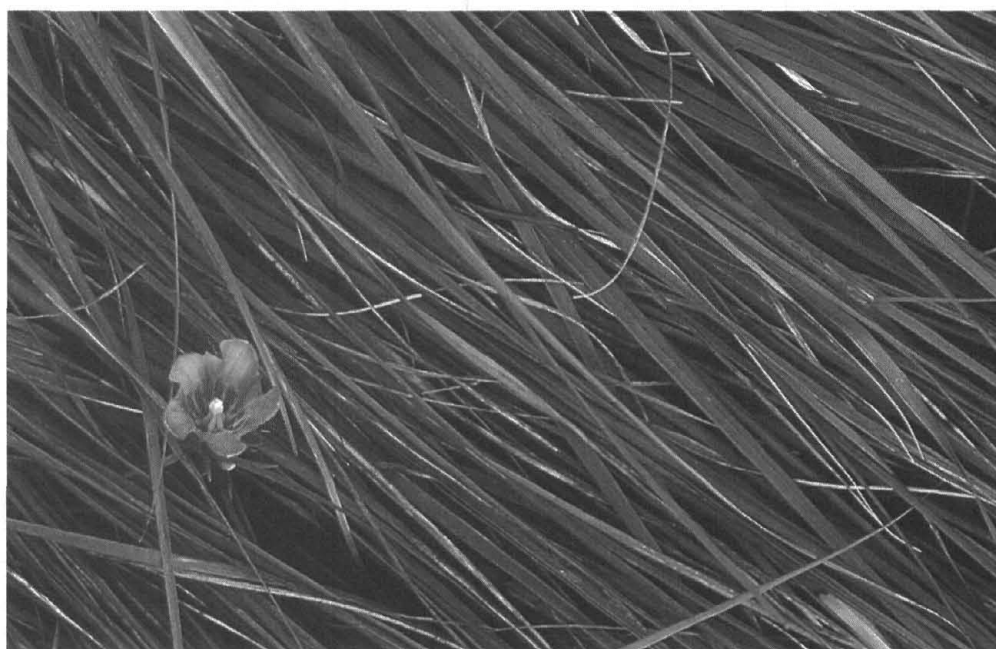


Zeldzame planten in het nauw: problemen van kleine populaties

Gerard Oostermeijer, Sheila Luijten, Manja Kwak,
Els Boerrigter & Hans den Nijs

De theorie voorspelt dat kleine populaties van zeldzame soorten problemen door hun "kleinheid" kunnen krijgen. Is er uit onderzoek inmiddels zoveel informatie verkregen dat in het natuurbeheer daadwerkelijk rekening gehouden moet worden met vermindering van de hoeveelheid erfelijke variatie (genetische erosie), afname van de vitaliteit van nakomelingen door inteelt (inteeltdepressie) en verminderde zaadproductie? En komen die verschijnselen bij alle plantensoorten voor? In dit artikel wordt een antwoord gegeven op bovenstaande vragen, aan de hand van recent onderzoek in Nederland.



Veel plantensoorten die vroeger in Nederland vrij algemeen waren staan tegenwoordig op de Rode Lijst. Ze zijn voor hun voortbestaan vaak afhankelijk geworden van beschermde en beheerde natuurreservaten. Soms beslaan deze nog een redelijke oppervlakte, maar in veel gevallen betreft het kleine snippers, die van elkaar geïsoleerd liggen als eilanden in het overigens intensief gebruikte stedelijke en agrarische landschap. Zeldzame plantensoorten komen in zulke areaalsnippers slechts met weinig individuen voor. Zoals door Ouborg (1988), Ouborg et al. (1991) en Oostermeijer et al. (1993a) in dit tijdschrift eerder is beschreven kunnen zulke "kleine populaties" problemen krijgen, alleen al door het feit dat ze klein zijn. Kort samengevat kunnen problemen ontstaan door (1) toevalsprocessen ("catastrofes"), die in kleine populaties plotse-ling tot uitsterven kunnen leiden, (2) afname van de variatie in erfelijke eigenschappen en daarmee van de vitaliteit van de populaties door toeval ("genetische

drift") en inteelt, en (3) vermindering van de zaadproductie van insectbestoven soorten door veranderd gedrag van bestuivers (Kwak, 1994).

Al zijn de ecologische omstandigheden in een reservaat door zorgvuldig beheer goed, dan nóg kunnen kleine populaties door deze problemen lokaal – of bij zeer bedreigde soorten zelfs landelijk – uitsterven.

In dit artikel presenteren we recente resultaten van Nederlands onderzoek aan de volgende zeldzame soorten: Valkruid (*Arnica montana*), Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*), Krijtgentiaan (*Gentianella germanica*), Slanke gentiaan (*Gentianella amarella*), Zwartblauwe rapunzel (*Phyteuma spicatum* subsp. *nigrum*), Harlekijn (*Orchis morio*), Soldaatje (*Orchis militaris*) en Purperorchis (*Orchis purpurea*). Behalve de Klokjesgentiaan staan alle genoemde soorten op de Rode Lijst (Weeda et al., 1990). Bij de meeste soorten leven de volwassen planten lang (10 tot meer dan 40 jaar),

behalve bij de éénjarige Slanke gentiaan en de tweejarige Krijtgentiaan. De bloemen van alle soorten zijn in principe ingericht op bestuiving door insecten.

Uitsterven door toeval

In een aantal gevallen weten we waardoor kleine populaties verloren zijn gegaan of zich juist hebben uitgebreid of elders hebben gevestigd. Terwijl de ene kleine Klokjesgentiaanpopulatie op Texel verdween door langdurige inundatie van de groeiplaats, nam een nabijgelegen andere door herstelbeheer de volgende jaren toe. Een populatie bij Lochem werd slachtoffer van het toevallig stallen van maaisel in de buurt: de tractor was juist over de vijf resterende individuen heengereden. Een Valkruidpopulatie bij Havelterberg overkwam iets soortgelijks, alleen werd daar het maaisel dat bij heide-herstelbeheer was verkregen tijdelijk bovenop de resterende planten gedeponeerd, met fatale gevolgen. Een andere populatie bij Bui-ten overleefde een vergelijkbare drasti-

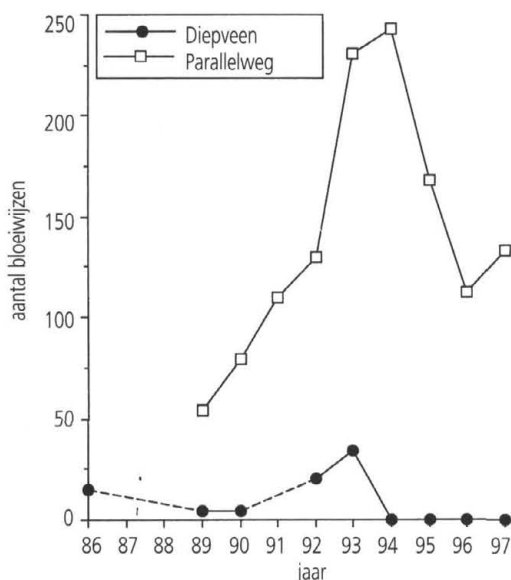


Fig. 1. Verloop van het aantal bloeiwijzen in een Drentse populatie van de Zwartblauwe rapunzel die bij de aanleg van een weg in een groot (Parallelweg) en een klein deel (Diepveen) werd opgesplitst.

Het tracé van de weg werd speciaal voor de rapunzels aangepast. In 1994 verdween populatie Diepveen door het aanleggen van een leiding, waarbij een greppel werd gedempt. In 1995 werd bovenop

populatie Parallelweg slootbagger gedeponeerd. Gelukkig lijkt deze populatie zich nu weer te herstellen, mede doordat de planten beter zaad kunnen zetten dankzij aanpassingen in het maaibeheer.

Foto 1. Veel kleine populaties van de Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) kampen zoals hier met sterke vergrassing, die onder meer verjonging verhindert. De levensvatbaarheid van zulke populaties is ook door

het geringe aantal planten laag. Toch verdienen ze aandacht van beheerders, mede omdat ze een belangrijk deel van de erfelijke variatie van de soort in Nederland bevatten (foto: G. Oostermeijer).

Foto 2. Valkruid (*Arnica montana*) is de laatste jaren zeer snel achteruitgegaan. Er zijn nog minder dan vijftig populaties aanwezig, en bijna alleen in Drenthe. Door de zijrozetten die Valkruid produceert worden populaties vaak groter ingeschat dan ze in werkelijkheid zijn (foto: S. Luijten).



sche beheersingreep (Bokeloh & van Zanten, 1992), maar de twee overgebleven pollens gingen enkele jaren later als nog dood. Een kleine populatie van de Zwartblauwe rapunzel verdween in 1994 door het aanleggen van een nieuwe leiding, terwijl een grotere subpopulatie het deponeren van slootbagger ternauwernood overleefde (fig. 1).

Ook zijn ons twee gevallen bekend waarbij kleine duinpopulaties van de orchideeën Harlekijn en Honingorchis door het uitsteken van de resterende planten door verzamelaars geheel verdwenen.

Hoewel de "catastrofes" van geval tot geval verschillen, zal duidelijk zijn dat de effecten minder dramatisch waren geweest wanneer de populatie uit honderden planten had bestaan. In dat geval blijven, zoals in het geval van populatie Parallelweg van de Zwartblauwe rapunzel (fig. 1), vaak wel enkele (of zelfs enkele tientallen) individuen over die voor herstel van de populatie kunnen zorgen.

Afname van de hoeveelheid erfelijke variatie

Van een aantal soorten hebben we gegevens over de hoeveelheid erfelijke variatie in grote en kleine populaties. In alle gevallen gaat het over de aantallen varianten van eiwitten die betrokken zijn bij de stofwisseling (zg. "allozymen"). De methode die hierbij wordt gebruikt is in dit tijdschrift al eens uitgelegd door Ouborg et al. (1991). Waarom kijken we nu naar eiwitten en niet naar variatie in voor de overleving van planten veel belangrijker zaken als kieming, groei en hoeveelheid bloemen? De belangrijkste redenen daarvoor zijn van praktische aard: (1) onderzoek naar de erfelijke achtergrond van verschillen in kieming, groei en bloei is zeer complex en tijdrovend, en vergt aparte onderzoeksprojecten; (2) er is al zeer veel bekend over de erfelijke achtergrond van variatie in allozymen en tevens van de methode die gebruikt wordt om de variatie daarin te analyseren. Deze kennis kan direct worden gebruikt

voor de soorten die we willen onderzoeken; (3) voor de analyse van variatie in allozymen hoeft je van elk individu maar een klein stukje blad of één bloempje af te knippen, zodat de planten er niet of nauwelijks last van hebben; (4) grote aantallen planten kunnen in relatief korte tijd, en tegen relatief geringe kosten, op allozymvariatie worden geanalyseerd; (5) allozymvariatie is vaak een goede maat voor de prestaties voor allerlei eigenschappen die wél van ecologisch belang zijn, bv. kiemplantgroei en bloemproductie. Bij voorkeur wordt het verband tussen allozymvariatie en zulke kenmerken bij de soort waarom het gaat speciaal onderzocht (fig. 2).

Bij enkele soorten is het verband tussen populatiegrootte en allozymvariatie in een aantal populaties onderzocht. De resultaten zijn in tabel 1 samengevat. Bij vier van de vijf soorten is minstens één van de verbanden positief en statistisch significant (d.w.z. de kans is klein dat het verband door het toeval wordt veroor-

zaakt). Dit houdt in dat kleine populaties in het algemeen minder erfelijke variatie bevatten dan grote. Het viel in dit onderzoek ook op dat met name de kleine populaties onderling sterk verschillen in variatie. Er waren kleine populaties met zeer weinig variatie, maar daarnaast waren er ook die niet onderdeden voor de grote populaties. Deze verschillen worden waarschijnlijk veroorzaakt door het relatief grote belang van toevalsprocessen in de kleine populaties. Bij de Zwartblauwe rapunzel waren duidelijk twee groepen populaties te onderscheiden: één groep kleine, met minder dan 100 bloeiende planten, die alle ongeveer even weinig erfelijke variatie vertoonden en één groep populaties met meer dan 100 bloeiende individuen die ook alle ongeveer evenveel variatie hadden, maar meer dan de kleine populaties. Het kan zijn dat we hier te maken hebben met een verschil tussen grote en kleine populaties, maar het verschil kan ook veroorzaakt worden door het feit dat de kleine populaties uit Drenthe afkomstig zijn, en de grotere uit Zuid-Limburg en Twente. De Drentse populaties liggen waarschijnlijk teveel geïsoleerd van het overige verspreidingsgebied van de soort om daarmee erfelijke eigenschappen uit te kunnen wisselen (Zandt, 1994).

Bij de Harlekijn werd geen enkel positief verband tussen populatiegrootte en allozymvariatie gevonden (tabel 1). De reden hiervoor ligt mogelijk in de speciale relatie die deze plant met bestuivers heeft (zie verder).

Ook bij Duifkruid (*Scabiosa columbaria*) en Veldsalie (*Salvia pratensis*) werd door Ouborg et al. (1991) een positief verband gevonden tussen populatiegrootte en allozymvariatie. Net als bij de soorten in tabel 1 zijn dit langlevende planten. Bij de éénjarige Slanke gentiaan kon echter met behulp van vergelijkbare methoden geen enkele variatie worden aangetoond, in kleine noch grote populaties. Bij de tweejarige Krijtgentiaan was de variatie in vergelijking met de soorten in tabel 1 extreem laag (Luijten, 1992). Er lijkt dus een verschil te zijn tussen kort- en langlevende plantensoorten.

Van allozymen naar ecologisch belangrijke kenmerken

Kleine populaties bevatten doorgaans dus minder erfelijke variatie dan grote. Zoals uit figuur 2 blijkt, is er een verband tussen allozymvariatie en de "vitaliteit" van

Tabel 1. Verband tussen populatiegrootte en drie verschillende maten voor allozymvariatie bij Zwartblauwe rapunzel, Klokjesgentiaan, Harlekijn, Soldaatje en Purperorchis. De drie maten voor allozymvariatie zijn:

P, de fractie variabele genen (een gen is variabel als er in een populatie méér dan een variant aanwezig is),
A, het gemiddelde aantal varianten (allelen) per gen en
H_o, de fractie genen waarvoor een gemid-

deld individu heterozygoot is (d.w.z. twee verschillende varianten heeft).
Weergegeven zijn Pearson's product-moment correlatiecoëfficiënten (r) tussen het logaritme van het aantal bloeiende planten in de populatie en

de betreffende maat voor allozymvariatie. Het significantieniveau van de correlaties is als volgt aangeduid:
* P<0.05,
** P<0.025,
*** P<0.001,
(*) 0.05<P<0.10,
ns niet significant (P>0.10).

soort	P	A	H _o	bron
Zwartblauwe rapunzel (<i>P. spicatum nigrum</i>)	0.161 ns	0.606 *	0.556 *	Zandt (1994)
Klokjesgentiaan (<i>G. pneumonanthe</i>)	0.491 **	0.332 (*)	0.345 (*)	Oostermeijer (1996)
Harlekijn (<i>O. morio</i>)	0.004 ns	0.010 ns	0.039 ns	de Boer et al. (1995)
Soldaatje (<i>O. militaris</i>)	0.311 **	0.435 **	0.126 ns	de Boer et al. (1995)
Purperorchis (<i>O. purpurea</i>)	0.347 **	0.603 ***	0.295 *	de Boer et al. (1995)

plantenindividuen. Dit wordt voor een belangrijk deel veroorzaakt door inteelt. Omdat er een verband is tussen populatiegrootte en de mate van erfelijke variatie kan verwacht worden dat er ook een relatie is tussen het aantal planten in de populatie en verschillende maten voor "vitaliteit". Bij de door ons onderzochte Klokjesgentiaan, Valkruid en Zwartblauwe rapunzel werden deze verbanden inderdaad aangetroffen (fig. 3, zie ook fig. 6). Kleine populaties van deze soorten zijn duidelijk minder "vitaal", hetgeen blijkt uit het feit dat de nakomelingen slechter groeien, minder goed overleefden en slechter tot bloei kwamen. Het viel trouwens op dat bij zowel Klokjesgentiaan als Valkruid de nakomelingen van de allerkleinste populatie afweken van de algemene trend, doordat ze het hoogste gemiddelde kiemplantgewicht hadden. Dit waarschijnlijk aan het toeval toe te schrijven effect heeft overigens niet mogen baten, want beide populaties zijn inmiddels door een "ongelukje" verdwenen.

Voor de Purperorchis en het Soldaatje, twee orchideeënsoorten waarbij we ook een verband vonden tussen populatiegrootte en erfelijke variatie, betekent het bovenstaande dat de prestaties van de nakomelingen in kleine populaties waarschijnlijk ook zijn verminderd. In de enige Nederlandse populatie van de nauw verwante Aapjesorchis (*O. simia*) werd een duidelijk positief verband gevonden tussen de prestaties van volwassen planten en allozymvariatie, hetgeen dit vermoeden ondersteunt. Dat betekent uiteraard niet

veel goeds voor het herstelvermogen van kleine orchideeënpopulaties (de Boer et al., 1995)!

Bestuiving en bevruchting

Aan een aantal soorten is bestuivingsonderzoek uitgevoerd. Ten eerste wilden we weten hoe belangrijk bestuivers voor een goede zaadproductie zijn, door te achterhalen hoe goed bloemen in staat zijn zichzelf zonder insectenbezoek te bestuiven. Vervolgens werd het succes van zulke "spontane zelfbestuiving" vergeleken met het resultaat van "natuurlijke bestuiving" en tevens met de resultaten van handmatige bestuiving met eigen stuifmeel en met het stuifmeel van andere planten uit dezelfde populatie. Hoe goed een plant zaad zet na bestuiving met eigen pollen geeft bovendien informatie over de "zelf-compatibiliteit" (zie verder). Bij een aantal soorten werd vastgesteld wat het verband is tussen populatiegrootte en de natuurlijke zaadzetting. Met behulp van de bovengenoemde bestuivingsexperimenten kunnen deze verbanden beter worden geïnterpreteerd (fig. 4).

Valkruid en Zwartblauwe rapunzel bleken "zelf-incompatibel", d.w.z. ze waren niet in staat om kiemkrachtig zaad te produceren na bestuiving met hun eigen stuifmeel. Bij spontane zelfbestuiving hadden de meeste overige soorten een duidelijk lagere zaadzetting. Dit komt doordat transport van stuifmeel van de meeldraden naar de stempel binnen de bloemen van deze soorten door de bloembouw zoveel mogelijk wordt verhinderd.

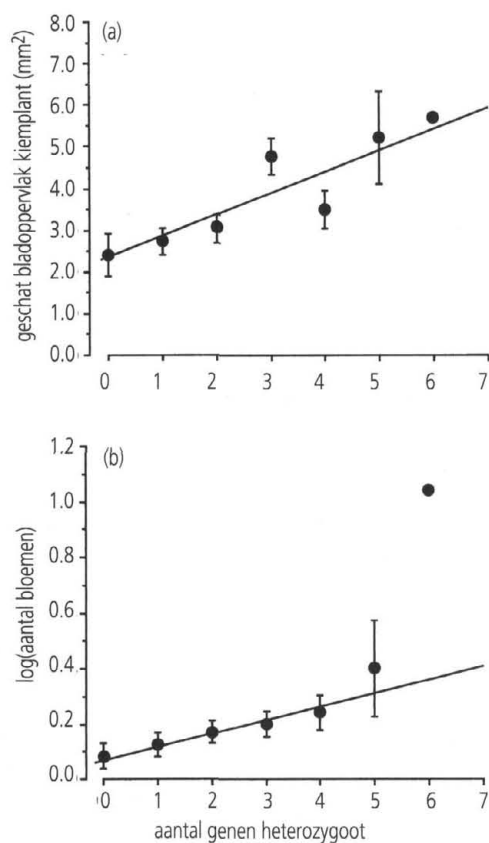


Fig. 2. Verband tussen de allozymvariatie van individuele Klokjesgentiaan-planten en (a) kiemplantgrootte na 4 weken groei in de kas, en (b) aantal bloemen na 4 maanden groei in de kas. De maat van allozymvariatie die voor de horizontale as van deze figuur is gebruikt is het aantal genen (uit totaal 7) dat heterozygoot was (d.w.z. twee verschillende varianten (allelen) had). Op de verticale as staat het gemiddelde en (met balkjes) de standaardfout van het in de kas gemeten plantkenmerk. Beide verbanden zijn statistisch significant ($P \leq 0.05$). Gegevens uit Oostermeijer (1996).

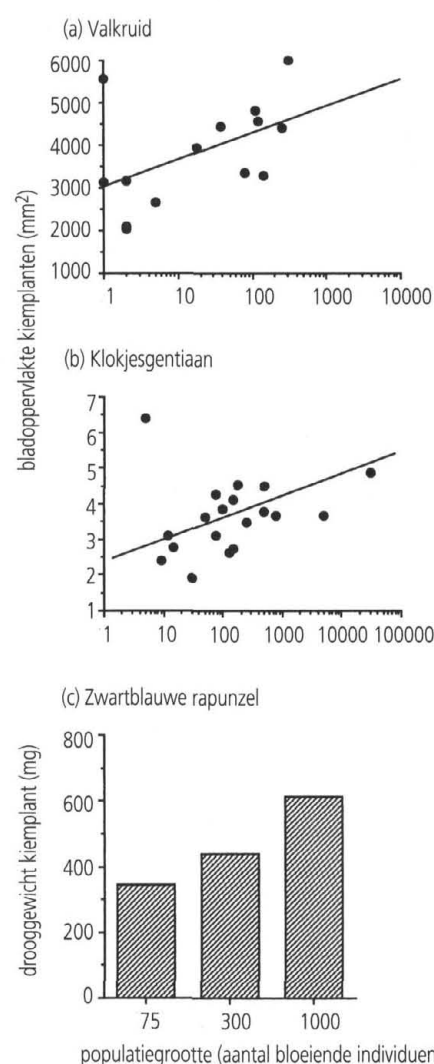


Fig. 3. Verband tussen populatiegrootte en kiemplantgrootte bij (a) Valkruid en (b) Klokjesgentiaan (bij beide soorten in de kas gemeten) en (c) de Zwartblauwe rapunzel (gemeten in een veldexperiment). Bij alledrie de soorten was het gevonden verband statistisch significant ($P < 0.05$).

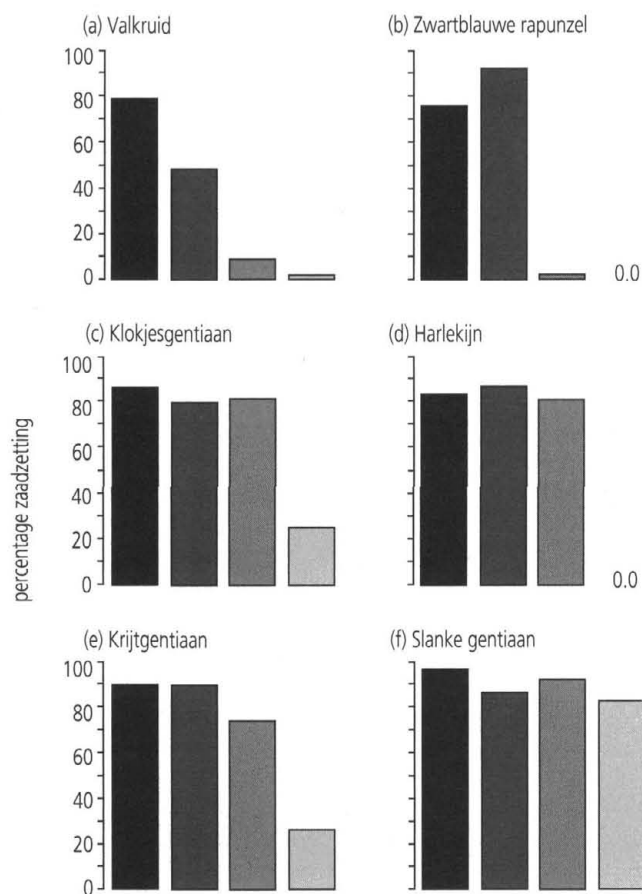


Fig. 4. Zaadzetting (percentage zaadknoppen dat zich tot een kiemkrachtig zaad heeft ontwikkeld) na verschillende bestuivingsbehandelingen bij (a) Valkruid, (b) Zwartblauwe rapunzel, (c) Klokjesgentiaan, (d) Harlekijn, (e) Krijtgentiaan en (f) Slanke gentiaan. Spontane zelfbestuiving leidt bij alle soorten behalve Slanke gentiaan tot een significant lagere zaadzetting.

Zelfbestuiving met de hand reduceert bij Valkruid, Zwartblauwe rapunzel en Krijtgentiaan de zaadzetting significant in vergelijking met handmatige kruisbestuiving. Gegevens ontleend aan: (a) Luijten et al. (1996), (b) Boerrigter (1995), (c) Oostermeijer (1996), (d) Anselin & Kos (1996), (e) Luijten (1992), (f) Petanidou et al. (in druk).

Zo wordt inteelt door zelfbestuiving voorkomen. Bij alle soorten waren éérst de meeldraden rijp en werd de stempel pas ontvankelijk als het meeste stuifmeel al door de bestuivers was weggehaald.

Bovendien stak bij de meeste soorten de stempel een eindje boven de meeldraden uit. De éénjarige Slanke gentiaan gedroeg zich anders. Deze plant was niet afhankelijk van insectenbezoek, want de zaadzetting was met of zonder insecten even hoog. Bij deze plant werd de stempel dan ook al ontvankelijk als de meeldraden net waren opengegaan, en bovendien stonden beide op gelijke hoogte in de bloem. Dat is waarschijnlijk een zinnige aanpassing aan de éénjarige levenswijze. Wanneer een individu slechts één keer de kans krijgt zich voort te planten, moet het toevallig niet aanwezig zijn van bestuivers geen roet in het eten kunnen gooien. Bij deze soort was er dus geen mechanisme om zelfbestuiving te vermijden, maar eerder om het te bevorderen. Inteelt zal daardoor bij deze soort zeer vaak voorkomen. Dit kan meteen verklaren waarom bij Slanke gentiaan geen enkele allozymvariatie werd waargenomen (Luijten, 1992).

De tweejarige Krijtgentiaan zat min of meer tussen de langlevende soorten en de éénjarige Slanke gentiaan in. Hoe makkelijk spontane zelfbestuiving tot zaadproductie kon leiden was bij deze soort afhankelijk van de bloembouw. Sommige individuen hadden stempels die ver boven

de meeldraden uitsteken, terwijl bij andere de stempel zich op dezelfde hoogte als de meeldraden bevond, of zelfs eronder (Oostermeijer et al., 1993b). Die laatste twee categorieën konden zichzelf goed bestuiven, terwijl de eerste er duidelijk moeite mee had. Een dergelijke variatie in de populatie komt van pas wanneer om één of andere reden het bezoek van bestuivers uitblijft. Er zijn dan altijd planten aanwezig die desondanks relatief veel zaden produceren. Het niveau van erfelijke variatie was bij Krijtgentiaan zeer laag, maar niet geheel nul (Luijten, 1992). Dit suggereert dat er bij deze soort toch nog kruisbestuiving optreedt.

Voor de langlevende soorten hadden dus wel bestuivers nodig om tot een goede zaadzetting te komen (fig. 4). Wanneer kleine populaties minder bezocht worden door bestuivers kunnen we verwachten dat de zaadzetting kleiner wordt met afnemende populatiegrootte. Behalve bij de Harlekijn werd dit verband inderdaad gevonden (fig. 5). Planten in kleine populaties hadden blijkbaar problemen met de bestuiving van hun bloemen. Niet altijd betekent dit dat er niet voldoende bestuivers aanwezig zijn. Bij de zelf-incompatibele soorten Zwartblauwe rapunzel en Valkruid kan een lage zaadzetting ook optreden wanneer bestuivers zeer actief zijn. Bij zelf-incompatibele soorten leiden namelijk niet alle kruisingen tot goede zaden. Alleen planten die

voor een erfelijk vastgelegde "compatibiliteitseigenschap" verschillen (m.a.w. van een verschillend "paringstype" zijn) kunnen elkaar kruisbevruchten. Wanneer in een kleine populatie het aantal verschillende paringstypen is afgenomen (d.w.z. de erfelijke variatie daarvoor!) zullen relatief veel planten elkaar niet vruchtbaar bestuiven. Dit leidt ondanks de activiteit van bestuivers tot een lage gemiddelde zaadzetting.

Bij Klokjesgentiaan en Harlekijn speelt zelf-incompatibiliteit geen rol. Bij deze soorten kan een lagere zaadzetting door twee dingen veroorzaakt worden: óf er kwam niet voldoende stuifmeel op de stempels terecht doordat er te weinig bezoek van bestuivers is, óf er vond meer zelfbestuiving plaats (bijvoorbeeld door buurbloembestuiving), zodat door inteelt een deel van de zaden vlak na bevruchting is doodgegaan. Als we naar figuur 4 kijken is het inteelteffect op de zaadproductie bij de Klokjesgentiaan en de Harlekijn niet aanwezig of hooguit zeer klein. Bij deze soorten kan dan ook gesteld worden dat de lage zaadzetting in kleine populaties met een geringer bezoek van bestuivers (bij beide soorten zijn dit homomels) te maken heeft.

Bij Harlekijn is echter nog een ander aspect aan de orde, dat mogelijk ook kan verklaren waarom er bij deze soort een ander verband tussen populatiegrootte en vruchtzetting gevonden werd dan bij de

Fig. 5. Verband tussen populatiegrootte en natuurlijke zaadzetting bij (a) Valkruid, (b) Zwartblauwe rapunzel, (c) Klokjesgentiaan en (d) Harlekijn. Al de getoonde regressielijnen zijn statistisch significant. De grafiek van de Harlekijn geeft niet de zaad-, maar de vruchtzetting (het percentage bloemen dat een rijpe vrucht gevormd heeft). Gegevens ontleend aan: (a) Luijten et al. (in voorbereiding), (b) Boerrigter (1995), (c) Oostermeijer (1996), (d) Anselin & Kos (1996).

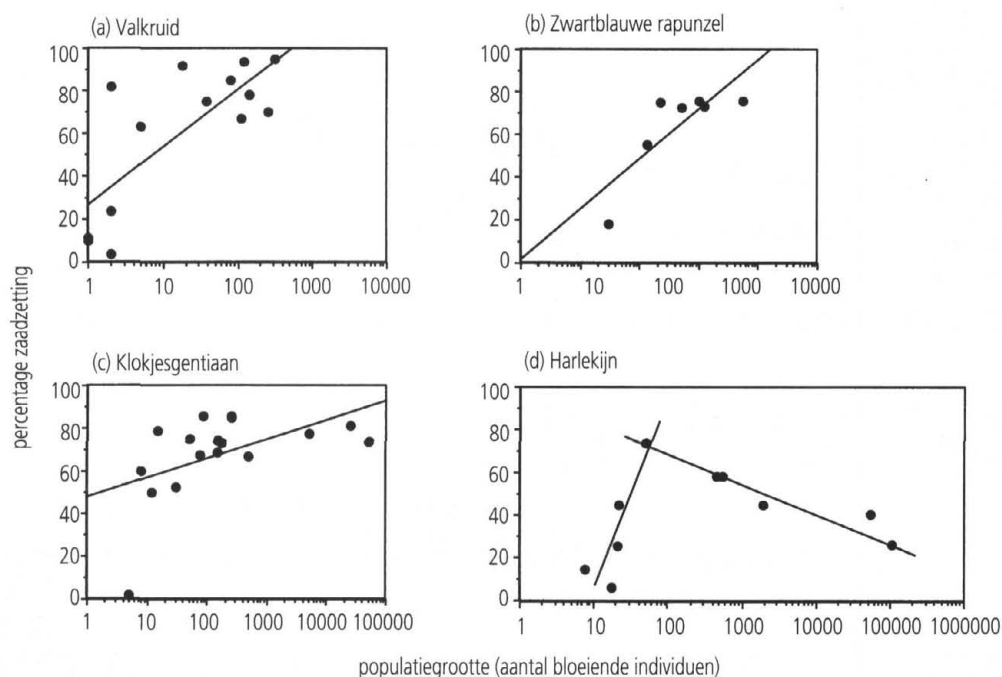




Foto 3. De Harlekijn (*Orchis morio*) was ooit één van de meest algemene orchideeën van Nederland. Nu zijn alleen op de Waddeneilanden (Texel, Terschelling) nog grote

populaties te vinden. Op het vasteland zijn verspreid nog kleine populaties aanwezig in de duinen, het laagveengebied en in Zuid-Limburg (foto: G. Oostermeijer).

grote populaties. Een uitzondering hierop wordt gevormd door de éénjarige Slanke gentiaan, die zichzelf ook zonder insectenbezoek kan redden. In alle populaties van deze soort – groot en klein – hebben de bloemen steeds een even hoge zaadzetting.

Overeenkomsten en verschillen

Uit al deze resultaten blijkt duidelijk dat zeldzame planten in het nauw zitten. Of het nou om een composiet gaat, een gentiaan, orchidee of klokjesachtige, om een plant van natte schrale graslanden, natte of droge heiden of kalkgraslanden, de problemen van kleine populaties lijken sterk op elkaar. Het gaat echter in nagenoeg alle gevallen wél om meerjarige, door insecten bestoven planten! De kortlevende plantensoorten lijken zich anders te gedragen. Hieronder zal daar nog nader op worden ingegaan.

In het kort komt het erop neer dat de theorie in de inleiding (Ouborg, 1988) blijkt te kloppen. De erfelijke variatie in kleine populaties bleek afgenomen, de nakomelingen presteerden door inteelt aanzienlijk slechter en de planten werden niet voldoende bestoven en lijken voor het produceren van zaden steeds meer op zelfbestuiving aangewezen.

Minimum Levensvatbare Populatiegrootte

Het is belangrijk dat we ons realiseren dat de verbanden tussen populatiegrootte enerzijds en genetische variatie, vitaliteitskenmerken en zaadzetting anderzijds niet rechtlijnig zijn. Een statistisch significant verband werd in alle gevallen alleen gevonden wanneer het logaritme van het aantal bloeiende planten in de populatie werd genomen (tabel 1, fig. 3, 5 en 6a). Wanneer deze verbanden op een lineaire, rekenkundige schaal zouden worden uitgezet, heeft de lijn bij een bepaalde populatiegrootte een duidelijk buigpunt (vergelijk fig. 6a met 6b). Links van dat buigpunt is de lijn steil, en neemt de

genetische variatie, vitaliteit of zaadzetting dus zeer snel af bij kleiner wordende populatiegrootte. Rechts van het buigpunt, bij toenemende populatiegrootte, is de lijn veel vlakker, en gebeurt er vrij weinig. Dit buigpunt wijst erop dat er een bepaalde minimum-populatiegrootte is waaronder er – zoals uit dit artikel is gebleken – van alles mis kan gaan. Zitten populaties boven deze "drempelwaarde", dan zijn ze als het ware veilig voor deze problemen. Voor de meeste van de langlevende, insectbestoven plantensoorten ligt het buigpunt van de gevonden verbanden rond de 100-200 bloeiende individuen. Voor behoud van bedreigde soorten zou dus gestreefd moeten worden naar populaties die groter zijn dan deze "Minimum Levensvatbare Populatiegrootte". Met een veiligheidsmarge voor slechte jaren en beheersongelukjes zou deze MLP tussen de 300 en 500 bloeiende individuen liggen. Dit aantal ligt duidelijk hoger dan de grens van 50 individuen die op grond van theoretische modellen wel wordt genoemd (Ouborg, 1988).

Zelfbestuiving van Slanke gentiaan: een voordeel?

Een uitzondering op alle overeenkomstige resultaten van de langlevende soorten was de enige éénjarige soort die we hebben onderzocht, de Slanke gentiaan. Deze soort kon zichzelf prima bestuiven en bevruchten, maar liet dan ook geen (aantoonbare) erfelijke variatie zien. Dit houdt waarschijnlijk in dat de soort van inteelt geen last (meer) zal hebben. De erfelijke eigenschappen die bij inteelt een belangrijk negatief effect op de prestaties kunnen hebben zijn inmiddels verdwenen uit de populatie, doordat individuen met die eigenschappen nooit nakomelingen hebben gekregen.

Waarom zijn dan niet alle soorten zelfbestuivers geworden, zodat ze geen last van inteelt meer hebben? Het antwoord daarop is niet zo eenvoudig te geven, maar het komt erop neer dat kruisbestuiving een soort door het handhaven van erfelijke variatie flexibeler maakt in zijn reacties op veranderende omstandigheden. De Slanke gentiaan is dan ook niet erg flexibel: deze soort is zeer nauw gebonden aan de (fluctuerende) grondwaterstand in vochtige duinvalleien. De soort kan alleen kiemen en tot bloei komen op plekken waar de grondwaterstand tussen de 40 en 80 cm beneden maaiveld zit (de Haan, 1989). Het is

overige soorten. Bij Harlekijn nam namelijk in eerste instantie de vruchtzetting wel toe met de populatiegrootte, maar wanneer deze groter werd dan 100 planten nam het weer af (fig. 5). Dit heeft mogelijk te maken met het feit dat Harlekijn hommels niets te bieden heeft en ze in feite alleen maar met aantrekkelijke kleuren en vormen om de tuin leidt. Na een paar keer zo'n bloeiwijze tevergeefs bezocht te hebben leert een hommel dat er niets te halen valt, en bezoekt geen planten meer. Zolang er voldoende onervaren hommels beschikbaar zijn die om de tuin geleid kunnen worden werkt dit bedrog. Het lijkt er echter op dat in extreem grote populaties gewoon teveel planten aanwezig zijn in verhouding tot hommels, omdat alleen de onervaren dieren bedrogen kunnen worden. Op een gegeven moment hebben alle hommels uit de nesten in de omgeving geleerd dat Harlekijn niets te bieden heeft, en bezoeken de planten niet meer. Dit heeft tot gevolg dat in zeer grote populaties, zoals op Texel, de gemiddelde vruchtzetting weer laag was. Een groot deel van de bloemen werd hier waarschijnlijk niet bestoven.

Hoe verschillend de oorzaken bij de onderzochte soorten ook kunnen zijn, de algemene tendens was steeds hetzelfde: planten in kleine populaties produceren gemiddeld minder zaden dan planten in

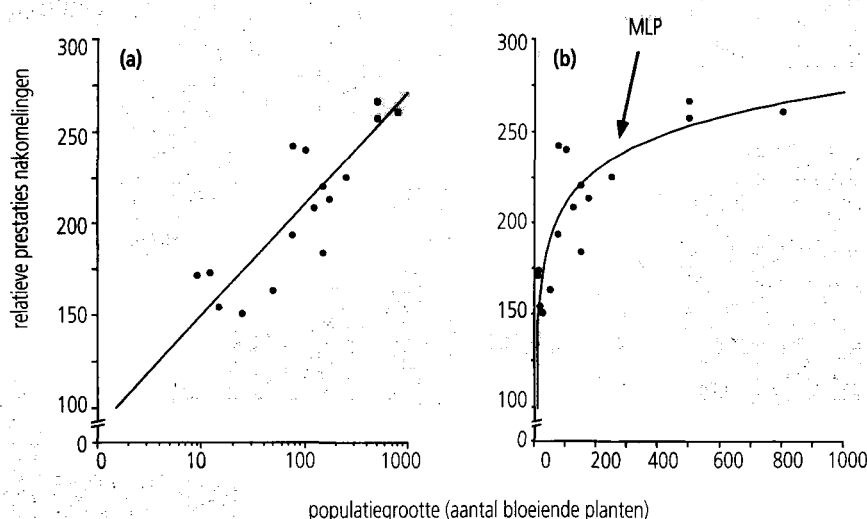


Fig. 6. Verschil tussen dezelfde gegevens, uitgezet op (a) een logaritmische, en (b) een rekenkundige (lineaire) horizontale as. Als voorbeeld is gebruikt het verband bij de Klokjesgentiaan tussen de grootte van een populatie en een maat voor de totale prestaties van de nakomelingen van die populatie vanaf het moment van kieming tot aan de volwassen plant. Uitgaande van

hetzelfde aantal zaden is deze vitaliteitsmaat het product van het kiemingspercentage, de kiemplantsterfte en het gemiddelde gewicht van de volwassen planten. Aangeduid is de Minimum Levensvatbare Populatiegrootte (MLP) (c. 250 planten) waaronder de vitaliteitsmaat snel afneemt, en waarboven er geen sterke toename van de vitaliteit meer optreedt.

waarschijnlijk dat deze smalle ecologische amplitudo samenhangt met de geringe erfelijke variatie in de soort. Alle individuen hebben immers min of meer dezelfde eigenschappen. De "inflexibele" afhankelijkheid van het grondwater heeft tot gevolg dat de soort in een duinvallei van jaar tot jaar met de grondwaterstand "mee moet pendelen". In natte jaren groeien de planten hoog tegen de duinvoet aan en in droge jaren in de laagste delen van de vallei. Toen vele duinvalleien uitdroogden of dichtgroeiden was Slanke gentiaan dan ook één van de eerste die het loodje legde. Maar op de paar vochtige plekken die nog open genoeg waren voor deze lichtkiemer (bv. enkele bomtrechters) konden kleine populaties nog relatief lang stand houden, misschien mede doordat inteelt of gebrek aan bloembezoek geen negatieve effecten meer konden uitoefenen. En nu duinvalleien weer vochtiger worden door het verminderen van de waterwinning, en door kappen, maaien en/of begrazing weer zijn opengemaakt lijken verschillende populaties van Slanke gentiaan weer voorspoedig te groeien.

Het is op grond van de resultaten van Slanke gentiaan en ander onderzoek aan éénjarigen te verwachten dat soorten met deze levensstrategie – kortlevende volwassen planten, langlevende zaden en aangepast aan zelfbestuiving – minder last zullen hebben van habitatfragmentatie en afname van populatiegrootte dan langer levende insectbestoven soorten. De éénjarigen hebben echter wel eerder last van veranderingen in de ecologische omstandigheden, hoewel sommige als zaad in de bodem betere tijden af kunnen wachten.

Implicaties voor het beheer van zeldzame planten

De meeste soorten waarvan in dit artikel voorbeelden zijn gegeven leven lang als volwassen plant, hebben kortlevende zaden en zijn afhankelijk van kruisbestuiving door insecten. Deze strategie maakt ze duidelijk gevoelig voor reducties in populatiegrootte. De enige reden dat ze vaak nog niet van een locatie verdwenen zijn, is dat de planten zo oud kunnen worden, ook al zijn de omstandigheden inmiddels sterk verslechterd. Dit geeft de beheerders van de resterende populaties in ieder geval nog een kans om ze te behouden. Een ecologisch goed doorzacht beheer is daarbij een eerste voorwaarde. Wanneer respons van de populatie op dat beheer uitblijft kan een helpende hand, in de vorm van bijzaaien of -planten van nieuw erfelijk materiaal en eventueel hulp met de kruisbestuiving, wellicht noodzakelijk blijken. Omdat praktijkervaring met deze methoden nog niet of nauwelijks aanwezig is, dienen dergelijke "populatie-versterkingen" alleen in samenwerking met wetenschappelijke monitoring plaats te vinden. Alleen dan kunnen we van de resultaten voldoende leren om deze methoden eventueel in de praktijk toe te kunnen passen.

Wat we van de gepresenteerde resultaten in ieder geval kunnen leren is dat kleine populaties veel gevoeliger zijn voor veranderingen dan grote populaties en dat ze minder goed in staat zijn om zich na een klap weer te herstellen. Dit houdt in dat ook bij ecologisch herstelbeheer extra rekening gehouden moet worden

met kleine restpopulaties van zeldzame soorten. Ook al is het beheer bedoeld om op langere termijn de ecologische omstandigheden te verbeteren, dan nog kan het – met name aan het begin – zoveel variatie veroorzaken dat populaties al zijn uitgestorven vóórdat ze van het beheer kunnen profiteren. Met andere woorden: er moet voorkomen worden dat de kinderen met het badwater worden weggegooid!

Literatuur

- Anseline, F. & M. Kos, 1996. Reproductive biology of some *Orchis*-species in The Netherlands. Stageverslag Instituut voor Systematiek & Populatiebiologie, Universiteit van Amsterdam.
- Boer, E.R. de, N.C. van Leeuwen, J.C.M. den Nijs, J. Ellers & J.H. Willems, 1995. De toestand van *Orchis*-soorten in Nederland genetisch gezien. Rapport Universiteit van Amsterdam/Rijksuniversiteit Utrecht.
- Boerrigter, E.J.M., 1995. On the perspectives of populations of the rare plant species *Phyteuma nigrum*. Academisch proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.
- Bokeloh, D.J. & I. van Zanten, 1992. Valkruid in Drenthe; inventarisatie - ecologie - beheer. LB&P, bureau voor landschapsecologisch onderzoek b.v., Beilen.
- Haan, M.F. de, 1989. Populatiebiologie van enkele *Gentiana*-soorten in de duinen. Intern Rapport Hugo de Vrieslaboratorium no. 239, Universiteit van Amsterdam.
- Kwak, M.M., 1994. Planten en bestuivers: achteruitgang leidt tot verschuivende relaties. Landschap 11: 29-39.
- Luijten, S.H., 1992. Enkele populatiebiologische aspecten van *Gentiana amarella*, *G. campestris* en *G. germanica* in Nederland. Intern Rapport no. 288 Hugo de Vrieslaboratorium, Universiteit van Amsterdam.
- Luijten, S.H., J.G.B. Oostermeijer & J.C.M. den Nijs,

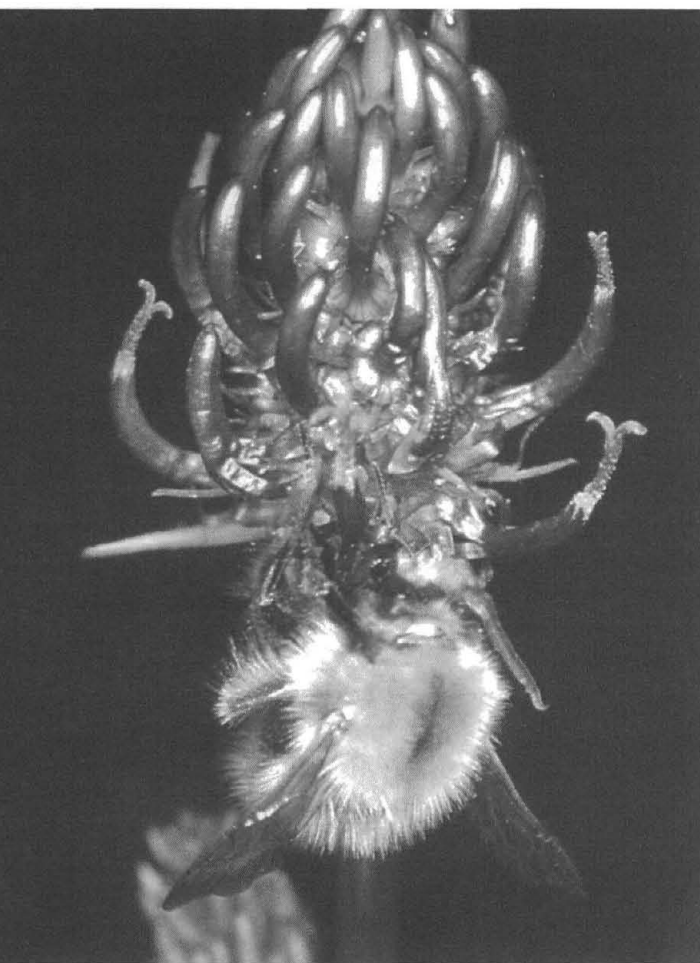


Foto 4. De Zwartblauwe rapunzel (*Phyteuma spicatum* subsp. *nigrum*) is een karakteristieke plant van loofbossen en – met name in het stroomdal van de Drentse Aa – vochtige hooilanden en grazige spoor- en wegbermen. Hommels zijn van groot belang voor de bestuiving en zaadzetting van deze zelf-incompatibele soort (foto: M. Kwak).

1996. Reproductive success and clonal genetic structure of the rare *Arnica montana* L. (Compositae) in The Netherlands. *Plant Systematics and Evolution* 201: 15-30.

Oostermeijer, J.G.B., 1996. Population viability of the rare *Gentiana pneumonanthe*; the relative importance of demography, genetics, and reproductive biology. Academisch proefschrift, Universiteit van Amsterdam.

Oostermeijer, J.G.B., J.C.M. den Nijs, R. van 't Veer & E.R. de Boer, 1993a. Populatiebiologie bij het beheer van zeldzame planten: de Klokjesgentiaan. *De Levende Natuur* 94(4): 134-141.

Oostermeijer, J.G.B., J.C.M. den Nijs, S.H. Luijten, A.C. Ellis-Adam & K.B. Baak, 1993b. The significance of variation in style length for the reproductive biology of *Gentianella germanica*. *Acta Botanica Neerlandica* 42: 386-387.

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. Haack & K. Reinink, 1991. De omvang van genetische verarming in twee zeldzame plantensoorten in Nederland, Veldsalie en Duifkruid. *De Levende Natuur* 92(6): 206-212.

Petanidou, T., J.C.M. den Nijs & J.G.B. Oostermeijer, 1998. Pollination ecology and mating system of *Gentianella uliginosa*. *Nordic Journal of Botany*, in druk.

Weeda, E.J., R. van der Meijden & P.A. Bakker, 1990. FLORON Rode Lijst 1990. Rode Lijst van de in Nederland verdwenen en bedreigde planten (Pteridophyta en Spermatophyta). *Gorteria* 16: 2-26.

Zandt, A., 1994. *Phyteuma*: genetische variatie zwart op wit. Doctoraalaerslag Rijksuniversiteit Groningen.

Summary

Rare plants in peril: on the problems of small populations

Data are presented of studies on the problems of a number of rare plant species in The Netherlands of different plant families and life histories. Small populations are in peril because of their small size, which makes them prone to local extinction by coincidence. We report on such extinctions by long inundations, management mistakes (fig. 1), all plants being run over by a tractor and robbery of orchids for collections. When population size decreases, genetic variation was reduced in most of the species studied (table 1). In some cases, we could relate this genetic erosion to reduced plant vitality through inbreeding (fig. 2, 3). Most of the species were dependent on insects for a successful pollination and seed set (fig. 4). Small populations of these species had reduced seed production, probably owing to a lack of visitation by pollinators (fig. 5). The annual *Gentianella amarella* was a notable exception. This species is probably a habitual selfer, and – as a consequence – showed

no detectable genetic variation in The Netherlands. Most of the relationships were only significant when the logarithm of population size was used, pointing out that there is a threshold population size, of 150-200 flowering plants, below which the performance of populations rapidly declines. Incorporating a buffer to encounter environmental stochasticity, this Minimum Viable Population size (MVP) would fall in the order of 300-500 flowering plants. We conclude that especially long-lived, insect-pollinated plant species are experiencing problems with habitat fragmentation and the associated small population size. The studied annual did not show the same problems as the perennials, but is more likely to suffer from ecological deterioration, because it lacks the genetic variation to cope with or respond to changes. Biennials seem to take an intermediate position. In any case, populations smaller than the MVP deserve more attention from reserve managers, because they are more sensitive than their larger counterparts. Hence, habitat restoration – although positive in the long run – increases the extinction risk of small populations as a consequence of "management accidents" and unpredictable fluctuations in ecological conditions.

Dankwoord

Dit artikel, dat zeer veel informatie over een aantal zeldzame soorten samenvat, was niet mogelijk geweest zonder de grote inzet van veel studenten en medewerkers van de Universiteiten van Amsterdam en Groningen. We zijn veel dank verschuldigd aan Léon Rajimann, Nico van Leeuwen, Ralph Kersten, Monica Schols, Michiel van Eijck, Edwin de Boer, Marc Brugman, Ruud Altenburg, Theodora Petanidou, Albertine Ellis-Adam, Monique de Haan, Karin Baak, Florence Anselin, Martijn Kos, Renate Geerts, Alje Zandt, Kuke Bijlsma, Dick Pegtel en Jelte van Andel. Ook tweedejaars studenten Evolutionaire Genetica aan de Universiteit van Amsterdam verzamelden een deel van de gegevens. Het onderzoek aan de erfelijke variatie van orchideeën kon worden uitgevoerd dankzij een subsidie van het Ministerie van LNV. Karel Kreutz en Jo Willems verschaften ons zeer veel informatie over orchideeën. Ab Masselink wees ons vele Klokjesgentiaanpopulaties. Ook dank aan de medewerkers van de Vereniging Natuurmonumenten en Staatsbosbeheer, die vergunningen verleenden voor onderzoek, ons allerlei groeiplaatsen toonden en belangrijke informatie verstrekten over het beheer ter plaatse.

Dr. J. G.B. Oostermeijer, drs. S.H. Luijten & Dr. J.C.M. den Nijs,
Instituut voor Systematiek & Oecologie – Hugo de Vries laboratorium, UvA
Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam

Dr. M.M. Kwak & Dr. E.J.M. Boerrigter,
Laboratorium voor Plantenoecologie, RUG
Postbus 14, 9750 AA Haren