dus ook invloed op variatie in morfologische eigenschappen (Ouborg et al., 1991).

Conclusies

Een duidelijke conclusie die uit deze resultaten getrokken kan worden, is dat genetische verarming in deze twee soorten een rol speelt. Binnen kleine populaties komt in alle gevallen duidelijk minder variatie voor. Dit betekent dat deze populaties zich in de genetische verarmingscirkel bevinden, wat mogelijk gevolgen kan hebben voor hun overlevingskansen.

De eerste vraag die van belang is voor het beheer, is wat de consequenties zijn van genetische verarming voor het functioneren van de populaties zelf.

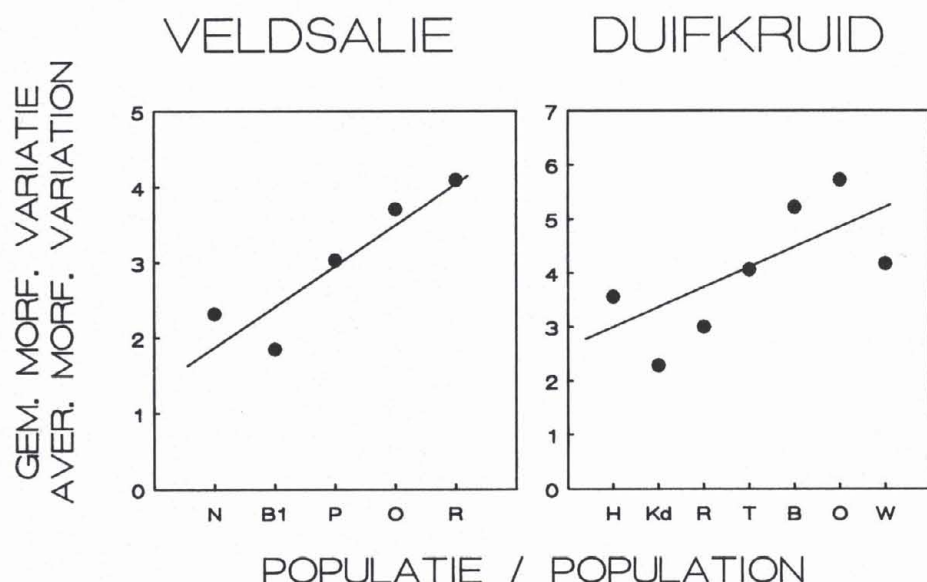


Fig. 7. Een maat voor de gemiddelde morfologische variatie in elke populatie, waarbij de populaties gerangschikt zijn van klein (links) naar groot (rechts).

A measure of the mean morphological variation in each population, as measured under common environment conditions. Populations are ranked from small (left) to large (right).

Leidt verlies van genetische variatie inderdaad tot de verwachte korte en lange termijn nadelen? Op dit moment kan op deze vraag geen sluitend antwoord gegeven worden. De eerste resultaten van vervolgonderzoek wijzen erop dat er inderdaad problemen zijn of kunnen ontstaan. Wanneer bv. de groeisnelheid van Veldsalieplanten uit grote en kleine populaties wordt vergeleken dan blijken de planten uit de kleine populaties systematisch langzamer te groeien. Een ander resultaat is dat beide soorten gevoelig blijken te zijn voor inteelt. Wanneer kunstmatig ingeteelde en niet-ingeteelde nakomelingen met elkaar worden vergeleken blijkt dat kieming, groei en overleving van de ingeteelde nakomelingen aanzienlijk slechter verlopen. Dat betekent dat wanneer inteelt en het daarmee gepaard gaande verlies van genetische variatie optreden, de prestaties van afzonderlijke planten negatief beïnvloed worden. Het onderzoek is echter op dit punt nog niet afgerond zodat deze conclusie met enige voorzichtigheid gepresenteerd wordt.

Een tweede niet minder belangrijke vraag is in hoeverre deze resultaten representatief zijn voor andere soorten. Uiteraard kan deze vraag niet rechtstreeks beantwoord worden: andere soorten van de Nederlandse flora zijn immers niet op deze wijze onderzocht. Wel is te beredeneren dat soorten die een vergelijkbaar bestuivingssysteem en een vergelijkbare levenscyclus hebben als Veldsalie en Duifkruid, vermoedelijk ook met genetische verarming te maken hebben. Voorwaarde is dat deze soorten vaak in kleine, geïsoleerde populaties

voorkomen; een voorwaarde waaraan helaas maar al te veel soorten voldoen. Het is zelfs te verwachten dat in soorten die een snellere generatietijd hebben dan Veldsalie en Duifkruid genetische verarming al veel ernstiger vormen heeft aangenomen (Ouborg, 1988). In ieder geval is het duidelijk dat er grote behoefte bestaat aan het herhalen van dit onderzoek aan andere soorten.

Beheersproblemen

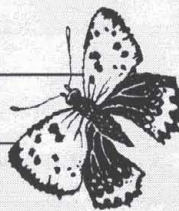
Nu duidelijk is dat genetische verarming een reëel probleem voor het beheer van met name kleine populaties vormt, rijst de vraag wat er tegen te doen valt. Al eerder (Ouborg, 1988) werd gesteld dat voorop staat dat eerst aan de oecologische voorwaarden voldaan moet zijn. In die zin verandert er in de praktijk van het beheer niets. Het tegenwerken van genetische verarming vergt echter een aantal extra maatregelen.

Een aantal maatregelen, als optimaliseren van de populatiegrootte en minimaliseren van de onderlinge afstand van populaties, werd al eerder genoemd (Ouborg, 1988). Zonder de pretentie te hebben de optimale oplossing voorhanden te hebben wordt hier een aantal mogelijkheden genoemd. Een belangrijke maatregel betreft uiteraard het opheffen van de isolatie van afzonderlijke populaties. In het Natuurbeleidsplan wordt dit de noodzaak van een oecologische hoofdstructuur genoemd (MLV, 1989). In het algemeen moet er naar gestreefd worden de verbindingen tussen natuurgebieden te optimaliseren. Dit kan in de vorm van juist beheer van bermen, spoorwegen en waterstromen (Verkaar,

1988). Niet alleen moet daarbij gelet worden op de geschiktheid van deze verbindingen als habitat voor de betrokken plantensoort, maar ook de functie als verspreidingsbaan voor bestuivers is in dit verband erg belangrijk.

Een bron van genetische variatie die tot nu toe nog niet is besproken, is de recombinatie (fig. 1). Onder recombinatie verstaan wij de herrangschikking van genetisch materiaal die optreedt bij de delingen van het DNA die vooraf gaan aan seksuele voortplanting, dat is dus bij de productie van eicellen en pollen. Deze herrangschikking leidt tot nieuwe varianten in de volgende generatie nakomelingen; hoe meer nakomelingen hoe meer varianten er doorgegeven kunnen worden. Dat betekent dat de genetische variatie sneller zal toenemen in een snel groeiende populatie (Nei et al., 1975). Elke maatregel die bijdraagt aan (het verhogen van) de groeisnelheid van de populatie zorgt in principe ook voor - op zijn minst gedeeltelijk - herstel van de genetische variatie, zelfs wanneer de populatie volledig geïsoleerd is en blijft. Het gaat hierbij vooral om maatregelen die de reproductie beïnvloeden.

Als voorbeeld kan een aantal populaties van Duifkruid dienen die wordt begraasd door schapen en door jongvee. Veldwaarnemingen gaven aan dat de planten in deze populaties veelal niet of nauwelijks tot reproductie komen, omdat zij afgevreten worden. Voor het genetisch welzijn van deze populaties zou het daarom beter zijn wanneer overgeschakeld werd naar op het juiste moment maaien. Of dit een reële overweging is, hangt af van de plannen die de



beheerder met de rest van de vegetatie heeft.

Samengevat komt het erop neer dat extra maatregelen nodig zijn om genetische verarming tegen te gaan. In veel gevallen kunnen deze maatregelen uitgevoerd worden naast de traditionele beheersmaatregelen. In enkele gevallen zijn de genetische voorwaarden voor een soort in conflict met de oecologische voorwaarden voor de vegetatie. In die gevallen komt natuurbeheer neer op haar essentie: natuurbeheer is het maken van keuzes.

Literatuur

Bakker, P.A., 1979. Vegetation science and nature conservation. In: The study of vegetation. Dr. W. Junk b.v. publishers, Den Haag: 249-288.

Bakker, T.W.M., J.A. Klijn & F.J. Zadelhoff, 1979. Duinen en duinvalleien. Pudoc, Wageningen.

Leeuwen, Chr. G. van, 1966. Het botanisch beheer van natuurfreservaten op structuur-oecologische grondslag. Gorteria 3: 16-28.

Ministerie van Landbouw en Visserij, 1989. Natuurbeleidsplan. SDU, Den Haag.

Nei, M., T. Maruyama & R. Chakraborty, 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. Evolution 29: 1-10.

Ouborg, N.J., 1988. Genetische verarming: de problematiek van het beheer van kleine plantenpopulaties. De Levende Natuur 89(1): 7-13.

Ouborg, N.J., R. van Treuren & J.M.M. van Damme, 1991. The significance of genetic erosion in the process of extinction II. Morphological variation and fitness components in populations of varying size of *Salvia pratensis* L. and *Scabiosa columbaria* L.. Oecologia 86: 359-367.

Stortenbeker, C.W., 1987. Ecologische voorwaarden voor het behoud van de heide als levensgemeenschap. De Levende Natuur 88(3): 98-103.

Treuren, R. van, R. Bijlsma, W. van Delden & N.J. Ouborg, 1991. The significance of genetic erosion in the process of extinction I. Genetic differentiation in *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria* in relation to population size. Heredity 66: 181-189.

Verkaar, H.J.P.A., 1988. Wegbermen en vierdijken als mogelijke migratiebanen voor planten. Landschap 5: 72-82.

Summary

The extent of genetic erosion in two rare plant species in The Netherlands, *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria*.

Genetic erosion is a relatively new threat to conservation of rare species. In theory small population size and isolation from other

populations should lead to loss of genetic variation from these populations. This should then lead to loss of individual fitness thereby decreasing the viability of the population as a whole. Thus, genetic erosion ultimately leads to increased extinction chances for small populations.

In the present paper the relation between population size and level of genetic variation in two threatened plant species in The Netherlands, *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria*, is investigated. Allozyme variation, expressed as observed number of alleles per locus was positively correlated with population size. Differentiation between small populations was for both species substantially higher than differentiation between large populations. Pattern of allozyme variation in adjacent populations was often very dissimilar indicating that the populations are largely genetically isolated. The relation between morphological variation and population size as was measured under common environmental conditions was very similar to the relation that was found with allozyme variation. All results are in agreement with expectations from the genetic erosion hypotheses.

As far as the reproductive- and other life history characters of these two species are representative for a large number of other plant species genetic erosion may be a common feature among the Dutch flora.

Dankwoord

Op deze plaats willen wij iedereen bedanken die ons de vaak zeer moeilijk vindbare kleine populaties van beide soorten en de informatie daarover hebben aangeleverd. Dit onderzoek werd gedeeltelijk gefinancierd door de Directie Natuur-, Milieu- en Faunabeheer van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij.

Drs. N.J. Ouborg, Dr. J. Haeck & Ing. K. Reinink
Instituut voor Oecologisch Onderzoek
Boterhoeksestraat 22
6666 GA Heteren

Drs. R. van Treuren
Vakgroep populatiegenetica
R.U. Groningen
Kerklaan 30
9751 NN Haren.



Leefgebieden

Nieuw

Het gevaar dat de toenemende isolatie van dieren- en plantenpopulaties zal leiden tot het verdwijnen van nog meer soorten uit ons land staat de laatste jaren volop in de belangstelling. Ook de Ringslang (*Natrix natrix*) - een bedreigde soort - ontkomt niet aan opsplitsing en isolatie van zijn leefgebieden. Het huidige nederlandse leefgebied kan echter een aanzienlijke uitbreiding krijgen in de Flevopolders waar een grote oppervlakte aan potentieel geschikte habitats voorkomt. We zullen een model van het leefgebied van de Ringslang bespreken en toepassen op Flevoland.

Gerard Smit &
Annie Zuiderwijk