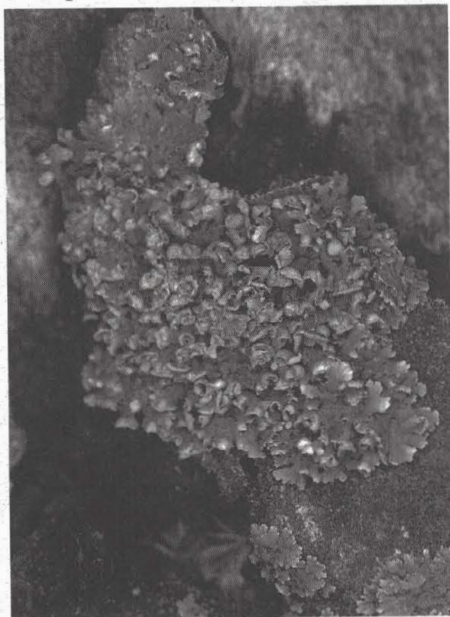


vinden zijn in Groot-Amsterdam. Bij de formulering van een tot nu toe ontbrekend bomenbeleid in de stad kan ook dit aspect worden geïntegreerd.



Grof kroesmos (*Physcia adscendens*). Een soort die sterk toeneemt op plaatsen met ammoniakvervuiling, rond Amsterdam vooral in de agrarische buitengebieden in het noorden.

Literatuur

- Barkman, J.J., 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen.
- Dobben, H.F. van, 1990. Effecten van luchtverontreiniging op korstmossen, resultaten van meerjarige studies. *De Levende Natuur* 91 (5): 179-183.
- Dijk, J. van, P. Kollee & R. Roos, 1992. Ecologische Atlas van Amsterdam. Nota Dienst Stedelijk Beheer, Amsterdam.
- Ellenberg, H., H.E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner & D. Paulissen, 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mittel-Europa. *Scripta Geobotanica* 18.
- Herzig, R. & M. Urech, 1991. Flechten als Bio-indicatoren. *Bibliotheca Lichenologica* 43.
- James, P.W., 1991. Korstmossen en Luchtvervuiling. Poster Natural History Museum.
- Knaap, W.O. van der & H.F. van Dobben, 1987. Veranderingen in de epifytenflora van Rijnmond sinds 1972. RIN-rapport 87/1.
- Roos, R. & A. Aptroot, 1991. Schiphol verziekt korstmossen. *Noordhollandse Milieu-krant* 5: 3-5.
- Roos, R. & V. Vintges (red.), 1992. Het milieu van de natuur (tweede druk). Stichting Natuur en Milieu, Utrecht.
- Siebel, H.N., A. Aptroot, G.M. Dirkse, H.M.H. van Melick & A. Touw, 1992. Rode Lijst van in Nederland verdwenen en bedreigde mossen en korstmossen. *Gorteria* 18: 1-20.

Summary

Epiphytes in greater Amsterdam

There is a recognisable zonation in the richness of epiphytic lichens around Amsterdam. As this richness reflects the air quality the pattern can be interpreted in terms of air pollution. The region with the poorest epiphyte vegetation is the harbour area of Westpoort (zone 1). Most of Amsterdam is poor in epiphytes (zone 2). Within zone 2 the areas with parks (zone 3, table 1) are relatively rich. This strongly indicates that parks have a better air quality than their surroundings. The agricultural areas around Amsterdam show an epiphyte vegetation which is characteristic for ammonia pollution (zone 4).

Two Red List species were found, viz. *Parmelia coniocarpa* and *Hyperphyscia adglutinata*. Both occur in the largest park of Amsterdam, the Amsterdamse Bos. The latter species also occurs on an old *Ulmus* near Diemen. Both sites need protection.

The positive effect of parks on air quality should be more seriously kept in mind when urban plans are made.

Dankwoord

Met dank aan Ir. H. Kivit voor computeruitwerkingen, Drs. C.M. van Herk voor de foto's, Drs. J. van Dijk voor commentaar op de tekst en Dhr. P. Kollee van Dienst Stedelijk Beheer, Amsterdam, voor financiering van dit onderzoek.

Dr. A. Aptroot
Gerrit van der Veenstraat 107
3762 XK Soest

Drs. R. Roos
Pernestraat 65
1901 AW Castricum

Populatiebiologie

planten:

Gerard Oostermeijer,

Hans den Nijs,

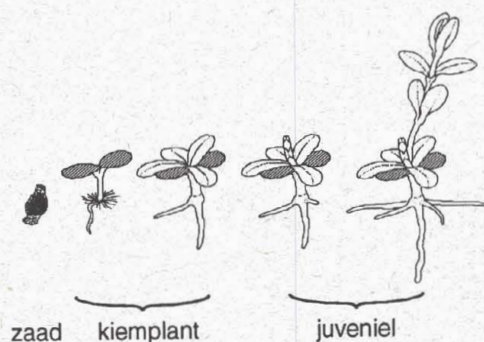
Ron van 't Veer &

Edwin de Boer

De aanwezigheid van zeldzame en ecologisch gezien kritische plantesoorten in een natuureservaat wordt beschouwd als een indicatie voor de toestand van het terrein en het succes van het toegepaste beheer. Vaak wordt daarom bij zulke soorten jaarlijks het aantal bloeiende individuen in het terrein geteld, om zo eventuele veranderingen te kunnen signaleren.

Gezien de zeer verschillende levensstrategieën van zeldzame plantesoorten zijn deze tellingen alleen meestal niet voldoende om de oorzaken van de aantalsfluctuaties te achterhalen (bv. Willems, 1990). Bovendien kan op het moment dat een werkelijke achteruitgang wordt gesignaleerd een populatie al té klein geworden zijn voor een optimaal herstel, onder meer door de gevolgen van inteelt en genetische verarming (Ouborg, 1988; Ouborg et al., 1991; Oostermeijer et al., 1992).

Fig. 1. De verschillende levensstadia van de Klokjesgentiaan.





bij het beheer van zeldzame de Klokjesgentiaan

Het beheer van kleine en geïsoleerd liggende populaties van zeldzame plantensoorten is niet eenvoudig. Het uitvoeren van beheersexperimenten is vaak niet goed mogelijk, omdat het risico van lokaal uitsterven relatief groot is. Onderzoek aan nog niet zeer sterk bedreigde soorten, die in zowel grote vitale als kleine en geïsoleerde populaties voorkomen, kan belangrijke kennis opleveren van de processen die bij zeldzaam worden een rol spelen. Het hier gepresenteerde onderzoek aan de Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) hoopt daaraan bij te dragen.

Hier zal aan de hand van een meerjarige populatiestudie van een sterk achteruitgaande plantensoort uit vochtige heiden en (he)schrane graslanden - de Klokjesgentiaan - worden uiteengezet hoe belangrijk het is om bij het gebruik van zeldzame planten als indicatorsoorten niet alleen naar de bloeiende individuen, maar naar de populatie als geheel te kijken. Zulke gegevens zijn voor het praktische beheer van de soort en van de vegetaties waarin zij thuishoort van veel waarde.

Levenscyclus en verspreiding

De Klokjesgentiaan (foto 1) is een overblijvende plant die zich alleen door middel van zaad voortplant. De volwassen plant heeft één tot (zelden) zeer veel (>30) stengels die al of niet bloemen dragen. Al in de herfst ontwikkelen zich de stengels voor het volgende jaar: korte 'scheuten' met schubvormige blaadjes

(fig. 1) die gedurende de winterperiode bovengronds aanwezig blijven. De bloeiperiode loopt van juni tot in november, afhankelijk van de standplaats en het beheer. In schraalgraslanden begint de bloei meestal vroeger dan in heiden. De bloemen van de Klokjesgentiaan zijn aangepast aan kruisbestuiving door hommels. Elke zaaddoos kan 300 - 1000 zaden bevatten. Hoewel deze duidelijk aangepast zijn aan windverspreiding, verplaatsen ze zich slechts over een beperkte afstand, van 25 cm tot maximaal 2 m. De zaden kiemen bij een combinatie van hoge bodemvochtigheid, voldoende licht en een relatief hoge temperatuur. Afhankelijk van de weersomstandigheden is dat meestal van april tot eind juli.

De Klokjesgentiaan was vóór 1950 in Nederland vrij algemeen in vochtige tot natte heiden en schraalgraslanden. Sindsdien is de soort echter zeer sterk

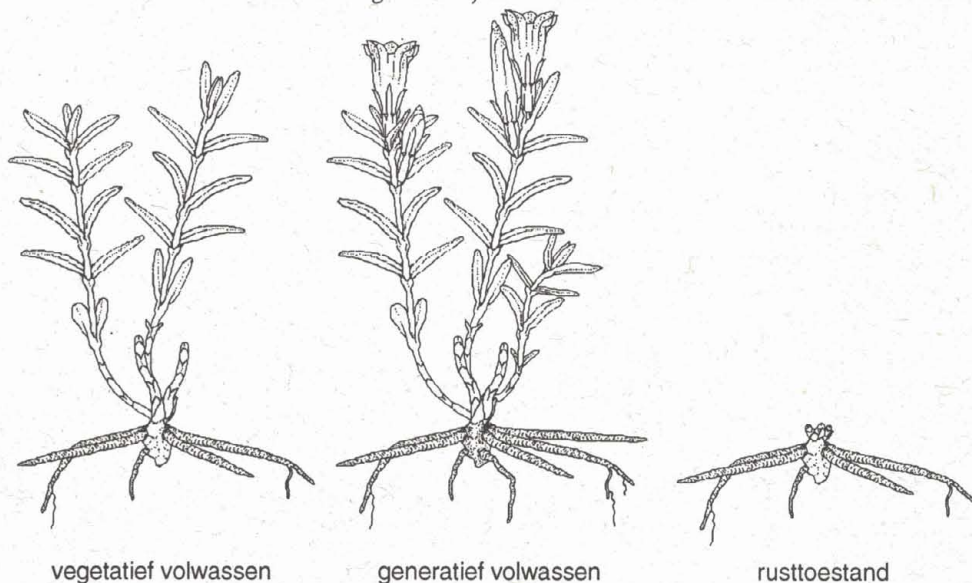
achteruitgegaan. De achteruitgang in atlasblokken bedroeg in 1980 38%, doch stellig is het aantal in ons land aanwezige populaties de laatste jaren nog veel sterker gedaald (Mennema et al., 1985). Bovendien is het aantal individuen op vele groeiplaatsen sterk afgenomen. De plant heeft dan ook in de laatste druk van de Flora van Nederland de kwalificatie 'zeldzaam' gekregen (Van der Meijden, 1990). Ook buiten Nederland neemt het aantal groeiplaatsen van de Klokjesgentiaan sterk af (Engeland: Clapham et al., 1987; België: Van Rompaey & Delvosalle, 1978; Duitsland: Von Weihe, 1972; Zwitserland: Landolt, pers. med.; Tsjechische Republiek: Kirschner, pers. med.).

De structuur van een populatie

In een normale populatie van de Klokjesgentiaan vinden we planten in verschillende levensstadia, die min of meer gerelateerd zijn aan hun leeftijd (fig. 1). Niet alle kiemplanten halen het juveniele stadium, en ook komen niet alle volwassen planten tot bloei. Individuen uit hetzelfde levensstadium hoeven niet even oud te zijn (de ene niet-bloeiende plant kan drie jaar zijn, de andere tien). De leeftijd van een volwassen plant, en dus ook de leeftijdsopbouw van een populatie, kan niet worden vastgesteld zonder het jaren achtereen volgen van alle individuen. Toch heeft elke populatie een karakteristieke structuur, die wordt bepaald door het aantal individuen dat in elk stadium aanwezig is. Voor de toekomstverwachting van een populatie is deze opbouw een belangrijk gegeven.

Meerjarige populatiestudie

Sinds 1987 worden in twaalf populaties van de Klokjesgentiaan waarnemingen gedaan in permanente opnamevlakken (pq's). De populaties liggen verspreid over heel Nederland in reservaten met een verschillend (soms experimenteel) beheer en met een verschillend vegetatietype. De hier besproken populaties zijn beschreven in tabel 1. Per populatie is een representatief aantal planten een aantal jaren gevolgd. Met behulp van in vakken van 1 dm² verdeelde opnameramen van 1 m², die steeds op vaste hoekpunten worden gemonteerd, zijn jaarlijks alle planten gekarteerd en beschreven (in graslandpopulaties soms vóór en na het maaien). Per plant is elk jaar het levensstadium, de maximale hoogte, het



aantal bloeiende en niet-bloeiende stengels, het aantal bloemen en het aantal overwinteringsscheuten genoteerd. Zo zijn gedetailleerde gegevens verkregen over geboorte en sterfte en over de prestaties van de planten in de populaties.

Relatie tot vegetatie en beheer

Om een beeld te verkrijgen van de structuur van Klokjesgentiaan-populaties in verschillende vegetatietypen met verschillend beheer, zijn in 1989 in zestig natuurreservaten vegetatieopnamen gemaakt. Zowel de soortensamenstelling en structuur van de vegetatie als de populatiestructuur van de Klokjesgentiaan (het aantal kiemplanten, juvenielen, vegetatieve en generatieve volwassen planten per oppervlakte-eenheid) zijn beschreven. Met de beschikbare gegevens over een aantal jaren als basis is het dan beter mogelijk uitspraken te doen over de invloed van beheersmaatregelen op populaties van deze soort, gezien in relatie tot verschillen tussen de diverse groeiplaatsen.

Resultaten meerjarige populatiestudies

Figuur 2 geeft een typisch beeld van het lot van een jaarklasse kiemplanten in een

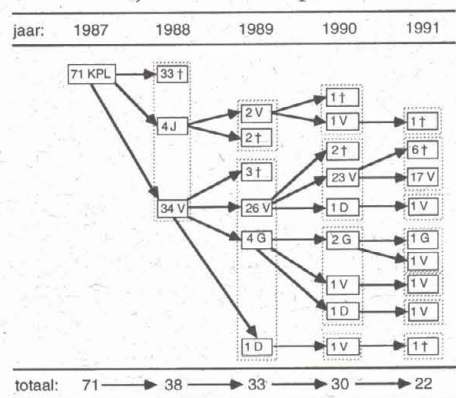
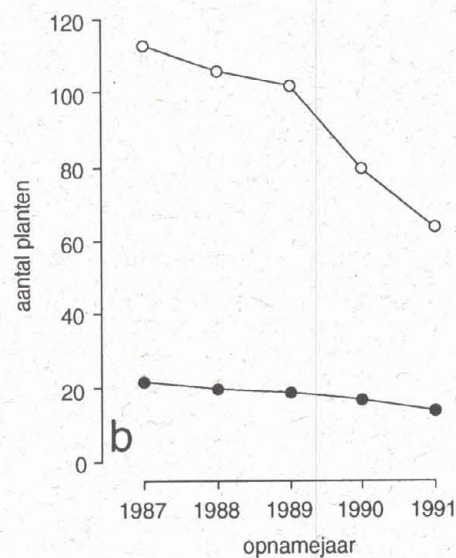
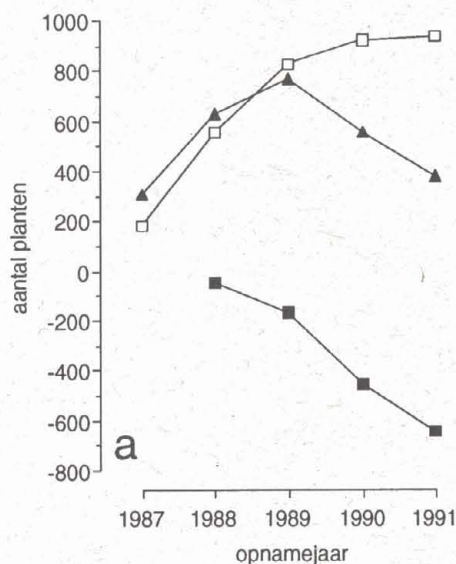


Fig. 2. Het lot van de jaarklasse kiemplanten uit 1987 in een in 1981 afgeplagde heide op Terschelling. Met pijlen is aangegeven hoeveel van de 71 kiemplanten de volgende jaren nog over zijn (zie totaal onderaan) en in welk levensstadium ze zich bevinden. Voorbeeld: 34 kiemplanten uit 1987 waren in 1988 volwassen geworden en bloeiden niet (V), van deze 34 V zijn er in 1989 26 nog steeds V, 4 zijn in bloei gekomen (G), één plant zit onder de grond (D) en 3 zijn er dood (†). Met een stippellijn is omkaderd welke groep als geheel uit één voorgaand stadium afkomstig is. Levensstadia (fig. 1): KPL = kiemplant, J = juveniel, V = volwassen niet-bloeiend, G = volwassen bloeiend, D = plant in rust onder de grond, † = dode plant.



in 1981 afgeplagde duinheide op Terschelling. De sterftkans van kiemplanten is duidelijk hoger dan die van volwassen planten. De sterfte onder de zaden is nog niet eens meegerekend: van de ca 12.000 zaden uit 1986 zijn er in 1987 maar 71 gekiemd, de rest is doodgegaan. Het zaad overleeft in de bodem slechts korte tijd (het grootste deel slechts tot het eerstvolgende groeiseizoen). Gezien deze grote uitval is het voor de verjonging en uitbreiding van een populatie dus van belang dat er voldoende zaad wordt geproduceerd.

Overlevende kiemplanten zijn een jaar later in het juveniele of in het vegetatieve 'volwassen' stadium. Dit wordt bepaald door het tijdstip van kieming: vroege kiemers kunnen langer groeien, en bereiken dus eerder het volwassen stadium dan late kiemers, die als klein rozet eerst moeten overwinteren. Het grootste deel van de volwassen vegetatieve planten blijft in dit stadium 'hangen'. Kennelijk moet aan bepaalde voorwaarden voldaan zijn, voordat een plant in bloei kan komen (bv. een minimale grootte, of een gunstig plekje in de vegetatie). Slechts 4 van de 71 kiemplanten uit 1987 komen tot bloei. Bij de jaarklasse '88 was dat nog dramatischer: géén van de 162 kiemplanten kwam in bloei. De meeste volwassen planten zitten dus in een soort 'wachtkamer' waar ze pas uit kunnen komen als de lokale omstandigheden verbeteren.

Een opvallend verschijnsel is dat sommige planten één of meer jaren onder de grond kunnen blijven (fig. 2: 1 plant in 1989, 2 in 1990). Dit verschijnsel is bekend van orchideeën, maar is bij slechts weinig andere planten beschreven (Hutchings, 1991).

Fig. 3. Populatiodynamiek van de Klokjesgentiaan op Terschelling over de jaren 1987 tot 1991. a) de populatieflux over de verschillende jaren, weergegeven in de vorm van de cumulatieve aanwas (open vierkanten), de sterfte in de populatie (dichte driehoeken), en als som van beide, het netto aantal bovengrondse individuen (dichte driehoeken), en b) de afname van een groep in 1987 aangetroffen volwassen planten in de daaropvolgende jaren, verdeeld over niet-bloeiende (open cirkels) en bloeiende individuen (dichte cirkels).

In figuur 3a en b is de dynamiek van dezelfde populatie op Terschelling van 1987 tot 1991 op een andere wijze weergegeven. Het effect van afplaggen is uit deze figuur goed af te lezen. Na het afplaggen neemt het aantal planten in de populatie eerst sterk toe (fig. 3a), voornamelijk doordat op grote schaal kieming en vestiging plaatsvindt. Dit is mogelijk doordat de eerste jaren na afplaggen de vegetatie relatief open is. Acht jaar na afplaggen (1989) is er echter duidelijk een omslag te zien: er is nagenoeg geen kieming meer (in '88 nog 301 kiemplanten en juvenielen, in '89 240, in '90 45, en in '91 nog maar 13). Ook de sterfte neemt toe, voornamelijk onder de vegetatieve planten, maar veel minder bij de bloeiende (fig. 3b). De oorzaak van de plotselinge omslag is zeer waarschijnlijk het snel hoger en dichter worden van de vegetatie (vooral Pijpestrootje) in het afgeplagde stuk, wat mogelijk het gevolg is van de grote droogte van de laatste drie jaar.

Het effect van maaibeheer op de populatiodynamiek van de Klokjesgentiaan wordt geïllustreerd aan de hand van twee grote schraalgraslandpopulaties: Kooilust (fig. 4a) en De Deelen (fig. 4b,



c en d). Afhankelijk van het traditioneel gevoerde beheer is het effect van vroeg maaien zeer verschillend. In Kooilust (fig. 4a) was in de eerste jaren van het onderzoek nauwelijks geboorte of sterfte. De meeste planten waren volwassen en in principe in staat tot bloeien. Na vroeg maaien (in juli, in de piek van de bloei) konden veel planten opnieuw tot bloei komen en zaad zetten, hoewel in mindere mate. Kieming en vestiging werd echter niet waargenomen. De zaadzetting bleek sterk afhankelijk van het tijdstip van maaien en dat van de eerste nachtvorst. Als twee weken later dan normaal werd gemaaid, vond herbloei wel plaats, maar later, met als gevolg dat in november alle rijpende zaad-dozen stuk voren. Dit verklaart mogelijk het ontbreken van kieming in de eerste jaren van het onderzoek. Sinds 1990 is er wél jaarlijks kieming en vestiging (zij het veel minder dan bv. op Terschel-

ling), zodat het aantal planten in de populatie toeneemt.

In De Deelen blijkt overschakeling van een laat naar een vroeg maaitijdstip ongunstig te zijn (fig. 4b en 4c). In het vroeg gemaaid pq (fig. 4b) is een daling van het totaal aantal planten te zien, die in het normaal gemaaid pq (fig. 4c) niet optreedt (hoewel sterke fluctuaties interpretatie bemoeilijken). Deze daling wordt voornamelijk veroorzaakt door het toenemen van de sterfte van vegetatieve planten. In tegenstelling tot in Kooilust komen de planten na vroeg maaien niet of nauwelijks tot herbloei. Indien een plant nog wel bloemen vormt, zetten deze geen zaad meer. Kiemplanten hebben weliswaar in de meer open vegetatiestructuur, die bij vroeg maaien ontstaat, een relatief hoge overlevingskans, maar zijn afkomstig uit zaad van planten buiten het pq (een niet gemaaid deel). De geringe inwaai van

zaad blijkt echter niet tegen de toenemende sterfte op te wegen.

Als in De Deelen met maaien gestopt wordt (fig. 4d), lijkt de ontwikkeling in de populatie op die van Terschelling: de kieming en vestiging lopen snel terug (al na twee jaar) en de sterfte neemt toe, vooral bij de vegetatieve planten. Aanvankelijk daalt hierdoor het totale aantal planten in het pq, totdat een relatief stabiel aantal volwassen bloeiende en vegetatieve planten overblijft.

In veel kleine, maar ook in sommige grote populaties van de Klokjesgentiaan is van dynamiek nauwelijks sprake. Een typisch voorbeeld is één van de kleine populaties in het Grote Veld bij Lochem (fig. 5). Er is geen noemenswaardige aanwas en sterfte, en de bovengrondse populatie (fig. 5a) bestaat dan ook alléén uit een groep volwassen, bloeiende en niet-bloeiende planten. Uit figuur 5b blijkt dat de veranderingen in de bovengrondse aantallen in feite schijn zijn: alles bijeen gerekend is het aantal planten in de populatie nagenoeg constant. Voorzover er in deze populatie nieuwe planten verschijnen, komen die als volwassen individuen uit de ondergrondse rusttoestand. De populatie is duidelijk 'vergrijsd' en statisch. De huidige populaties op Terschelling (fig. 3a) en in het niet gemaaid pq in De Deelen (fig. 4d) lijken in dynamiek sterk op de Grote-Veldpopulatie.

Populatiestructuur in relatie tot vegetatie en beheer

We kunnen bij de Klokjesgentiaan drie typen populaties onderscheiden (fig. 6a): a) populaties met een hoge dichtheid, waarin relatief meer kiemplanten en juvenielen dan volwassen planten voorkomen, b) populaties met een gemiddelde dichtheid, waarin de volwassen planten domineren, maar waarin (nog) wel kiemplanten en juvenielen voorkomen, en c) populaties met een la-

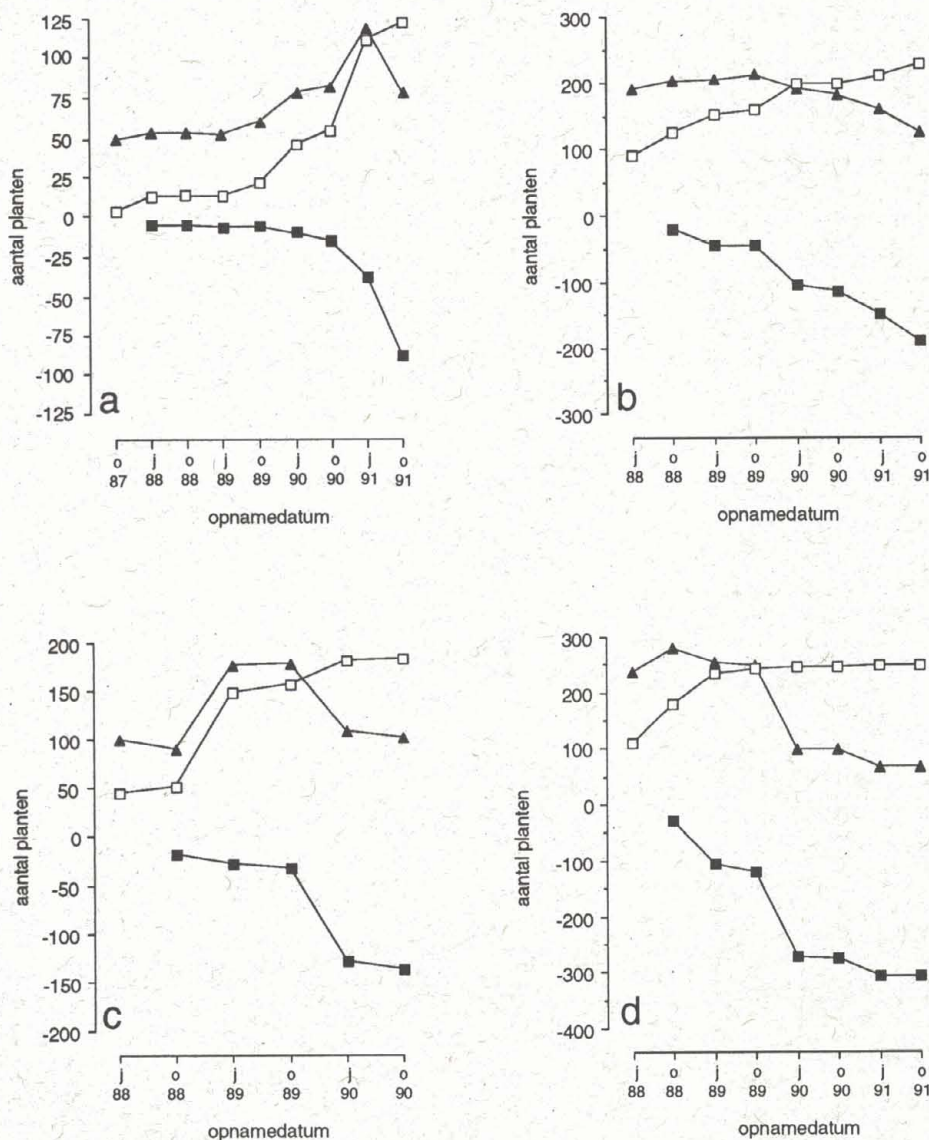


Fig. 4. Dynamiek in twee populaties met verschillend mairegime, in de vorm van populatieflux-curves (vgl. fig. 3). a) Kooilust, maaitijdstip al gedurende vele jaren in juli, b) De Deelen, maaitijdstip vervroegd van september naar juli, c) De Deelen, gemaaid na de zaadzetting (als gewoonlijk), d) De Deelen, maai-beheer gestaakt sinds 1988. Open vierkanten: cumulatieve aanwas; dichte vierkanten: cumulatief verlies; dichte driehoeken: netto bovengrondse populatie.

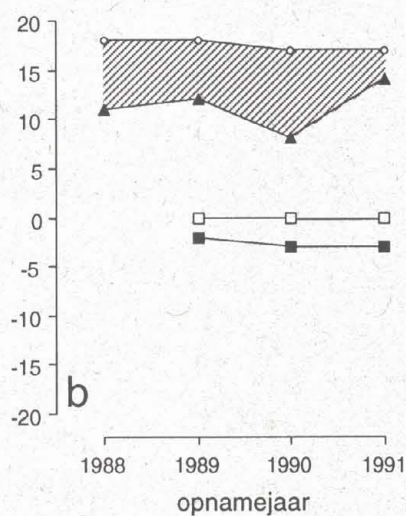
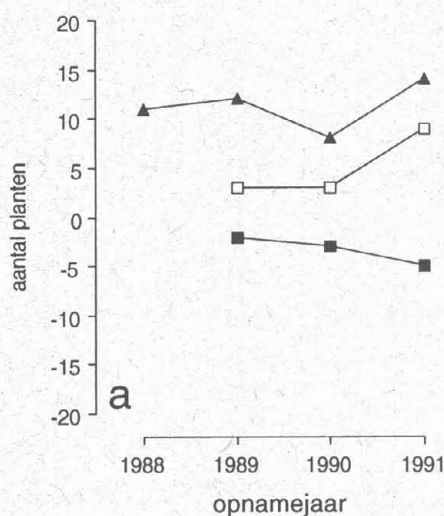


Fig. 5. De dynamiek van een kleine populatie in het Grote Veld bij Lochem lijkt groter (a) dan hij is (b). a) planten afkomstig uit het ondergrondse ruststadium als nieuwe individuen meegeteld; en b) planten uit het ruststadium als reeds aanwezige planten meegeteld en als aparte categorie (gearceerd) weergegeven. Open vierkanten: cumulatieve aanwas; dichte vierkanten: cumulatief verlies; dichte driehoeken: netto bovengrondse populatie; open cirkels: netto populatie, inclusief ondergrondse planten.

ge dichtheid, die volledig bestaan uit volwassen individuen, en waarin kiemplanten of juvenielen ontbreken.

Het eerste type wordt vooral gevonden in recent afgeplagde heideterreinen, langs paadjes en in sommige begraasde terreinen, in het algemeen in vegetaties met een open structuur (fig. 6b). Op grond hiervan zijn deze populaties te beschouwen als 'invasief', d.w.z. populaties in een opbouwfase die open terreinen (her)koloniseren met een golf kiemplanten en juvenielen. Door de open vegetatiestructuur is er plaats voor relatief veel planten. Een voorbeeld is de populatie op Terschelling in de eerste jaren.

Het tweede type is bijna geheel beperkt tot de laat gemaaide schraalgraslanden (zoals De Deelen), en komt in heideterreinen alleen voor in de oeverzone van vennen, waar de vegetatie door het periodiek onder water staan relatief open van karakter blijft (fig. 6b). Door de relatieve stabiliteit van de vegetaties waarin ze voorkomen (ook in schraalgraslanden blijft de vegetatiestructuur door het jaarlijks maaien vrij constant) kunnen deze populaties waarschijnlijk lange tijd dezelfde structuur houden. Men zou ze dan ook 'normale' of 'stabiele' populaties kunnen noemen.

Populaties van het derde type komen voor in niet- of slechts extensief beheerde vegetaties uit een late fase in de successie, zoals bv. Dopheidevegetaties en Gagelstruwelen met een hoge bedekking van vooral de (dwerg)struik- en strooisellaag (fig. 6b). Een populatie van de Klokjesgentiaan moet in deze vegetatietypen gezien worden als een overblijfsel uit een vroeger successiestadium.



Foto 1. Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*).

Omdat jonge planten ontbreken, kan dit type beschouwd worden als 'vergrijsd' (populatie Grote Veld). Uit het onderzoek is gebleken dat zeer veel Nederlandse populaties zo'n vergrijsde structuur hebben (foto 2). Deze popula-

ties komen met name voor in de sterk met Pijpestrootje vergraste heideterreinen. Voorts bestaat de indruk dat ook populaties in vroeg (juli) gemaaide blauwgraslanden vergrijsd zijn, met name die waarin een zeer sterk domineren-



de moslaag van Kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*), diverse soorten Veenmos (*Sphagnum* spp.) en Veenhaarmos (*Polytrichum longisetum*) aanwezig is. Deze moslaag blijkt kieming en vestiging te belemmeren (Oostermeijer, 1991). Het onderzoek in Kooilust toont echter, dat het ontbreken van kiemplanten en juvenielen in deze populaties ook slechts tijdelijk kan zijn, en kan afhangen van de balans tussen maaitijdstip, klimaat en de zaadzetting in het jaar daarvoor.

Beheersadviezen

Het op korte termijn meest effectieve herstelbeheer voor een vergrijsde populatie Klokjesgentiaan is kleinschalig afplaggen (foto 3). Omdat een zaadvoorraad in de bodem nagenoeg ontbreekt en de verspreiding van het zaad gering is, is het van groot belang om zó af te plaggen dat de nog aanwezige bloeiende planten in de directe omgeving blijven staan. Voor het voortbestaan van een populatie op langere termijn is het noodzakelijk om minstens eens in de tien jaar af te plaggen. In de tijd gespreid afplaggen is nog beter, omdat dan de structuur van de populatie gevarieerd blijft.

Bij begrazing als beheersvorm is het belangrijk dat de bloeiende, zaadproducerende planten niet worden afgegraasd. Het blijkt namelijk dat grazers ondanks de bittere smaak de Klokjesgentiaan niet versmaden. In de regel wordt de vegetatiestructuur in een vergrast terrein bij begrazing opener, en dus meer geschikt voor kieming en vestiging, maar daarvoor is wel zaad nodig. Als slechts een kleine restpopulatie aanwezig is, is bij het introduceren van begrazing een overgangsbeheer gewenst. Dit kan bestaan uit het gedurende het groeiseizoen uitrasteren van (een deel van) de bloeiende planten, totdat verjonging wordt waargenomen.

Indien in een terrein tevens het Gentiaanblauwtje (*Maculinea alcon*) aanwezig is, moeten er niet alleen voldoende bloeiende planten overblijven, maar moeten ook de nesten van de waardmier van deze zeldzame vlindersoort, de steekmier *Myrmica ruginodis*, worden ontzien. Bij afplaggen worden de nesten vaak volledig verwijderd, en het duurt lang voordat herkolonisatie plaatsvindt, soms meer dan vijf jaar. Lokaal uitsterven van het Gentiaanblauwtje is bij afplaggen dus een groot risico. In graslanden is laat maaien, na de zaadzetting, de enige optie om de vlinder te behouden.

In schraalgraslanden is éénmaal per jaar maaien en hooien de beste beheersvorm. Daar bij vroeg maaien de kans op het mislukken van de zaadoogst groot is, kan het beste na de zaadzetting van de Klokjesgentiaan worden gemaaid. Een aantal jaren achtereen niet

maaien leidt al snel tot vergrijzing en moet dus zoveel mogelijk worden vermeden. Bij een gefaseerd maai-beheer ten behoeve van de insectenfauna, waarbij delen van een reservaat het ene jaar wel en het andere niet worden gemaaid, is het risico van verdwijnen van de Klokjesgentiaan echter klein.

Conclusies

Na het dichtgroeien van de vegetatie (een aantal jaren na afplaggen of stoppen met maaien) blijken juist de bloeiende individuen over te blijven, terwijl de jongere planten al snel verdwijnen. Een beheerder, die alleen bloeiende planten telt, zal uit het aantal bloeiende planten dus niet kunnen concluderen of de levensomstandigheden voor de soort in het terrein goed of slecht zijn. Hierbij komt nog, dat in de sterk vergrijsde populaties de planten, als gevolg van een verhoogd aanbod aan voedingsstoffen en sterkere concurrentie om licht met de overige vegetatie, vaak extra hoog zijn en meer stengels en bloemen hebben. Daardoor oogt de populatie juist vitaal. In feite kan in zo'n situatie het voortbestaan aan een zijden draadje hangen, omdat alleen nog maar oude volwassen planten aanwezig zijn. Pas als naar alle levensstadia wordt gekeken, kan worden beoordeeld of het beheer gunstig is voor de toekomstverwachting van een populatie.

Ook de vaak waargenomen spectaculaire toename van het aantal bloeiende planten, kort nadat de vegetatie door herinvoeren van maaien of begrazing opener is geworden, kan leiden tot een

Fig. 6. Dichtheid van de verschillende levensstadia in de drie-typen populatiestructuur van de Klokjesgentiaan in Nederland (a) en de gemiddelde waarde van bedekking en hoogte van de verschillende lagen in de vegetaties waarin deze drie typen zijn aangetroffen (b). De verticale balkjes en de getallen boven de kolommen geven respectievelijk de standaardfout van het gemiddelde en het gemiddelde percentage van elk levensstadium in de populatie weer.

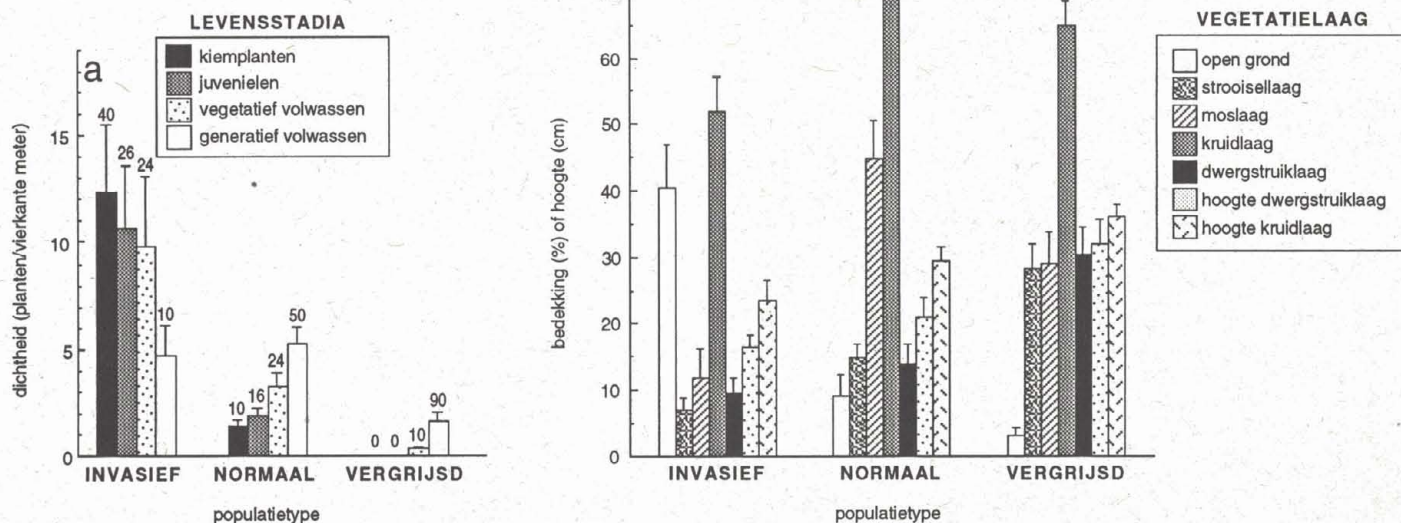




Foto 2. Overlevende oude, bloeiende planten in een jarenlang niet gemaaid schraalgrasland. Het toekomstperspectief van de Klokjesgentiaan in vergraste natuurterreinen is door 'vergrijsing' van de populaties niet rooskleurig.



Foto 3. Massale kieming van Klokjesgentiaan in een afgeplagde heide. Kleinschalig afplaggen in de buurt van de overlevende bloeiende planten is het beste herstelbeheer voor 'vergrijsde' populaties.

verkeerde interpretatie. Deze toename in de populatiegrootte is namelijk meestal het gevolg van het plotseling in bloei kunnen komen van onopgemerkt gebleven niet-bloeiende of ondergrondse individuen.

Bloeiende planten, althans van overblijvende soorten, zijn in principe niet geschikt voor biomonitoring (o.a. Willems, 1990; Hutchings, 1991). Het is beter om aan de hand van meerjarige populatiestudies aan een kleine groep voor het beheer waardevolle en indicatieve soorten goed gefundeerde uitspraken te doen, dan op basis van fluctuaties in aantallen bloeiende planten van een grotere groep soorten verkeerde beslissingen te nemen.

Kan een soort als de Klokjesgentiaan gebruikt worden als indicator voor natuurbeheer? Uitgaande van een beheer dat erop gericht is de soorten- en structuurdiversiteit in een terrein te verhogen, is dit zeker het geval. De Klokjesgentiaan behoort tot een groep weinig concurrentiekrachtige plantesoorten die afhankelijk is van relatief open vegeta-

ties (o.a. Moeraswolfsklauw, Heidekartelblad, Liggende vleugeltjesbloem, Beenbreek). Juist deze groep planten is sinds 1950 zeer sterk achteruit gegaan (Van der Meijden et al., 1989). Als de omstandigheden voor de Klokjesgentiaan weer verbeteren, is de kans groot dat dit ook geldt voor de andere soorten uit de groep. De vestigingskans van deze soorten hangt op dat moment voornamelijk af van de aanwezigheid of de aanwezigheid van zaad. De populatiestructuur van een soort als de Klokjesgentiaan kan dus een belangrijk gegeven zijn bij plannen voor (her)introductie van andere soorten (Strykstra, 1993).

De hier gebruikte methode met vegetatieopnamen waarin alle levensstadia van een soort zijn geteld, is weliswaar niet voor alle plantesoorten geschikt (bv. niet voor soorten met sterke vegetatieve vermeerdering), maar is weinig tijdrovend en relatief eenvoudig. Het herkennen van de diverse stadia is gemakkelijk te leren, en is de enige voorwaarde voor het kunnen monitoren van de populatiestructuur. In een landelijk biomoni-

toring-netwerk, bv. van Rode-Lijstsoorten, zou het regelmatig analyseren van de populatiestructuur veel geschikter informatie opleveren dan het tellen of karteren van alleen bloeiende individuen.

Een ander nadeel van het tellen van alleen bloeiende planten is dat een achteruitgang van een populatie pas wordt gesignaleerd als het mogelijk al te laat is. In kleine populaties van de Klokjesgentiaan (<200 bloeiende planten) treden duidelijke veranderingen op die het regeneratievermogen verlagen. De zaadproductie in kleine populaties is flink gereduceerd, waarschijnlijk door een gebrek aan bezoek van bestuivers. Bovendien vindt in kleine populaties meer zelfbestuiving (inteelt) plaats, hetgeen bv. leidt tot een slechtere groei van de kiemplanten en een lagere bloemproductie (Oostermeijer et al., 1992). In de huidige kleine populaties komen deze processen niet tot uiting, omdat de vegetatiestructuur te gesloten is voor vestiging van nieuwe planten. Na het invoeren van herstelbeheer, bv. afplaggen,



kan bij dergelijke kleine uitgangspopulaties de kans op succes wel sterk verkleind blijken te zijn. Door reductie van zowel de kwantiteit als de kwaliteit van de nakomelingen kan herkolonisatie namelijk niet plaatsvinden, of zó traag dat de vegetatie alweer is dichtgegroeid, voordat de eerste planten tot bloei zijn gekomen. Aanvullende maatregelen, zoals bv. introductie van zaad uit een (naburige) grote populatie, worden dan wellicht noodzakelijk. Deze vorm van introductie is recent door Strykstra (1993) niet genoemd, maar kan voor het behoud van populaties van zeldzame soorten wel degelijk van belang zijn (o.a. Ouborg et al., 1991). Speciale aandacht voor zeldzame soorten of niet: de resultaten geven duidelijk aan dat populaties voor hun voortbestaan zo groot mogelijk moeten blijven, of zo snel mogelijk weer groter moeten worden!

Literatuur

Clapham, A.R., T.G. Tutin & D.M. Moore, 1987. Flora of the British Isles. Cambridge.
 Hutchings, M.J., 1991. Monitoring plant populations. In: F.B. Goldsmith (red.). Monitoring for conservation and ecology. Chapman & Hall, Londen.
 Mennema, J., A.J. Quené-Boterenbrood & C.L. Plate, 1985. Atlas van de Nederlandse Flora, dl. 2: zeldzame en vrij zeldzame planten. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
 Meijden, R. van der, 1990. Heukels' Flora van Nederland. Wolters Noordhoff, Groningen.
 Meijden, R. van der, C.L. Plate & E.J. Weeda, 1989. Atlas van de Nederlandse Flora, dl. 3: minder zeldzame en algemene soorten. Rijksherbarium/Hortus Botanicus, Leiden.
 Oostermeijer, J.G.B., 1991. Populatiebiologie van de Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe* L.) in relatie tot beheer en populatiegrootte. Rapport Vereniging Natuurmonumenten, 's-Graveland.
 Oostermeijer, J.G.B., J.C.M. den Nijs,

L.E.L. Raijmann & S.B.J. Menken, 1992. Population biology and management of the marsh gentian (*Gentiana pneumonanthe* L.), a rare species in The Netherlands. Botanical Journal of the Linnean Society 108: 117-130.
 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. Haeck & K. Reinink, 1991. De omvang van genetische verarming in twee zeldzame plantesoorten in Nederland, Veldsalie en Duifkruid. De Levende Natuur 91(6): 206-212.
 Rompaey, E. van & L. Delvosalle, 1978. Atlas van de Belgische en Luxemburgse Flora, Pteridofyten en Spermatofyten, Meise.
 Strykstra, R.J., 1993. (Her)introductie van inheemse plantesoorten: openheid gewenst. De Levende Natuur 94(1): 2-3.
 Weihe, K. von, 1972. Garcke, Illustrierte Flora von Deutschland und angrenzende Gebiete. Parey, Berlijn.
 Willems, J.H., 1990. Meerjarige populatiestudies aan inheemse orchideeën. De Levende Natuur 91(5): 134-139.

Summary

Population biology and management of rare plants: the Marsh gentian

Long-term population biological studies on the rare perennial *Gentiana pneumonanthe* show that this species may be very useful for the evaluation of changes in management strategies, but only when all life stages are considered. Monitoring population performance only by a yearly census of the number of flowering individuals can be very misleading, since the long-livedness of this life stage results in a very slow reaction to management changes. In contrast, the younger life stages (seedlings and juveniles) react very strongly and rapidly. In the (local) extinction process of the species, populations first become 'senile', e.g., consist only of adult flowering individuals, which only slowly decrease in numbers. This means that on basis of counting flowering plants only, the viability of populations is mostly misinterpreted.

Also, problems resulting from small population size may already be present. These problems run from reduced seed set and seed production to a decreased vitality of seedlings, a result from decreasing pollinator visitation and inbreeding, respectively (Oostermeijer et al., 1992). Both of these may reduce the regeneration capacity of small, remnant populations after the introduction of restoration management. For the marsh gentian, the most favourable management types are small scale sod-cutting in heathlands, and late mowing in meadows (after seed-set has taken place).

Dankwoord

Een belangrijk deel van dit onderzoek werd mogelijk gemaakt door een subsidie van het Prins Bernhard Fonds aan de Vereniging Natuurmonumenten. Met name willen wij in dit verband P. Bakker van Natuurmonumenten bedanken. Onze hartelijke dank gaat ook uit naar de vele mensen die met veldwerk en kweekexperimenten hebben geholpen, naar de terreinbeheerders die ons wegwijs gemaakt hebben in 'hun' populaties, en naar de vele instellingen die vergunning verleenden voor het doen van onderzoek in hun natuurreservaten.

Drs. J.G.B. Oostermeijer, dr. J.C.M. den Nijs, drs. R. van 't Veer & E. de Boer
 Hugo de Vries laboratorium,
 Vakgroep Systematiek, Evolutie en Paleobiologie, UvA
 Kruislaan 318
 1098 SM Amsterdam

Tabel 1. De besproken populaties van de Klokjesgentiaan in Nederland. SBB = Staatsbosbeheer, NM = Natuurmonumenten, ZHL = Zuid-Hollands Landschap.

populatiebeheerders	vegetatietype	terreintype en beheersvorm	grootte populatie (1988)	afmeting PQ
Terschelling (SBB) Grote Veld (NM) I	Drienerfzige zegge/Kraaihei-type Pijpestrootje/Dophei-type	duinheide, afgeplagd 1981 verdroogd heideterrein, opslag wordt periodiek verwijderd	± 2000 12	8m ² paalmeting
II	Pijpestrootje/Dophei-type	verdroogd heideterrein, geen beheer	12	paalmeting
Kooilust (ZHL)	Pijpestrootje/Kussentjesmos-type met Spaanse ruiter	blauwgrasland op veengrond, jaar- lijks in juli gemaaid	>5000	40m ²
De Deelen (SBB) PQI	Pijpestrootje/Kussentjesmos-type met Schape- en Borstelgras	blauwgrasland, normaal maairegi- me (september) gecontinueerd	>100.000	4m ²
PQII	"	idem, maaien gestaakt in 1988	"	4m ²
PQIII	"	idem, maaien sinds 1988 vervroegd naar juli	"	4m ²