

Dwerggroei bij planten

S. SEGAL.

(Hugo de Vries-laboratorium, Amsterdam)

In het veld kunnen we dikwijls kleine plantjes aantreffen. Kleine vormen van niet volkomen ontwikkelde planten, bijvoorbeeld vegetatieve of vegetatief blijvende zaadplanten, zijn uiteraard niet zeldzaam en in vele gevallen zijn hiervoor oorzaken, meestal van oecologische aard, aan te wijzen. In dergelijke gevallen mogen we niet spreken van dwerggroei, omdat de levenskringloop van zulke planten is verstoord; hierdoor is dus tevens de levensvatbaarheid van de soort ter plaatse (niet van het individu, dat hoeft althans niet) beperkt, zeker indien de soort geen efficiënte middelen heeft zich vegetatief uit te breiden.

Van verschillende gekweekte plantesoorten zijn erfelijk constante dwergvormen bekend. Deze zijn vaak het gevolg van het recessief worden van slechts één enkele factor. Het is wel waarschijnlijk dat op overeenkomstige wijze in de natuur dwergvormen kunnen ontstaan die zich veelal ternauwernood zullen ontwikkelen doordat de vitaliteit en dus ook de concurrentiekracht gering is. Zulke gevallen worden hier buiten beschouwing gelaten.

Het meest normale geval van dwerggroei is die van soorten of andere systematische eenheden die van nature klein zijn. In vele gevallen speelt hierbij de aanpassing aan de standplaats een rol, bepaalde milieus laten slechts de aanwezigheid van kleine individuen toe. Door één of meer milieufactoren wordt dan dus de ontwikkeling van grotere planten belemmerd, of die van kleinere planten relatief sterker bevorderd.

Heel fraai is dit waar te nemen bij de soorten die kenmerkend zijn voor de Draadgentiaan-gemeenschap (*Cicendietum filiformis*), welke we in ons land kunnen aantreffen op vochtige, enigszins voedselarme en open plaatsen die zijn ontstaan onder invloed van de mens, zoals karresporen, weinig betreden heidepaadjes, afgegraven en afgeplagde terreinen. Type-rend voor deze pioniervegetaties zijn onder meer Draadgentiaan (*Cicendia filiformis*), Dwergglas (*Radiola linoides*) en Dwergbloem (*Centunculus minimus*) en tal van andere kleine gewassen die in bepaalde gevallen kunnen optreden, zoals Borstelbies (*Scirpus setaceus*), Dwerggras (*Juncus pygmaeus*), Koprus (*Juncus capitatus*) en Oeverkruid (*Littorella uniflora*). Ook in andere vegetaties van het Dwergbiezen-verbond (*Nanocyperion flavescens*) (zie Diemont, Sissingh en Westhoff 1940), eveneens typische pioniervegetaties, domineren kleine gewassen, bijvoorbeeld Knopige vetmuur (*Sagina nodosa*) en „Duindwergzegge” (*Carex serotina* ssp. *pulchella*) in de gemeenschap van Strandduizendguldenkruid en Krielparnassia (*Centauretio-Saginetum moniliformis*). Dat juist pioniervegetaties uit veel dwergplanten zijn samengesteld, is niet zo verwonderlijk. Op open terreinen zijn door gaans allerlei factoren extreem, bijvoorbeeld temperatuursveranderingen en hoeveelheid licht. De vegetatie heeft hier nog niet haar stabiliserende werking kunnen doen gelden. Ook in de Vetmuur-Zilvermosgemeenschap (*Saginetum-Bryetum ar-*

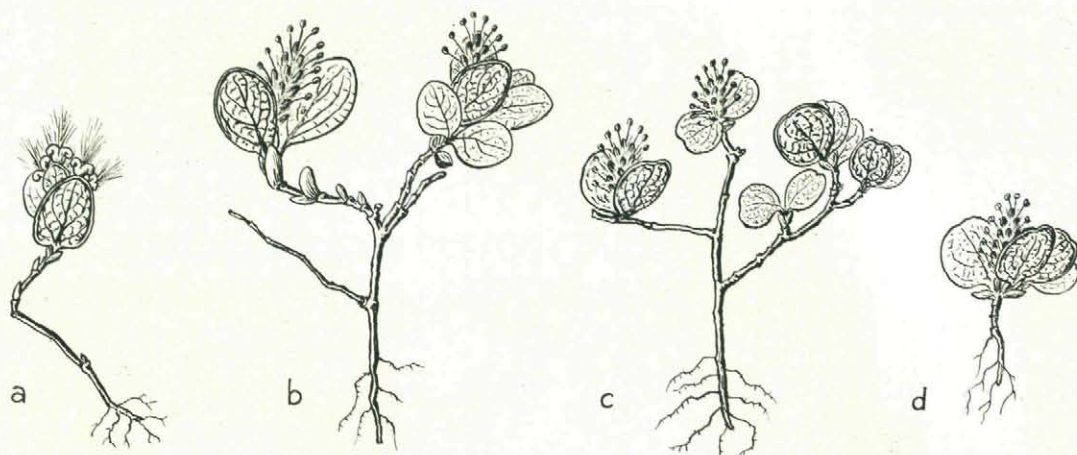


Fig. 1. Dwergheesters van *Salix polaris*. Ware grootte. a. Vrouwelijke plant uit Jämtland (Zweden). b. Mannelijke plant uit Jämtland. c. Idem uit Abisko (Lapland, Zweden), ong. 600 m hoogte, ZW-helling. d. Idem uit Abisko, ong. 750 m hoogte, NW-helling.

gentei), oorspronkelijk door de auteurs geplaatst in hetzelfde verbond maar later opgenomen in de klasse Plantaginetea maioris (Tüxen, 1950), zijn het kleine kruiden die de overhand hebben: Liggende vetmuur (*Sagina procumbens* f. *nodosa*), Straatgras (*Poa annua*), en kleine vormen van de Grote weegbree (*Plantago maior* var. *intermedia*), Greppelrus (*Juncus bufonius*), Varkensgras (*Polygonum aviculare*) en Moerasdroogbloem (*Gnaphalium uliginosum*). Deze gemeenschap kunnen we in verschillende varianten aantreffen door het gehele land tussen de straatstenen, het fraaist ontwikkeld op enigszins vochtige groeiplaatsen. De vegetatie is bestand tegen een niet te veelvuldige betreding. Andere bepalende factoren zijn hier het geringe relatieve oppervlak van de bodem en de kleine ruimten tussen de straatstenen waarin de planten moeten wortelen.

Dwerggroei kunnen we in het algemeen verwachten waar het milieu extreem is, hij

is dan dus een aanpassing aan minder gunstige omstandigheden. De temperatuur kan hierbij van grote betekenis zijn, al of niet in combinatie met andere factoren. Zo zijn kleine kruiden en struikjes typisch voor bepaalde woestijnvegetaties, maar evenzeer voor subarctische streken en voor het hooggebergte. In het hooggebergte kan weliswaar de temperatuur overdag hoog zijn in de zomer (de zonnestraling is hier door de ijle lucht sterker dan in het laagland), 's nachts daarentegen is de temperatuur gewoonlijk laag; de verschillen tussen dag en nacht zijn dus groot, wat maar weinig soorten kunnen verdragen. In de subarctische streken, waar de nacht 's zomers kort is of zelfs ontbreekt, blijft de temperatuur veel gelijkmatiger, maar de hoeveelheid licht en warmte is op elk tijdstip gering. In beide milieus is de vegetatieperiode kort, deze duurt in de alpiene en subarctische streken doorgaans niet langer dan drie maanden. Daarbij komt dat de lage bodemtemperatuur de opname

van water en voedingszouten belemmeren kan. Wie in dergelijke gebieden geweest is, denkt direct aan *Silene acaulis*, *Draba*-, *Saxifraga*-, *Androsace*- en *Salix*-soorten. In woestijngebieden is de droogte een primair, de hoge temperatuur een secundair effect, terwijl daarnaast de wind er het zijne toe kan bijdragen de omstandigheden voor de meeste soorten ondraaglijk te maken. Ook in de droge duinen in ons land gelden deze factoren, zij het ook in niet zo sterke mate en als gevolg van andere oorzaken. Dwerggroei treffen we hier onder meer aan bij Vroegeling (*Erophila verna*) en Klein tasjeskruid (*Teesdalia nudicaulis*).

Droogteverdragende soorten zijn in hun bouw doorgaans op speciale wijzen aangepast aan het droge milieu, bijvoorbeeld doordat de verdamping van water via de huidmondjes zoveel mogelijk wordt beperkt. De factor wind heeft in vele gevallen dezelfde uitwerking als droogte, indirect beïnvloedt hij namelijk de verdamping. Planten, die droogte niet goed verdragen, ontwikkelen zich op droge standplaatsen tot kummervormen. Dezelfde soorten in een vochtige atmosfeer worden dikwijls juist in verhouding fors, krijgen langere bladstelen en internodiën, het bladooppervlak wordt groter en een eventuele beharing wordt sterk gereduceerd, typische aanpassingen aan droogte zijn dan dus verdwenen.

We zijn ongemerkt terecht gekomen bij een andere groep van dwerggroei, namelijk van planten die alleen in bepaalde, meestal ongunstige omstandigheden geringe afmetingen vertonen, maar in normale gevallen groter zijn. Alle reeds besproken en andere klimaatfactoren zijn ook voor deze groep van belang. Daarnaast moeten als belangrijke dwerggroei-veroorzakende factoren worden genoemd: voedselgebrek (een te-

kort aan een der noodzakelijke mineralen kan voldoende oorzaak zijn), licht (schaduw), grondsoort, concurrentie (bijvoorbeeld licht-, voedsel- of wortelconcurrentie), hoogte ten opzichte van de zeespiegel, te hoge concentratie van één of meer mineralen (bijvoorbeeld door bemesting of door een hoog keukenzoutgehalte), teratologische invloeden (bijvoorbeeld parasieten) en mechanische invloeden (verminking, zoals besproken bij enige soorten van de Vetmuur-Zilvermos-associatie en in het algemeen bij tredplanten).

Een fraai geval van dwerggroei, veroorzaakt door concurrentie, werd waargenomen tijdens een vegetatiekundig onderzoek in de Kennemerduinen¹⁾. Hier werden in de zomer van 1959 meermalen kleine groepjes van vele individuen aangetroffen van *Juncus ambiguus*, een aan de Greppelrus (*Juncus bufonius*) nauw verwante soort. Het betrof hier bloeiende exemplaren van 1 à 2 cm hoog, met meestal twee zeer korte blaadjes en met slechts één bloempje aan de top van de stengel, zelden een tweede bloempje in een bladoksel, en met kleinere bloedelen dan normaal. De dwerggroei was hier ontstaan doordat vele zaden zeer dicht bijeen tegelijkertijd kiemden. Zoiets kan bijvoorbeeld gebeuren als een rijp vruchtje is afgebroken voordat de zaden zijn verspreid. Bij kweekproeven waarbij de zaden van deze soort zeer dicht bijeen werden uitgezaaid, bleek dat geheel overeenkomstige dwergvormen konden worden verkregen.

In het najaar van 1959 werden op de oevers van het „Vogelmeer” in de Kenne-

¹⁾ Aan dit onderzoek, uitgevoerd tussen 1956 en 1960, werkten ook G. Londo en E. van der Maarel mee. Een publikatie is in voorbereiding.

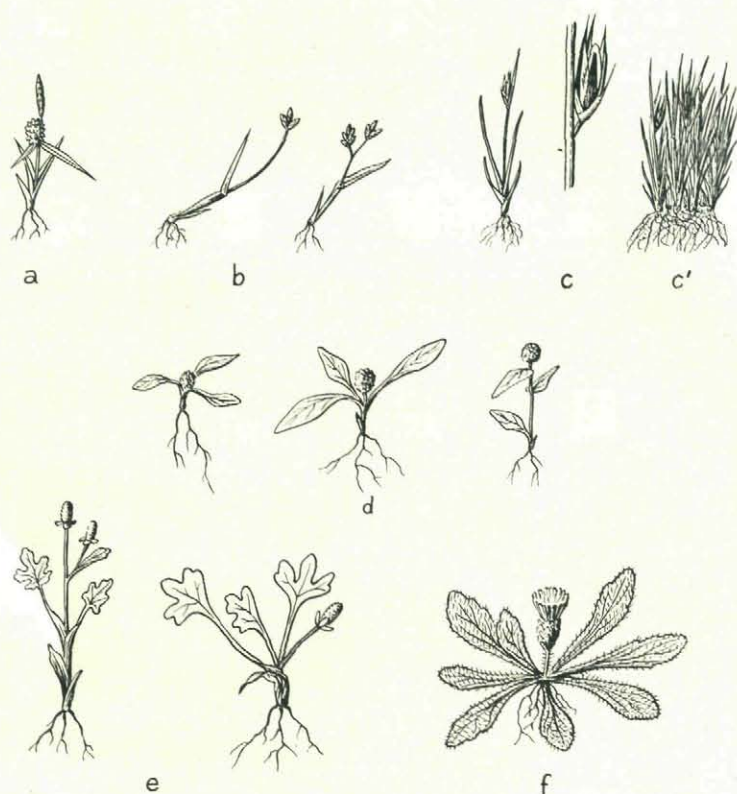


Fig. 2. Dwergvormen in de Kennemerduinen, ontstaan door najaarsnanisme, 1959. Ware grootte.

a. Duindwergzegge. b. Straatgras. c. *Juncus ambiguus*. d. Rode ganzevoet. e. Blaartrekkende boterbloem. f. Canadese fijnstraal. c'. Dwargvorm van *Juncus ambiguus*, ontstaan door simultane kieming van vele zaden dicht bijeen.

merduinen van deze soort, maar ook van andere soorten, dwergvormen aangetroffen van een andere oorsprong, een verschijnsel dat we in navolging van Goffart en Sternon (1940) kunnen aanduiden met de term „najaarsnanisme”. Deze auteurs vonden „nains d'automne” na een langdurige warme en droge zomer bij tal van soorten, voor een belangrijk deel annuellen. Het zaad kiemt hierbij in de nazomer, hetgeen wordt begunstigd door vochtigheid van de grond en hoge temperatuur. Door de zeer korte vegetatieperiode die verloopt in hetzelfde kalenderjaar krijgen deze planten een gedisperseerde habitus. Dergelijke verschijnselen treden zowel op bij zomer- als winterannuellen, alsook bij andere levensvormen, bijvoorbeeld de Dwergzegge (*Ca-*

rex serotina). De nazomer van 1959 bleek zeer geschikt voor het bestuderen van dit verschijnsel, het werd ook waargenomen op enige plaatsen langs de grote rivieren en op een vochtig, afgeplagd heideterrein op de Veluwe. De algemene verschijnselen die door het najaarsnanisme worden te weeg gebracht laten zich als volgt omschrijven: Disproportie van de vegetatieve en generatieve delen; aanzienlijke reductie van het wortelstelsel; de stengel meestal onvertakt of zelden geheel bovenaan vertakt; de cotylen opmerkelijk groot of bestendig; reductie van het aantal bladeren welke bovendien relatief smal en eenvoudig van bouw zijn, bijvoorbeeld weinig ingesneden; een eenvoudige bloeiwijze, meestal bestaande uit een enkele bloem of

hoofdje, soms een zeer gedrongen bloeiwijze. De bloedelen waren weliswaar dikwijls (niet altijd) kleiner dan normaal, maar in de meeste gevallen bleken de vruchten zich goed te ontwikkelen.

Dergelijke dwergvormen werden ook in groten getale aangetroffen van de Rode ganzevoet (*Chenopodium rubrum*) en in enkele exemplaren van de Rode aardbeispinazie (*Chenopodium foliosum*). Fructificerende exemplaren bereikten hooguit een lengte van 2 cm. De Rode-aardbeispinazie-plantjes stonden hier naast enige andere individuen van dezelfde soort, waaronder waarschijnlijk de moederplanten, die veel forser waren. De dwergvormen waren door de grotere mate van vlezigheid van het bloemdek en de intenser rode kleur goed te onderscheiden van overeenkomstige dwergvormen van de Rode ganzevoet. Van de laatste kwamen op het terrein ook in de zomer weinig grote vormen voor, de meeste individuen werden niet hoger dan 15 cm en de gemiddelde lengte lag onder de 5 cm. Het betrof hier namelijk de vorm die typisch is voor brakke duinvallen en die wordt beschreven als var. *humile* (Hook.) Mocq. Het zou interessant zijn na te gaan of het hier erfelijk constante vormen betreft dan wel standplaatsmodificaties, bijvoorbeeld veroorzaakt door een relatief laag gehalte aan opneembare stikstof in de bodem.

Ook van het Straatgras (*Poa annua*), dat behalve als cultuurvolger ook dikwijls als pionier optreedt, waren dwergvormen algemeen en deze werden zelfs tot in februari 1960 waargenomen. De hoogte van deze plantjes bedroeg ten hoogste 15 mm en elk droeg slechts één of twee aartjes van ten hoogste vijf bloempjes. Een dergelijke vorm werd niet beschreven door Jansen (1951) in de Flora Neerlandica. Wel wordt elders een var. *minima* Hochst.

beschreven uit het hooggebergte. Misschien is hier sprake van eenzelfde modificatie, omdat in beide gevallen de korte vegetatieperiode een bepalende factor is. De door Jansen als variëteiten beschreven eenheden van deze en andere soorten moesten overigens waarschijnlijk wel voor een belangrijk deel tot vormen of zelfs fluctuaties worden teruggebracht.

Van de Blaartrekkende boterbloem (*Ranunculus sceleratus*) werden in het najaar dwergvormen aangetroffen die meestal niet groter werden dan 2 cm. In de zomer ontwikkelden zich van deze soort normale vormen op de oeverstrook van het meer, tot ongeveer 20 cm hoog, maar daarnaast werden veelvuldig vormen aangetroffen die kleiner bleven dan 5 cm, met drijvende blaadjes die vleziger en glanzender waren dan bij de typische exemplaren, drie- tot vijflobbig en zonder ingesneden bladrand. De bloem was klein, maar ontwikkelde zich normaal, dikwijls geheel onder water. De plantjes wortelden tot een diepte van ongeveer 10 cm in het water. Het betrof hier vermoedelijk de f. *natans* Glück (of de f. *pygmaeus* Pape).

Op hetzelfde terrein werden in het najaar tenslotte dwergvormen aangetroffen van het Klein kruiskruid (*Senecio vulgaris*) en de Duindwergzegge (*Carex serotina* ssp. *pulchella*) in vrij grote hoeveelheden, en in weinige exemplaren van het Driedelig tandzaad (*Bidens tripartitus*), de Canadese fijnstraal (*Erigeron canadensis*), het Varkensgras (*Polygonum aviculare*) en het Perzikkruid (*Polygonum persicaria*). In de meeste van de genoemde gevallen betrof het waarschijnlijk modificaties van soorten waarbij een systematische indeling binnen de soort of ondersoort van weinig of geen belang is.

Gaarne wil ik de heer J. Vuijk dank zeggen voor de hulp bij de tekeningen.

Litteratuur:

- Diemont, W. H., G. Sissingh & V. Westhoff. 1940. Het Dwergbiezenverbond (*Nanocyperion flavescentis*) in Nederland. Ned. Kruidk. Arch. 50: 215-284.
- Goffart, J., & F. Sternon. 1940. Nains d'automne; Observations morphologiques sur le nanisme et le pédocarpisme. *Lejeunia* 4 (5).
- Jansen, P. 1951. Flora Neerlandica, dl. I, afl. 2.
- Segal, S. Een vegetatiekundig onderzoek in de Kennemerduinen (Rapport), 110 pags.
- Tüxen, R. 1950. Grundriss einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirische Region Europas. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem., N. F. 2: 94-175.

Verspreidingpatronen op „de Wolf”

E. LAARMAN.

De ontwikkeling van de vegetatie op „de Wolf” heeft een stadium bereikt, waarin voor verscheidene soorten duidelijk sprake is van het ontstaan van een bepaald verspreidingspatroon, dat we kunnen beschouwen als de resultante van natuurlijke en menselijke invloeden.

Het verloop van de verspreiding van een aantal soorten over het terrein is m.i. voldoende interessant, om er iets van mede te delen.

Ik zal me tot enige soorten beperken en wel:

1. Breedbladige orchis (*Dactylorhiza majalis*) in het weidegebied.
2. Struikheide (*Calluna vulgaris*) in het heidegebied.
3. Gevlekte aronskelk en Kransblad-Salomonsezel (*Arum maculatum* en *Polygonatum verticillatum*) in het loofbosgebied.

1. Breedbladige orchis.

We zijn begonnen met het planten van enige knollen in een o.i. geschikte omgeving. Dit gebeurde in 1933. De knollen waren gestoken uit een drassige weide in Noord-Drente. Voor het behoud van de soort daar ter plaatse was dit geen bezwaar, want er groeiden verscheidene tien-

tallen exemplaren. Deze groeiplaats is intussen op de „normale” wijze verloren gegaan.

De plant begon onmiddellijk een ware zegetocht over vrijwel het gehele gebied, dat toen pas ontgonnen was. D.w.z. waar het bodemrelief, dat voor dit tuingedeelte was gedacht, tot stand was gekomen.

De nadruk lag toen nog vnl. op de verschillen in vochtigheidsgraad van het substraat. Eén factor echter was overal dezelfde: het gehele gebied was, dank zij de grondverplaatsing, die nodig was geweest voor het vormen van de valleien en de rugen, „schoon”, praktisch zonder vegetatie. Geen vestiging trad op in de droge gedeelten, de latere „droge weiden”. Op vochtige, doch ook op drogere (dus niet droge) plaatsen trad overvloedige vestiging op. Reeds spoedig, uiteraard na enige jaren, zagen deze gebieden in de bloeitijd letterlijk paars door de honderden bloeiende planten.

Dit stormachtige tempo van uitbreiding en verspreiding, van subspontane vestiging dus, was kennelijk te danken aan het feit, dat er van echte concurrentie nog geen sprake was. Langzamerhand echter trad spontane vestiging op van levermossen,