De Levende Natuur 89 (1):7-13 (1988)



foto Bert Bos

Klokjesgentiaan, *Gentiana pneumonanthe*

Genetische verarming: de problematiek van het beheer van kleine plantenpopulaties

N. J. Ouborg

Veel bedreigde plantesoorten komen in ons land voor in populaties van (zeer) beperkte omvang. Deze populaties worden, volgens theoretische studies, bedreigd door genetische verarming en de daarmee gepaard gaande verminderde levensvatbaarheid. Daar kan ook een optimaal oecologisch beheer niets aan veranderen. Over de oorzaken van en de remedie tegen genetische verarming gaat dit artikel.

Een zo langzamerhand algemeen bekend gegeven van onze moderne maatschappij is de achteruitgang van de kwaliteit van ons milieu. De problemen rond zure regen, de verontreiniging van ons drinkwater met nitraat uit drijfmest, het regelmatig ontdekken van weer een nieuwe gifwijk, dit alles heeft de zorg voor natuur en milieu over steeds bredere lagen van de bevolking verbreid. Bij natuurliefhebbers en -beheerders was echter al veel langer duidelijk dat het met 'onze' natuur de verkeerde kant opging. Al in 1905 leidde deze zorg tot het oprichten van 'Natuurmonumenten' en de aankoop van het Naardermeer (Bakker, 1979).

Ondanks het vroeg op gang komen van tegenmaatregelen, zoals het stichten van natuurreservaten, bleek de ingezette achteruitgang niet altijd tegen te houden. De eerste twee delen van de Atlas van de Nederlandse Flora (Mennema et al., 1985) leveren hiervan een triest document. Vele soorten zijn sterk achteruitgegaan zowel in aantal groeiplaatsen als in aantal exemplaren per groeiplaats. Als belangrijkste oorzaken voor deze achteruitgang worden genoemd (Weeda, 1985): veranderingen in de waterhuishouding, gewijzigde landbouwmethoden, verontreiniging van lucht, water en bodem en het verdwijnen van specifieke biotopen. Het beheer van flora en vegetatie komt dan ook neer op het tegenhouden — en waar mogelijk terugdringen — van veranderingen en verontreinigingen. Verder wordt door middel van aankoop van terreinen gestreefd naar het behoud van specifieke biotopen.

De genoemde achteruitgang heeft tot gevolg dat het beheren van plantenpopulaties tegenwoordig in veel gevallen synoniem is met: beheer van kleine tot zeer kleine, veelal geïsoleerd liggende, populaties. Sinds een tiental jaren is het besef groeiende dat dit aspect van de beheerde populaties een geheel eigen problematiek met zich meebrengt, die om geheel eigen (beheers)maatregelen vraagt. Het idee bestaat dat het behoud van dit soort populaties niet slechts aan oecologische voorwaarden (Stortenbeker, 1987) is gebonden, maar dat er ook genetische voorwaarden bestaan.

In dit artikel wordt ingegaan op dit relatief nieuwe beheersaspect. Eerst wordt een overzicht gegeven van het waardoor en hoe: wat zijn de specifieke genetische problemen rond kleine, geïsoleerde populaties? Welke gevolgen heeft dit mogelijk voor de levensvatbaarheid van deze populaties? Dit gedeelte is voornamelijk theoretisch van aard. Daarna volgt het wanneer en waar: in hoeverre klopt de theorie met de praktijk? Ten slotte wordt aangegeven wat de mogelijke consequenties voor beheer van flora en vegetatie kunnen zijn.

Waardoor en hoe

Genetische variatie

De erfelijke eigenschappen van een plant liggen opgeslagen in hun chromosomen. Elk individu bezit van elk chromosoom, afhankelijk van de soort, twee of meer exemplaren. Zo'n soort heet dan diploid (2), triploid (3) of tetraploid (4).

De Levende Natuur 89 (1):7-13 (1988)

Om de drie betekenissen van populatiegrootte te verduidelijken wordt hier een getallenvoorbeeld gegeven.
Stel in een grasland is een bepaalde plantesoort aanwezig. In de volgende 5 jaar verlopen zijn aantallen als volgt:

	totaal	bloeiend
jaar 1	31	13
jaar 2	1244	620
jaar 3	298	201
jaar 4	254	112
jaar 5	2113	1161

In jaar 5 hebben we nu te maken met de volgende drie populatiegroottes. De totale populatiegrootte (Nt) is 2113; de werkelijke populatiegrootte (Nw) is 1161. De effectieve populatiegrootte is (onder andere) afhankelijk van de werkelijke populatiegroottes in de 5 jaar. Voor het verband tussen Ne en Nw in t jaar is de volgende formule opgesteld:

$$1/Ne = 1/t\,(1/Nw1 + 1/Nw2 + ... + 1/Nwt)$$

Hier wordt dat dus:

$$1/Ne = 1/5\,(1/13 + 1/620 + 1/201 + 1/112 + 1/1161)$$

Daaruit volgt: Ne in jaar 5 is 54. Zouden wij alleen de werkelijke populatiegrootte in jaar 5 kennen dan komen we tot een schatting van het verlies van genetische variatie van:

$$1/(2 \times 1161) = 0{,}04\%$$

per generatie.
Omdat we nu ook de werkelijke populatiegroottes in de andere jaren kennen en dus de effectieve populatiegrootte over die jaren kunnen uitrekenen komen we tot een heel andere schatting:

$$1/2 \times 54) = 0{,}93$$ per generatie.

Het werkelijke verlies van genetische variatie (de laatste schatting) is in dit voorbeeld dus zo'n 22 maal zo groot als verwacht kon worden op alleen de werkelijke populatiegrootte in jaar 5. Dit illustreert dat ook op het oog grote populaties een behoorlijk verlies van genetische variatie kunnen ondergaan. Verder geeft dit voorbeeld aan dat het belangrijk is om de geschiedenis van een populatie bij te houden.

De chromosomen van elk organisme bestaan uit DNA en zijn gestructureerd in genen. Dat zijn kleine stukjes DNA die — alleen of in samenwerking met andere genen — coderen voor de aanmaak van een bepaald enzym, de lengte van een rozetblad, de kleur van uw ogen etc. Een diploid individu heeft van elk gen twee, een triploide drie en een tetraploide vier exemplaren. Elk gen kan in verschillende vormen voorkomen. Zo kan het gen voor oogkleur in de ene vorm bruine en in de andere vorm blauwe ogen opleveren. Die verschillende vormen van genen die een enkel paar vormen, worden allelen genoemd. Een individu kan twee (drie, vier) identieke allelen bevatten en heet dan homozygoot voor dat gen. Maar het kan ook verschillende allelen bevatten en heet dan heterozygoot voor het betreffende gen (fig. 1). Wanneer binnen een populatie een gen in verschillende vormen voorkomt, d.w.z. verschillende allelen heeft, dan is er in zo'n populatie genetische variatie aanwezig. De hoeveelheid genetische variatie wordt niet alleen bepaald door het aantal genen met meerdere allelen, maar ook door de frequenties waarin de verschillende allelen binnen een populatie voorkomen. Verder wordt ook het percentage heterozygoten in een populatie wel als maat voor de genetische variatie gehanteerd.

De hoeveelheid variatie staat in principe onder invloed van vier processen: mutatie, genenmigratie, selectie en genetische drift. Bij mutatie gaat een gen, ten gevolge van chemische veranderingen in het DNA, over van de ene vorm in de andere. Daardoor verandert de frequentie van de allelen en dus de genetische variatie in de populatie. Bij genenmigratie verandert deze frequentie doordat er allelen uit andere populaties binnen komen; bijvoorbeeld via verspreiding van pollen of zaden. Bij selectie treedt verandering op doordat de individuen die bepaalde allelen bezitten beter overleven of meer nakomelingen hebben dan anderen. Is de mate waarin deze drie processen in een populatie optreden bekend dan kan daarmee voorspeld worden hoeveel en in welke richting de genetische variatie van generatie op generatie zal veranderen.

Geheel anders ligt dat bij het vierde proces, de genetische drift. Dit proces leidt tot veranderingen die volstrekt willekeurig van richting zijn. De grootte van de verandering is wel te voorspellen, zij het slechts in termen van kansen. In tegenstelling tot de eerste drie processen is de mate waarin genetische drift optreedt afhankelijk van de grootte van de populatie. Het is daarom vooral dit proces dat in belangrijke mate de hoeveelheid genetische variatie in kleine populaties kan bepalen.

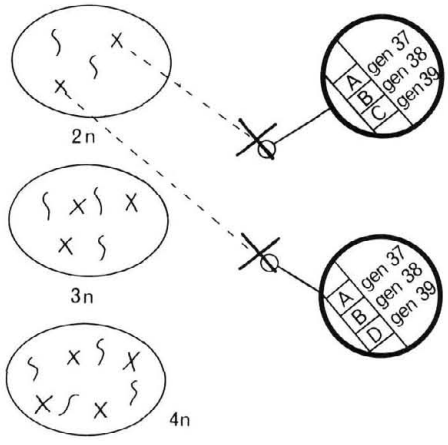
Genetische drift en effectieve populatiegrootte

Het genetisch materiaal dat zich in de nakomelingen bevindt is een steekproef uit het genetisch materiaal van de ouderplanten. Wanneer het aantal nakomelingen gering is, is het mogelijk dat zo'n streekproef, door toeval, niet representatief is. De frequenties van de allelen in de nieuwe generatie wijken dan af van die in de oude generatie. Deze onregelmatige schommeling van de allelfrequentie wordt genetische drift genoemd.

Door genetische drift kunnen bepaalde allelen, en dan vooral die allelen die in lage frequenties voorkwamen, geheel in de steekproef ontbreken; zij gaan dan verloren voor de populatie. Dat betekent dat genetische drift tot verlies van genetische variatie leidt. De mate van verlies per generatie, dF, is omgekeerd evenredig met de populatiegrootte, N. Voor het verband tussen dF en N is de volgende formule opgesteld:

$$dF = 1/(2N)$$

Fig. 1. Een schematische voorstelling van de begrippen diploid, triploid, tetraploid, homozygoot en heterozygoot. Links drie soorten met elk twee verschillende chromosomen (n = 2); van boven naar beneden gaat het om een diploide (2n), een triploide (3n) en een tetraploide soort (4n). Het diploide individu is homozygoot voor gen 37 (2 × A) en gen38 (2 × B) en heterozygoot voor gen 39 (1 × C en 1 × D).
A schematic illustration of the terms diploid, triploid, tetraploid, homozygote en heterozygote.



De Levende Natuur 89 (1):7-13 (1988)

Uit deze formule, en uit figuur 2a, blijkt dat het verlies van genetische variatie groter is naarmate de populatie kleiner is. Bovendien neemt het verlies van generatie op generatie sneller toe in kleine populaties (fig. 2b).

Binnen deze theorie bestaat een enigszins verwarrend begrip van de term 'populatiegrootte'. In feite bestaan er drie verschillende betekenissen van deze term. In de eerste plaats is er sprake van de totale populatiegrootte; dat zijn alle individuen, bloeiend of niet-bloeiend, waaruit een populatie bestaat. Deze betekenis dient onderscheiden te worden van de werkelijke populatiegrootte: alle individuen die bijdragen aan de vorming van nakomelingen, hetzij via stuifmeel, hetzij via eicellen. Dit aantal is in het algemeen kleiner dan de totale populatiegrootte.

Tenslotte hebben we te maken met de effectieve populatiegrootte, Ne. Het zou te ver voeren om precies uit te leggen wat hieronder verstaan wordt (zie kader); belangrijk is vooral dat in vrijwel alle natuurlijke populaties de effectieve populatiegrootte veel kleiner is dan de werkelijke populatiegrootte. Verder is van belang dat uitsluitend de totale en de werkelijke populatiegrootte te tellen zijn; de effectieve populatiegrootte is slechts via gedetailleerd onderzoek te schatten.

De hoeveelheid genetische drift is afhankelijk van de effectieve populatiegrootte en is dus veel groter dan op basis van de totale populatiegrootte geschat is (zie kader). De moraal van dit verhaal: in het kader van verlies van genetische variatie is een populatie veelal veel kleiner dan zij er uit ziet. In principe kan genetische verarming dus ook in op het oog nog vrij grote populaties een rol van betekenis spelen.

Herstel van genetische verarming

In het voorgaande is gebleken dat genetische drift, in afhankelijkheid van de effectieve populatiegrootte, een bepaalde mate van genetische verarming met zich meebrengt. Zoals al eerder vermeld werd, staat de genetische variatie ook onder invloed van mutatie, selectie en genenmigratie. Berekeningen op basis van theoretische modellen geven aan dat mutatie waarschijnlijk, in verhouding tot genetische drift, weinig invloed heeft in kleine populaties. Uit dezelfde berekeningen is gebleken dat het verlies van genetische variatie ten gevolge van genetische drift kleiner is naarmate er meer genenmigratie optreedt. Het verlies van allelen wordt in zo'n geval gecompenseerd door aanvoer van nieuwe allelen uit andere populaties.

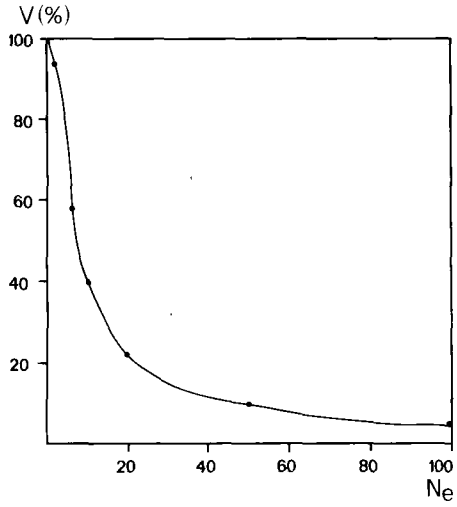


Fig. 2a. Het verlies van genetische variatie (V) in 10 generaties als funktie van de effectieve populatiegrootte (Ne).
The loss of genetic variation (V) after 10 generations as a function of the effective population size (Ne).

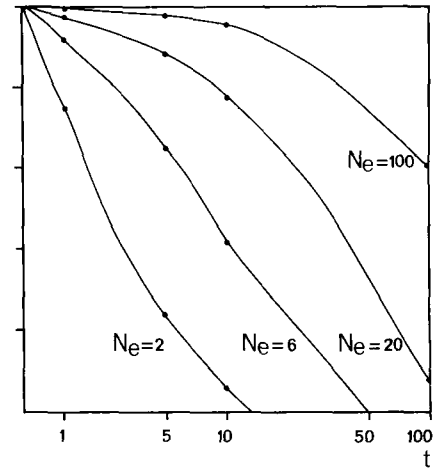


Fig. 2b. Het verlies van genetische variatie (V) als funktie van het aantal generaties (t) bij verschillende effectieve populatiegrootten.
The loss of genetic variation (V) as a function of the number of generations (t) at different effective population sizes.

Het niveau van genenmigratie is afhankelijk van een aantal factoren, waarvan er in dit verband twee extra belangrijk zijn. In de eerste plaats is de afstand tussen de bij genenmigratie betrokken populaties van belang. Uiteraard is er tussen dicht bij elkaar liggende populaties meer uitwisseling van pollen en zaad dan tussen ver van elkaar verwijderde populaties. Naarmate een populatie geisoleerder ligt, is er minder aanvoer van nieuwe allelen en kan de invloed van genetische drift groter zijn. In de tweede plaats speelt ook de grootte van de bij genenmigratie betrokken populaties een rol. Ook als de uitwisseling tussen twee populaties wederzijds is, zal de netto genenmigratie vaak van de grotere naar de kleinere populaties optreden. Daarom zal ook de grootte van omliggende populaties, voor zover aanwezig, van invloed zijn op de mate van genetische verarming.

Ook selectie kan genetische verarming tegengaan. De efficiëntie daarvan is afhankelijk van de vorm van selectie. Een selectievorm waarvan aangenomen kan worden dat zij genetische verarming tegen kan gaan is het zogenaamde heterozygoot-voordeel. In dat geval is de overleving van de heterozygote individuen beter dan die van de homozygoten (fig. 3). Ook de sterkte van selectie is belangrijk. Hoe groter het heterozygoot-

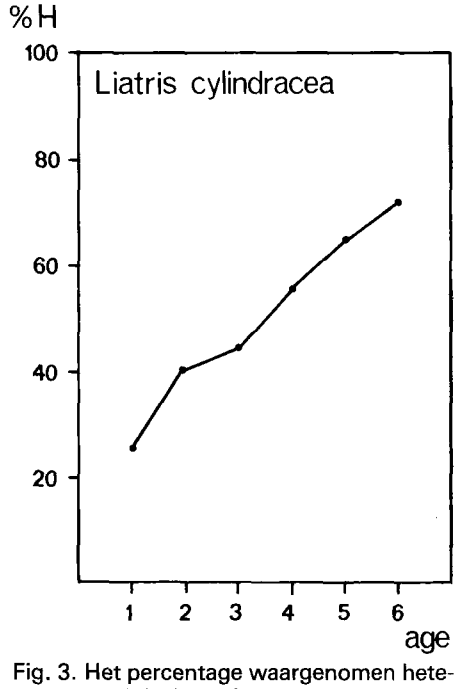


Fig. 3. Het percentage waargenomen heterozygoten (% H) als funktie van de leeftijd (in klassen). De waargenomen toename is een duidelijke aanwijzing voor heterozygootvoordeel (naar Schaal & Levin, 1976).
The percentage observed heterozygotes (% H) as a function of age (in classes). The observed increase strongly points in the direction of heterozygote-advantage.

De Levende Natuur 89 (1):7-13 (1988)

voordeel, dat wil zeggen hoe meer heterozygoten er overleven ten opzichte van homozygoten, hoe beter de genetische verarming wordt tegengegaan.

Samengevat luidt de conclusie dat het optreden van genetische verarming ten gevolge van genetische drift afhankelijk is van het samenspel van populatiegrootte, mate van isolatie en vorm en sterkte van selectie.

Biologische gevolgen

Uit de voorgaande theorie blijkt dat verwacht mag worden dat genetische verarming een belangrijk proces is in kleine, geïsoleerde populaties. De vraag is wat deze verarming voor gevolgen heeft voor die populaties.

In de eerste plaats kan, door het volstrekt willekeurige karakter van genetische drift, ook verlies van gunstige allelen optreden. Varianten die voor de overleving van de populatie belangrijk zijn kunnen op die manier verloren gaan. Meer in het algemeen leidt verlies van genetische variatie tot vermindering van de flexibiliteit van de populatie. Immers, de mate waarin een populatie kan reageren op omgevingsveranderingen wordt voor een gedeelte bepaald door de hoeveelheid genetische variatie die in die populatie aanwezig is. Bij afname van deze variatie neemt ook het reactievermogen van de populatie af, zodat steeds kleinere omgevingsveranderingen al tot uitsterven van de populatie kunnen leiden. Dat geldt voor veranderingen in de zin van achteruitgang van de kwaliteit van het milieu. Behoud van variatie is echter net zo belangrijk in 'oecologisch optimale' milieus, waar immers ook (onvoorspelbare) variatie, bijvoorbeeld in het weer, kan optreden.

In de tweede plaats is bekend dat afname van genetische variatie gepaard kan gaan met een zogenaamde inteeltdepressie. De genetische processen in een kleine populatie kunnen worden opgevat als een inteeltproces. Onder inteelt wordt verstaan dat er paring plaatsvindt tussen individuen die door afkomst verwant zijn aan elkaar. Hoe groter deze verwantschap hoe sterker de inteelt. In een kleine populatie zullen de parende individuen door toeval meer aan elkaar verwant zijn dan in een grote populatie, zodat in kleine populaties meer inteelt zal optreden. En dat leidt dan mogelijk weer tot een inteeltdepressie. Daaronder verstaat men dat er voor vele eigenschappen die bepalen hoe succesvol een individu is ten opzichte van andere individuen, zoals levensduur, paringssucces, aantal nakomelingen, weerstand tegen ziekten, competitiekracht, etc., een verslechtering optreedt. Dit effect is sterker naarmate het verlies van genetische variatie groter is. Het zal duidelijk zijn dat ook dit verschijnsel de levensvatbaarheid van de populatie vermindert.

Samengevat luidt de conclusie dat verwacht mag worden dat kleine, geïsoleerde populaties een verlies van genetische variatie ondergaan en dat zij daardoor minder levensvatbaar zijn. Volgens Soulé (1983) is genetische verarming met de daarmee gepaard gaande verminderde levensvatbaarheid zelfs een van de belangrijkste oorzaken van het uitsterven van populaties.

Wanneer en waar

De situatie van Vetblad

Wat is nu het belang van dit alles voor het natuurbeheer? Dat kan wellicht het best geïllustreerd worden aan een voorbeeld.

Een in ons land zeer zeldzame plant is het Vetblad *(Pinguicula vulgaris)*. Dit is een soort van vochtige, schrale graslanden. Vóór 1950 kwam de soort voor in 180 uurhokken (fig. 4) in populaties van vaak meer dan 1000 exemplaren (Westhoff et al, 1970). Na 1950 is dit aantal gedaald tot 31 uurhokken (Mennema et al, 1985), terwijl na 1970 zij zelfs in nog maar 8 uurhokken is waargenomen (fig. 4). Op deze plekken groeit zij veelal nog slechts in enkele exemplaren. Helaas zijn geen gegevens over de genetische variatie in deze populaties beschikbaar maar op basis van de theorie kan het volgende rekensommetje gemaakt worden. In een populatie met 4 bloeiende exemplaren — voor deze soort zeker geen irreëel aantal — kan de genetische variatie elke generatie met $1/(2 \times 4) = 12{,}5\%$ afnemen!! Dat betekent dat na 5 generaties de genetische variatie al gehalveerd is, terwijl na 34 generaties minder dan 1% van de oorspronkelijke variatie over is. Omdat de effectieve populatiegrootte over het algemeen nog kleiner is, gaat het verlies van genetische variatie vermoedelijk zelfs nog sneller.

Het herstel van genetische variatie via genenmigratie is voor deze soort niet erg waarschijnlijk. Uit de verspreidingskaartjes blijkt hoe geïsoleerd de resterende groeiplaatsen liggen ten opzichte van elkaar. Zo er al uitwisseling van genetisch materiaal plaatsvindt is dit zo weinig dat er nauwelijks herstellende werking vanuit kan gaan.

Dit voorbeeld van het Vetblad is, helaas, geen uitzonderlijk geval. Een groot gedeelte van de Nederlandse flora is sterk achteruitgegaan, zowel in het aantal exemplaren per groeiplaats als in de mate waarin de verschillende groeiplaatsen geïsoleerd zijn komen te liggen (Westhoff & Weeda, 1984). Het valt daarom te verwachten dat de penibele situatie van het Vetblad een afspiegeling is van de situatie van veel populaties van met name de meer zeldzame soorten.

Wat betekent dit nu in theorie voor het beheer van deze populaties? Om het voorbeeld van Vetblad te vervolgen, de graslanden waarin deze soort voorkomt worden gemaaid, en hier en daar op beperkte schaal afgeplagd, ge-

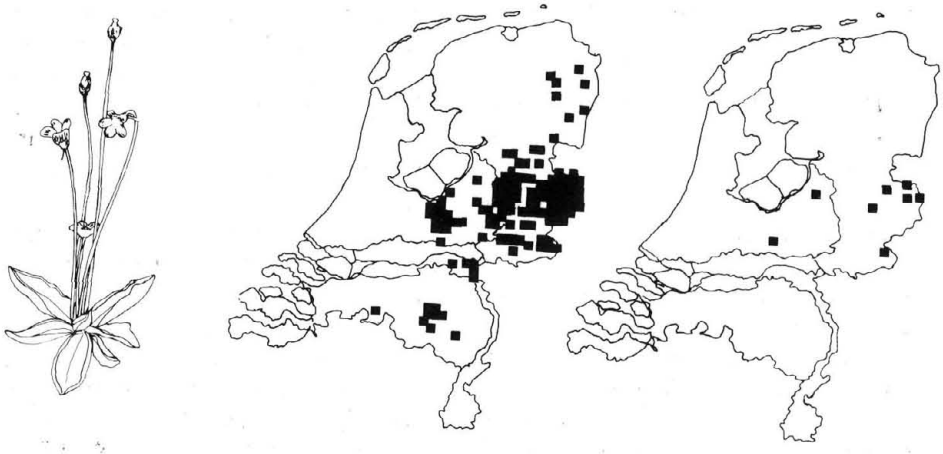


Fig. 4. De verspreiding van Vetblad *(Pinguicula vulgaris)* in Nederland
a) 1900 b) 1970 (naar Westhoff et al, 1970)

The occurence of *Pinguicula vulgaris* in the Netherlands
a) 1900 b) 1970

heel volgens de regels van een goed 'oecologisch beheer' (Rijksinstituut voor Natuurbeheer, 1979). Echter, gezien het voorgaande kan voorspeld worden dat deze maatregelen, hoewel absoluut noodzakelijk, niet voldoende zullen zijn om de populaties te behouden. Zonder tegenmaatregel op het genetische vlak lijken deze populaties, op den duur, ten dode opgeschreven!

Een ander aspect waarbij genetische verarming een rol kan spelen is het regenereren van natuurlijke vegetatie. Mogelijk zal in de nabije toekomst, ten gevolge van de EEG-landbouw politiek, een gedeelte van de landbouwgronden uit het agrarisch gebruik gehaald worden. Het valt te verwachten dat dit het eerst zal gebeuren met marginale landbouwgronden, zoals b.v. uiterwaarden, die dan mogelijk vrijkomen voor het vestigen van natuurreservaten. Waar dit in het verleden al gebeurd is, werd vervolgens een verschralingsbeheer gevoerd, waarbij gespeculeerd werd op de spontane hervestiging of uitbreiding van de 'interessante' soorten en vegetaties. Op basis van het voorgaande kan echter verwacht worden dat genetische verarming, zonder extra maatregelen op het genetische vlak, een serieuze hindernis zal vormen bij het streven naar uitbreiding of vestiging.

Praktijk

Na al deze theorie blijft de vraag over: hoe zit het nu in de praktijk? Wanneer en waar speelt genetische verarming een rol? Om welke populaties gaat het? Het is inmiddels bekend dat genetische verarming optreedt in kleine populaties van bedreigde grote zoogdieren zoals Grizzlyberen, Witte neushoorns en Sumatraanse tijgers. Ook bij het telen van landbouwgewassen is 'genetische erosie' (Bergmans, 1986) een bekend probleem, dat bestreden wordt door het oprichten van genenbanken. Maar wat is de situatie nu eigenlijk bij wilde planten? Het antwoord op deze vraag kan kort zijn: wij weten het niet! Ondanks het feit dat men zich al geruime tijd realiseert dat genetische verarming een belangrijke rol zou kunnen spelen in te beschermen plantenpopulaties is er weinig tot geen onderzoek verricht naar het werkelijk voorkomen van dit proces.

Uit de weinige onderzoeken die dit onderwerp (veelal slechts zijdelings) behandelen blijkt dat theorie en praktijk rond dit onderwerp nogal van elkaar kunnen verschillen. Zo wordt in de Zuid-Californische composiet *Stephanomeria exigua* ssp. *carotifera* geen enkel verband gevonden tussen populatiegrootte en hoeveelheid genetische variatie. De kleine populaties (kleiner dan 250 exemplaren) blijken zelfs het meest variabel te zijn (Gottlieb, 1975; fig. 5). Bij een onderzoek aan de zeldzame Australische boom *Eucalyptus caesia* wordt daarentegen wel gevonden dat de kleinste populaties — in dit geval niet meer dan 7 exemplaren groot — de minste genetische variatie bevatten (Moran & Hopper, 1983; fig. 6).

Wat uit deze, en andere, onderzoeken wel duidelijk wordt is dat het optreden van genetische verarming afhankelijk is van de eigenschappen van de soort en van de lokale omstandigheden waaronder elke populatie groeit. Het gaat daarbij onder meer om zaken als: is de soort een kruisbestuiver of treedt voornamelijk zelfbestuiving op? Wat is de generatieduur, dat wil zeggen de gemiddelde levensduur van een plant, in de desbetreffende populatie? Vormt de soort ter plekke een min of meer langlevende zaadbank? Wat is de geschiedenis van de populatie? Hoeveel planten zijn er jaarlijks waargenomen? Zijn er andere populaties van dezelfde soort in de buurt? Zo ja, hoe groot zijn deze dan? Juist deze, tamelijk basale, kennis van de in ons land bedreigde plantensoorten ontbreekt of is slechts fragmentarisch aanwezig. Uit het voorgaande blijkt duidelijk dat het van het grootste belang is dat deze kennis zo snel mogelijk verzameld wordt.

Beheersmaatregelen

Nu het belang van (kennis over) genetische verarming voor natuurbeheer geschetst is blijft de vraag over welke beheersmaatregelen dan genomen kunnen worden om genetische verarming te voorkomen en genetische variatie te herstellen.

Een ding staat daarbij voorop: zonder een beheer, gericht op optimale milieu-omstandigheden, gaat het niet! In populaties waar de oecologische omstandigheden niet ideaal zijn zal genetische verarming een relatief ondergeschikte rol spelen bij het uitsterven van populaties; de verslechterde oecologische omstandigheden zijn dan van veel groter belang. Bij het behoud van plantenpopulaties, dus ook van kleine, is een goed oecologisch beheer een basisvoor-

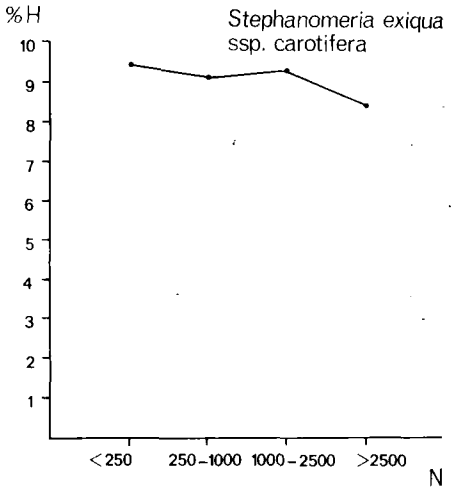


Fig. 5. De genetische variatie, uitgedrukt als het percentage heterozygote individuen vertoont geen relatie met de populatiegrootte (naar Gottlieb, 1975).
The genetic variation, measured as the percentage heterozygotes, does not show any relation with population size.

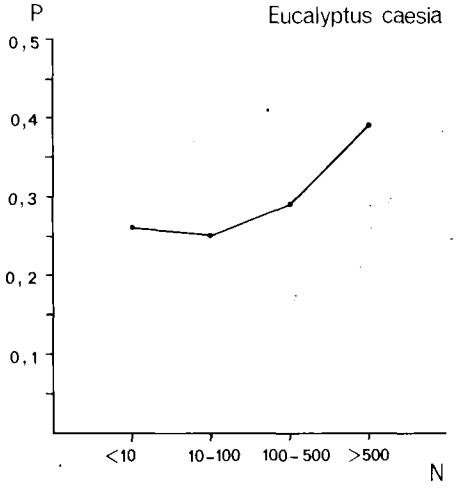


Fig. 6. De kleinste populaties bevatten de minste genetische variatie, hier gemeten als het percentage van de onderzochte genen dat in een populatie verschillende allelen bezit (naar Moran & Hopper, 1983).
The smallest populations show the least genetic variation, measured as the percentage of the loci under research that were polymorphic in the population.

De Levende Natuur 89 (1):7-13 (1988)

waarde. Waar het in dit verband om gaat is dat zelfs áls aan deze basisvoorwaarde voldaan is, kleine geïsoleerde plantenpopulaties nog niet voldoende beschermd zijn tegen uitsterven. Voor deze populaties zullen extra maatregelen nodig zijn om genetische verarming te voorkomen.

Daarbij moet in de eerste plaats gedacht worden aan de grootte van de populatie. Het beheer dient er op gericht te zijn deze grootte boven een bepaald minimum te houden. Dat betekent dan weer dat de grootte van een reservaat aan een minimum gebonden is. Immers, de populatiegrootte zal, in ieder geval gedeeltelijk, afhangen van de grootte van het reservaat. Het voorkomen van genetische verarming voegt dus een nieuw element toe aan het begrip minimumareaal (Van Delden, 1984). Hoe groot de populatie moet zijn om blijvend bestand te zijn tegen de effecten van genetische drift, is niet helemaal duidelijk. Sommigen zeggen dat daarvoor de effectieve populatiegrootte minimaal 500 moet zijn (Franklin, 1980). Dat betekent, zoals eerder vermeld, dat de werkelijke populatiegrootte veel hoger moet zijn.

Het beheer dient er ook op gericht te zijn meerdere populaties van dezelfde soort op aanvaardbare afstand van elkaar in stand te houden. In dat geval zou natuurlijk optredende genenmigratie genetische verarming kunnen voorkomen. In andere gevallen kan gedacht worden aan kunstmatige genenmigratie. Bij b.v. Grizzlyberen in de Rocky Mountains is een programma opgezet waarbij beren van de ene populatie naar de andere verhuisd worden (Allendorf & Servheen, 1986). Bij planten hoeft echter niet meteen gedacht te worden aan het overplanten van individuen. Andere maatregelen zijn denkbaar zoals het verplaatsen van grazers van de ene populatie naar de andere. In de vacht of in de mest van schapen, koeien etc. worden dan pollen en/of zaden meegevoerd. Een dergelijke maatregel wordt op dit moment al toegepast in enkele kalkgraslandreservaten in Zuid-Limburg (H. Hillegers; persoonlijke mededeling).

Welke maatregelen er in elk afzonderlijk geval genomen zouden moeten worden is echter op dit moment volstrekt onbekend. Om tot zinnige formuleringen te komen over de genetische voorwaarden voor beheer is het dringend noodzakelijk dat er op korte termijn onderzoek gedaan wordt aan kleine populaties van zeldzame soorten. Op dit moment wordt er met dat onderzoek een begin gemaakt op het Instituut voor Oecologisch Onderzoek en aan de Universiteiten van Amsterdam en Groningen. De hier genoemde problematiek wordt onderzocht aan de volgende bedreigde soorten: Veldsalie *(Salvia pratensis)*, Duifkruid *(Scabiosa columbaria)* en Klokjesgentiaan *(Gentiana pneumonanthe)*. Geprobeerd zal worden vast te stellen hoe ver de genetische verarming gevorderd is in kleine populaties van deze soorten. Daarnaast wordt onderzocht op welke manier genetische verarming de levensvatbaarheid van deze populaties aantast en onder welke voorwaarden genetische verarming te voorkomen is. Dit alles gebeurt door het verzamelen van de hiervoor al genoemde basale informatie over de eigenschappen van de soort en de diverse populaties. Uiteindelijk moeten al deze activiteiten leiden tot een gedetailleerd inzicht in de genetische voorwaarden voor het beheer van kleine, geïsoleerde plantenpopulaties.

Literatuur

Allendorf, F. W. & Servheen, C., 1986. Genetics and the conservation of Grizzlybears. Trends in Ecology and Evolution 1: 88-89.

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

Bergmans, W., 1986. Actie nodig voor het behoud van natuurlijke variatie. Natuur & Milieu 86: 14-19.

Delden van, W., 1984. Populatiegenetische aspecten van de eilandbiogeografie en van het biologisch minimum-areaal concept. Vakblad voor Biologen 64: 247-251.

Franklin, I. R., 1980. Evolutionary change in small populations. In: Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective. (Eds. M. E. Soulé & B. A. Wilcox) p. 135-150. Sinauer publishers, Sunderland.

Gottlieb, L. D., 1975. Allelic diversity in the outcrossing annual plant Stephanomeria exigua ssp. carotifera (Composiatae). Evolution 29: 213-225.

Mennema, J., Quené-Boterenbrood, A. J. & Plate, C. L., 1985. Atlas van de Nederlandse Flora, deel 2. Bohn, Scheltema & Holkema, Amsterdam.

Moran, G. F. & Hopper, S.D., 1983. Genetic diversity and the insular population structure of the rare granite rock species, Eucalyptus caesia Benth. Australian Journal of Botany 31: 161-172.

Rijksinstituut voor Natuurbeheer, 1979. Natuurbeheer in Nederland: Levensgemeenschappen. PUDOC, Wageningen.

Schaal, B. A. & D. A. Levin, 1976. The demographic genetics of Liatris cylindracea Michx. (Compositae). The American Naturalist 110: 191-206.

Soulé, M. E., 1983. What do we really know about extinction? In: Genetics and Conservation: a reference for managing wild animal and plant populations (Eds. C. M. Schonewald-Cox et al). p. 111-124. Benjamin-Cummings publishers, London.

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

Weeda, E. J., 1985. Veranderingen in het voorkomen van vaatplanten in Nederland. In: Atlas van de Nederlandse Flora, deel 2 (Eds. J. Mennema et al) Bohn, Scheltema & Holkema, Amsterdam.

Westhoff, V., P. A. Bakker, C. G. van Leeuwen, & E. E. van der Voo, 1970. Wilde planten, deel 1. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.

Westhoff, V. & E. Weeda, 1984. De achteruitgang van de Nederlandse Flora sinds het begin van deze eeuw. Natuur & Milieu 84: 8-17.

Vetblad, *Pinguicula vulgaris*.



foto Bert Bos

Summary

Genetic pauperization: the problems of the management of small plant populations.
During the last several decades lots of plants species have become rare in the Netherlands. The number of populations as well as the number of individuals per population have decreased considerably for many species. This

means that many populations under management are nowadays both small and isolated. It has been argued that these populations will suffer from loss of genetic variation as a result of high levels of genetic drift and increased inbreeding. As a result of the interpopulation isolation, recovery of thiss loss by means of gene flow is improbable. This genetic pauperization is followed by loss of fitness and viability. The traditional principles of ecological management are not sufficient to preclude these processes. As opposed to the extensive theory, in practice very little is known about how often and in which populations genetic pauperization occurs. This emphasises the strong need for research on this subject. The results of this kind of research can lead to the development of measures to prevent the consequences of genetic pauperization.

Drs. N. J. Ouborg
Instituut voor Oecologisch Onderzoek
Boterhoeksestraat 22
6666 GA Heteren

Oproep

Voor het onderzoek is het van het grootste belang dat er informatie over de geschiedenis van verschillende populaties beschikbaar komt. Het gaat dan om zaken zoals:
— hoe lang is de populatie al aanwezig?
— hoe groot was zij in elk jaar (voor zover bekend)?
— zijn of waren er populaties in de buurt?

Iedereen die voor de drie genoemde soorten (Veldsalie, Duifkruid en Klokjesgentiaan) over dergelijke informatie beschikt wordt opgeroepen dit te melden bij onderstaande personen. Omdat tevens getracht zal worden inzicht te krijgen in de jaarlijkse aantalsfluctuaties binnen populaties van bedreigde soorten is bovenstaande informatie ook welkom voor de volgende soorten:
Wolverlei *(Arnica montana)*, Slanke sleutelbloem *(Primula elatior)*. Heelkruid *(Sanicula europaea)*, Zwarte rapunzel *(Phyteuma nigrum)*, Driedistel *(Carlina vulgaris)*, Beemdkroon *(Knautia arvensis)* en Echte sleutelbloem *(Primula veris)*.

H. den Nijs,
Hugo de Vries-laboratorium, vakgroep Bijzondere Plantkunde,
Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam,
telefoon 020-5257660
(voor informatie over Klokjesgentiaan)

of

J. Ouborg,
Instituut voor Oecologisch Onderzoek,
Boterhoeksestraat 22,
6666 GA Heteren,
telefoon 08306-91211
(voor informatie over alle andere soorten)



foto Bert Bos

Slanke Sleutelbloem, *Primula elatior*

De achteruitgang van de hogere planten voor een aantal oecologische groepen over het tijdvak 1900-1975

oecologische groep	aantal soorten	achteruitgang %	achteruitgang aantal
akkeronkruiden	123	68	84
droge ruigten	169	33	56
storings- en natte pioniers	109	50	54
kustplanten	79	39	31
water- en oeverplanten	200	54	108
bemeste graslanden	106	59	63
droge graslanden	203	57	116
muurplanten	14	57	8
heide- en veenplanten	151	85	128
bosranden en struwelen	157	40	63
bosplanten	242	46	111
totaal	1.553	53	822

Deze tabel werd gepresenteerd door Prof. dr. P. J. M. van der Aart tijdens zijn rede, getiteld: 'Hoe staat de natuur er voor?', uitgesproken op het jubileum-symposium van de Stichting Natuur en Milieu 'Toekomst voor de natuur' op 18 november 1987 te Utrecht.