



ALTERRA

WAGENINGEN UR

Klein, en dan?

Wat kan een beheerder doen met kleine en kwijnende populaties?

J. Buiteveld
H.P. Koelewijn

Alterra-rapport 1250, ISSN 1566-7197



Klein, en dan?

Klein, en dan?

Wat kan een beheerder doen met kleine en kwijnende populaties?

**J. Buiteveld
H.P. Koelewijn**

Alterra-rapport 1250

Alterra, Wageningen, 2006

REFERAAT

Buiteveld, J., H.P. Koelewijn, 2006. *Klein, en dan? Wat kan een beheerder doen met kleine en kwijnende populaties*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1250. 75 blz.; 19 fig.; 1 tab.; 32 ref.

Een groot aantal bossoorten heeft momenteel te maken met een verminderde populatieomvang. De hoofdoorzaken die momenteel bijdragen tot achteruitgang in populatieomvang zijn versnippering, vermesting en verdroging. In deze studie wordt de theoretische verwachte biologische consequenties van het kleiner worden van populaties geschetst. Aan de hand van de extinctiespiraal wordt uitgelegd hoe genetische effecten, demografische en omgevingseffecten er voor zorgen dat een populatie kleiner wordt en uiteindelijk kan uitsterven. Vervolgens wordt een probleemanalyse besproken waarmee terreinbeheerders op een eenvoudige wijze problemen in kleine populaties kunnen signaleren. Aan de hand van een voorbeeldsoort (jeneverbes) wordt de probleemanalyse uitgelegd.

Trefwoorden: genetica, ecologie, bosbeheer, bossoorten, relictpopulaties.

ISSN 1566-7197

Foto omslag: R.J. Bijlsma

Dit rapport is digitaal beschikbaar via www.alterra.wur.nl. Een gedrukte versie van dit rapport, evenals van alle andere Alterra-rapporten, kunt u verkrijgen bij Uitgeverij Cereales te Wageningen (0317 46 66 66). Voor informatie over voorwaarden, prijzen en snelste bestelwijze zie www.boomblad.nl/rapportenservice

© 2006 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veeleelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	11
1.1 Aanleiding	11
1.2 Doelstelling	12
1.3 Klein en kwijnend	12
1.4 Leeswijzer	13
2 Processen in kleine plantenpopulaties	15
2.1 Genetische factoren - Waarom is genetica belangrijk in kleine populaties?	16
2.2 Niet-genetische factoren: random effecten (ecologie) en afname in populatieomvang	19
3 Van theorie naar praktijk: wat kan een beheerder waarnemen?	27
3.1 Stadia in de levenscyclus van een plant	27
3.2 Hoe kan een probleemanalyse worden uitgevoerd in de praktijk	32
3.3 Het belang van een referentiepopulatie	33
3.4 Probleemanalyse	35
4 Bossoorten	47
4.1 Ecologische kenmerken van bossoorten en oud-bossoorten	47
4.2 Jeneverbes: een voorbeeld uit de praktijk	49
5 Conclusie	53
5.1 Vuistregels voor het inschatten van kwetsbaarheid	53
5.2 Opties voor beheersmaatregelen	55
5.3 Aanbevelingen voor het beleid	58
Literatuur	61
Bijlage 1 Kiemexperiment	65
Bijlage 2 Zaadzettingexperiment	67
Bijlage 3 Lijst met oud-bossoorten en overige bossoorten	69

Woord vooraf

Dit rapport is tot stand gekomen in het kader van het Programma beleidsondersteunend onderzoek (Cluster BO-02 Ecologische Hoofdstructuur) van het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselveiligheid.

Een groot aantal bossoorten heeft momenteel te maken met een verminderde populatieomvang. De hoofdoorzaken die momenteel bijdragen tot achteruitgang in populatieomvang zijn versnippering, vermessing en verdroging. Door klimaatverandering met als gevolg temperatuursverhoging en extreme weersomstandigheden zullen deze kleine populaties alleen maar extra onder druk komen te staan. Aandacht voor kleine bosrestanten met de daar bijbehorende flora is dan ook gewenst. In het voorliggende rapport wordt inzicht gegeven in de genetische en ecologische problemen die zich voor kunnen doen bij kleine en geïsoleerde restpopulaties.

Het rapport is in eerste instantie geschreven voor beheerders, beleidsmedewerkers en boscologen binnen natuurbeschermingsorganisaties en terreinbeherende organisaties, die zich bezig houden met inrichting, ontwikkelen van beheerplannen en het opstellen van beleidsvisies ten aanzien van restpopulaties. Het rapport verschaft achtergrond informatie over de processen die spelen in kleine populaties, welke gebruikt kan worden bij kennisoverdracht binnen de organisatie richting de beheerder in het veld. Mogelijk kan het rapport als hulp dienen om de beheerder in het veld te motiveren om met andere ogen te kijken naar kleine restpopulaties. Een beter inzicht in de oorzaken van de problemen waar kleine restpopulaties mee kampen geeft de beheerder ten slotte meer mogelijkheden tot sturing in de overleving van deze populaties.

In het bijzonder de probleemanalyse uitgewerkt in paragraaf 3.4 is bedoeld om de beheerder in het veld te ondersteunen. Deze probleemanalyse is niet uitputtend, maar bedoeld als denkraam om in te schatten of bepaalde beheersmaatregelen wel of niet effect zullen hebben. Het is uiteindelijk aan de beheerder zelf om te beslissen welke maatregelen getroffen worden om een populatie weer aan de gang te krijgen.

We bedanken iedereen die een bijdrage aan dit rapport heeft geleverd. In het bijzonder bedanken we Sander Wijdeven (Alterra), Ad van Hees (Staatsbosbeheer) en Wim Knol (Natuurmonumenten) voor hun inhoudelijk commentaar op een conceptversie van het rapport, Rienk-Jan Bijlsma (Alterra) voor discussie en het delen van zijn kennis over oud-bosplanten en Wim Ozinga (Alterra) voor het beschikbaar stellen van gegevens over 'life history' kenmerken van bossoorten.

Joukje Buiteveld en Hans Peter Koelewijn

Samenvatting

Door de toenemende urbanisatie en aanleg van wegen raken steeds meer bosrestanten, hagen en typische bosplantenpopulaties geïsoleerd van elkaar en vindt er een verslechtering van het leefgebied van deze bossoorten plaats. Een groot aaneengesloten gebied, met een variatie in ecologische condities, begint steeds meer tot de uitzonderingen te behoren. Vanuit de beheerspraktijk komt dan ook snel de vraag hoe met de kleinere bosrestanten en de daarbij behorende specifieke flora en fauna om te gaan. Moet er nog energie in het beheer van deze populaties worden gestopt? Wat is een minimale omvang die noodzakelijk is voor een levensvatbare populatie? Aan wat voor processen kan een beheerder afleiden dat een populatie minder vitaal is? Wat zijn de mogelijkheden om kwijnende populaties weer aan de gang te krijgen?

Deze verkennende studie geeft inzicht in de processen die een rol kunnen spelen bij hetzij kleine, hetzij sterk in omvang afnemende populaties. Op grond van literatuur worden de theoretische verwachte biologische consequenties van het kleiner worden van populaties geschetst. Aan de hand van de extinctiespiraal wordt uitgelegd hoe genetische effecten (zoals genetische drift en inteelt), demografische en omgevingseffecten er voor zorgen dat een populatie kleiner wordt en uiteindelijk kan uitsterven.

Vanuit dit theoretische kader kan een beheerder een probleemanalyse in de praktijk uitvoeren. Aan de hand van een schema op basis van de stadia in de levensgeschiedenis van de plant, dat stap voor stap doorlopen kan worden, kan een beheerder achterhalen waar problemen liggen bij kleine, kwijnende populaties. Zowel voor de kiemingsfase, verjongingsfase als zaadzettingsfase worden mogelijke biotische, abiotische en genetische oorzaken genoemd. Als voorbeeld zijn voor kieming en zaadzetting experimenten uitgewerkt waarmee de oorzaak van het probleem kan worden in geschat. Ter illustratie is voor jeneverbes deze probleemanalyse uitgewerkt.

De studie beperkt zich tot een afgebakende groep van voor het (bos)beheer relevante soorten van bomen, struiken en (oud)bosplanten. Voor een aantal functionele kenmerken is een vergelijking van oud-bossoorten en overige bossoorten gemaakt in relatie tot hun kwetsbaarheid als relictpopulatie. Hieruit blijkt dat de oud-bossoorten als groep gekenmerkt worden door: meer klonale uitbreiding, relatief meer plaatsgebonden zijn, een lagere dispersiecapaciteit en een kortlevende zaadbank hebben. De verwachting is dat dispersie de kritieke fase zal zijn in het handhaven van kleine relicten van deze soorten.

Er zijn enkele vuistregels opgesteld ten aanzien van het signaleren van problemen bij kleine populaties. Ten slotte worden aanbevelingen gedaan richting beheer en beleid hoe om te gaan met deze restpopulaties.

1 Inleiding

1.1 Aanleiding

Door de toenemende urbanisatie en aanleg van wegen raken steeds meer bosrestanten, hagen en typische bosplanten populaties geïsoleerd van elkaar en vindt er een verslechtering van het leefgebied van deze bossoorten plaats. Een groot aaneengesloten gebied, met een variatie in ecologische condities, begint steeds meer tot de uitzonderingen te behoren. Vanuit de beheerspraktijk komt dan ook snel de vraag hoe met de kleinere bosrestanten en de daarbij behorende specifieke flora en fauna om te gaan. Moet er nog energie in het beheer van deze populaties worden gestopt? Wat is een minimale omvang die noodzakelijk is voor een levensvatbare populatie? Aan wat voor processen kan een beheerder afleiden dat een populatie minder vitaal is? Wat zijn de mogelijkheden om kwijnende populaties weer aan de gang te krijgen?

Daarnaast staat bescherming van onze biodiversiteit, zowel op het niveau van soorten, populaties en genen hoog op de agenda van het beleid. Nederland heeft begin jaren negentig al verschillende resoluties en biodiversiteitconferenties ondersteund (Straatsburg 1990, Rio de Janeiro 1992, Lissabon 1998), waarin is afgesproken het genetische potentieel te behouden. Mede daarom was Nederland gastland van de zesde 'Conference of Parties' in 2002. Het overheidsbeleid ten aanzien van behoud van specifieke soorten en het gebruik van onze genetische bronnen voor een duurzame ontwikkeling wordt verwoord in een aantal beleidsdocumenten:

- Nota 'Natuur voor mensen, mensen voor natuur' (LNV, 2001), waarin wordt aangegeven dat de overheid haar inspanningen zal intensiveren om te komen tot niet alleen het behoud van soorten maar ook tot het handhaven van de aanwezige (genetische) diversiteit. Centrale beleidsdoelstelling hierin is: 'In 2020 zijn voor alle in 1982 in Nederland voorkomende soorten en populaties de condities voor instandhouding duurzaam aanwezig.'
- 'Voorkomen is beter' (RLG, 2002) en 'Ruimte voor natuur' (RLG, 2003), waarin het belang van de ecologische hoofdstructuur voor het instandhouden van soorten en aanwezige (genetische) variatie wordt aangegeven.
- Nota 'Bronnen van ons bestaan' (2002), waarin duidelijk wordt aangegeven dat behoud en toepassing van onze genetische bronnen essentieel zijn voor een duurzame ontwikkeling. In deze nota wordt het belang van *in situ* beheer van boom- en struiksoorten (boom- en struiksoorten laten evolueren in hun natuurlijke omgeving) onderstreept. Aangegeven wordt dat beheer van bos- en natuurterreinen mede gericht moet worden op inheemse of kenmerkende genenbronnen.

Om invulling te kunnen geven aan bovenstaand beleid als wel voor het ontwikkelen van duurzaam bosbeheer en effectieve behoudstrategieën is het noodzakelijk inzicht te krijgen in de problemen die zich voor kunnen doen bij versnipperde en bedreigde

populaties. De veelal kleine en geïsoleerde restpopulaties kunnen te maken krijgen met toenemende demografische risico's als gevolg van kleine aantallen, inteelt en afnemende genetische variatie, wat kan resulteren in vermindering van het aanpassingsvermogen en uiteindelijk kans op uitsterven van de populatie. Tevens kunnen in kleinere populaties niet meer de noodzakelijke abiotische ecologische randvoorwaarden aanwezig zijn voor een florerende populatie.

1.2 Doelstelling

Doel van deze verkennende studie is op basis van bestaande literatuur de processen die een rol kunnen spelen bij hetzij kleine hetzij sterk in omvang afnemende populaties in kaart te brengen en vervolgens deze kennis over te dragen naar beheerders. De studie richt zich op een tweetal aspecten:

- het geven van een overzicht van ecologische en genetische processen die een rol spelen bij het achteruitgaan van populaties, waarbij in het bijzonder aandacht wordt geschonken aan de gevolgen van isolatie en afname van populatiegrootte. Dit vormt een theoretisch kader van waaruit concrete aanbevelingen worden gedaan naar de praktijksituatie.
- het opstellen van een aantal praktische richtlijnen ten aanzien van het signaleren van problemen bij kleine populaties. Er wordt een handvat aangereikt hoe terreinbeheerders op een eenvoudige wijze problemen in kleine populaties kunnen signaleren. In de vorm van een flow chart wordt aangegeven welke stappen ondernomen kunnen worden door een beheerder om te achterhalen waar problemen liggen. Ter illustratie wordt voor één soort deze probleemanalyse uitgewerkt en wordt getracht beheersmaatregelen te identificeren die deze processen beïnvloeden.

De studie beperkt zich tot een afgebakende groep van voor het (bos)beheer relevante soorten van bomen, struiken en (oud)bosplanten. Voor dit drieluik zal een lijst met soorten en soortgroepen worden opgesteld, die gezien hun levensgeschiedenissen extra kwetsbaar zijn en dus een verhoogd risico hebben op negatieve gevolgen van achteruitgang in populatieomvang.

1.3 Klein en kwijnend

Voorliggende studie richt zich op populaties die klein zijn of in omvang afnemen door aan de mens gerelateerde oorzaken, zoals habitatversnippering, habitatverlies, verontreiniging, vermesting, verdroging of verstoring. Door deze oorzaken zijn deze populaties zowel klein als geïsoleerd geraakt. Dit zijn vanuit historisch oogpunt gezien kleine populaties, waarvan wordt vermoed dat ze in het verleden een grotere verspreiding gehad hebben. Dit in tegenstelling tot nieuwe en zich uitbreidende, of van nature kleine populaties.

Kleine relictten kunnen daarnaast meer of minder geïsoleerd raken, afhankelijk van de structuur van het tussenliggende landschap en de afstanden tussen de relictten. Dit in

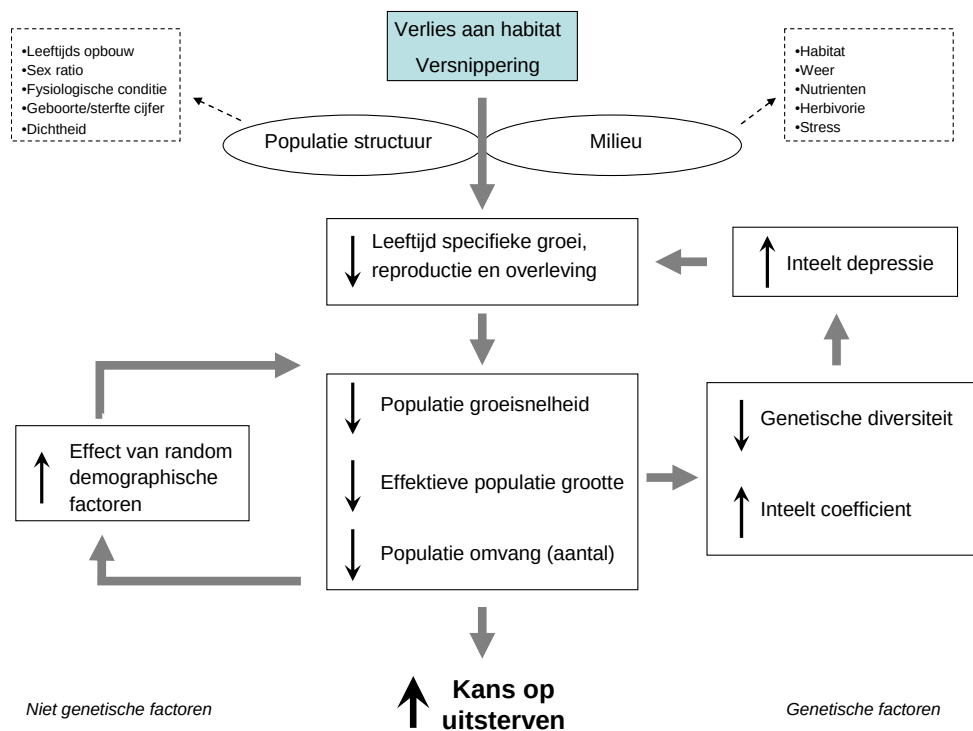
tegenstelling tot een goed functionerende metapopulatie. In dit geval is er een verzameling van lokale populaties die verbonden zijn met elkaar door dispersie van individuen of gene flow. (Hanski & Gaggiotti, 2004). Het idee achter een metapopulatie is dat een soort lokaal kan uitsterven maar op landschapsniveau blijft bestaan door dat nieuwe plekken worden gekoloniseerd. Echter kleine relictten zijn door versnippering vaak onvoldoende verbonden met elkaar door dispersie, waardoor vaak meer lokale uitsterving van populaties optreedt dan herkolonisatie.

1.4 Leeswijzer

Hoofdstuk twee begint met de theoretische verwachte biologische consequenties van het kleiner worden van populaties. Speciale aandacht wordt gegeven aan specifieke levensgeschiedenis kenmerken en in hoeverre deze kenmerken van invloed zijn op genetische diversiteit en structuur van populaties. In hoofdstuk 3 wordt een vertaalslag naar de praktijk gemaakt. Aan de hand van de vier belangrijkste stadia in de levenscyclus van een plant wordt beschreven waar de in hoofdstuk 2 beschreven ecologische en genetische processen een rol kunnen spelen. In dit hoofdstuk is een stroomdiagram getekend waarin door de verschillende stadia van de levenscyclus gelopen kan worden en waaraan kan worden afgeleid waar de problemen liggen die veroorzaken dat een populatie kwijnend is. In hoofdstuk 4 ligt de focus op bosgerelateerde soorten en wordt getracht aan te geven welke soorten/soortgroepen extra kwetsbaar zijn bij achteruitgang van de populatieomvang gezien hun levenskarakteristieken. Ter illustratie wordt de probleemanalyse uitgewerkt voor één bossoort. Tot slot worden in hoofdstuk 5 aanbevelingen gedaan voor beheer en beleid.

2 Processen in kleine plantenpopulaties

Een groot aantal soorten heeft momenteel te maken met een verminderde populatieomvang. Hierdoor kunnen effecten van variatie in het milieu, extreme (weers) omstandigheden, of infrastructurele projecten in verhevigde mate hun invloed doen gelden op het functioneren van populaties van deze soorten. De hoofdoorzaken die momenteel bijdragen tot uitsterven of achteruitgaan in populatieomvang zijn verlies aan habitat, versnippering van habitat, geïntroduceerde soorten, overexploitatie en vervuiling. Deze mensgerelateerde factoren leiden tot een verminderde populatieomvang, waardoor de populatie gevoelig wordt voor stochastische (=toevals) effecten. Deze omvatten zowel genetische, demografische en omgevingseffecten (Shaffer, 1987). Hoe kleiner een populatie, hoe kwetsbaarder deze is voor random demografische en omgevingsfactoren en verminderde genetische diversiteit. Deze drie factoren werken vaak samen, waarbij een afname in populatieomvang veroorzaakt door één factor de kwetsbaarheid voor de andere twee factoren vergroot. De drie factoren zorgen er voor dat de populatieomvang verder vermindert en uiteindelijk zal dit leiden tot uitsterven van de populatie. Deze trend staat bekend als de extinctie spiraal (figuur 1).



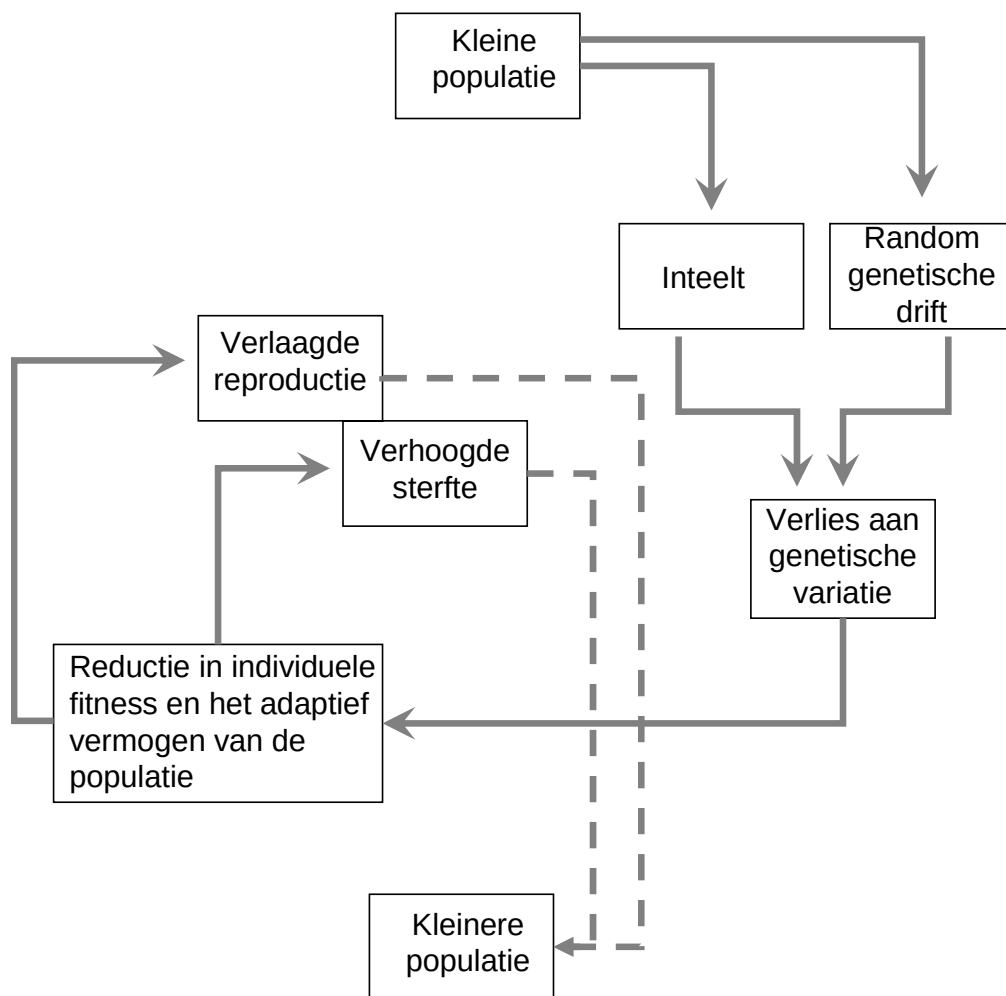
Figuur 1 De extinctiespiraal. Een gesimplificeerde weergave van processen die in gang gezet worden als een populatie in omvang afneemt, bijv. door verlies aan geschikt habitat of een toenemende isolatie. In de figuur zijn twee feedback loops zichtbaar die beiden hun weerslag hebben op de geboorte en sterfte cijfers in een populatie. De twee loops kunnen elkaar onderling versterken. Is dit het geval dan kan een populatie snel in omvang en kwaliteit afnemen. Dit leidt tot een verhoogde kans op uitsterven. Iedere keer dat een loop door lopen wordt betekent dit een kleinere populatie grootte en een verlaagde populatie fitness. Uiteindelijk zal het achteruitgaan van populaties een samenspel zijn van genetische en niet-genetische factoren. Het onderlinge belang van de twee factoren zal afhankelijk zijn van de specifieke situatie. De zwarte pijlen geven de richting van het effect aan, i.e. groter of geringer.

2.1 Genetische factoren - Waarom is genetica belangrijk in kleine populaties?

De aanwezigheid van genetische variatie (zie kader 1) maakt het voor populaties mogelijk zich aan te passen aan veranderende omstandigheden. Een geringere populatie omvang leidt tot een verlies aan variatie en daarmee aan adaptief vermogen (figuur 2). Dit vertaalt zich meestal in veranderde geboorte en sterfte cijfers. De twee processen die daaraan ten grondslag liggen zijn:

- Random genetische drift – In een kleine populatie is de kans dat gunstige genetische varianten, bijv. resistentie genen, door toeval verdwijnen vele malen groter dan in grote populaties. Er zijn minder individuen aanwezig in de populatie. Als er een jaar is met een extreme droogte, zodat maar een paar individuen tot reproductie komen dat jaar en de meerderheid van de planten sterft, dan kan verlies in genetische variatie optreden en de genetische samenstelling in het jaar daarop sterk verschillen. In grote populaties is dit risico aanzienlijk kleiner.
- Inteelt - Kleine populaties hebben een groter risico op inteelt (paring tussen verwanten). Aangezien er minder partners zijn om uit te kiezen in een kleine populatie, neemt de kans op kruising met een nauw verwante toe. Bovendien neemt de kans op zelfbestuiving toe in kleine populaties, zowel binnen bloemen als tussen bloemen van dezelfde plant. Inteelt leidt tot afname van de heterozygositeit en tot de expressie van schadelijke, recessieve allelen, die gewoonlijk in heterozygote toestand gemaskeerd worden. Inteelt kan resulteren in een verminderde fitness (afname vitaliteit en vruchtbaarheid) van de nakomelingen en tot een verminderde levensvatbaarheid van de totale populatie. Inteeltdepressie kan in verschillende stadia van de plant tot expressie komen, maar uit zich meestal het sterkst laat in de levenscyclus van de plant, tijdens de bloei en zaadzetting. De algemene trend is dat inteeltdepressie lager is in zelfbestuivende soorten dan in kruisbestuivers. In veel zelfbestuivende soorten komt de inteeltdepressie laat in de levenscyclus tot expressie, namelijk tijdens de groei- en reproductiefase. Voor kruisbestuivers komt inteeltdepressie zowel vroeg als laat in de levenscyclus tot uiting.

Beide processen leiden tot een verlies aan genetische variatie en evolutionair vermogen. Soorten en populaties staan continue bloot aan veranderingen, zoals klimaatsveranderingen, vervuiling, nieuwe concurrenten of veranderingen in ziekten en plagen. Om hier mee om te kunnen gaan moet een populatie kunnen evolueren. De mate van evolutionair vermogen van een populatie is relatief aan de mate van genetische diversiteit. Verlies van genetische diversiteit in een populatie betekent dat het evolutionaire vermogen van de populatie om zich aan te passen aan veranderende omstandigheden ook verminderd. Hiermee vermindert de overleving op lange termijn. Een voorbeeld hiervan is dat de Amerikaanse kastanje met uitsterven bedreigd werd door een geïntroduceerde ziekte waartegen het geen genetische diversiteit voor resistentie had. Daarnaast zullen populaties door verlies van genetische diversiteit ook meer van elkaar gaan verschillen in de tijd.



Figuur 2 Van een kleine naar een nog kleinere populatie. Gedetailleerde weergave van de 'genetische feedback loop' (zie ook figuur 1.)

Kader 1. Genetische variatie

Genetische variatie omvat de verschillen tussen individuen van een soort zowel binnen als tussen populaties, die erfelijk zijn bepaald. De meeste planten zijn diploid, i.e. ze bevatten twee kopieën (allelen) van een gen. Zijn de twee kopieën hetzelfde dan spreken we van een homozygoot genotype, zijn ze verschillend dan is het een heterozygoot genotype.

De mate van genetische diversiteit in een soort wordt bepaald door een aantal processen:

- **Mutatie.** Mutatie heeft relatief weinig invloed op de genetische diversiteit, aangezien nieuwe mutaties neutraal zijn of slecht voor de fitness. Slechts een klein deel van de mutaties leidt tot een verhoging van de fitness.
- **Migratie.** Migratie (of gene flow) heeft over het algemeen een groot effect op de genetische diversiteit, behalve voor soorten met een lage dispersiecapaciteit. Over het algemeen vergroot migratie de genetische diversiteit binnen populaties en homogeniseert de genetische verschillen tussen populaties.
- **Selectie.** Natuurlijke selectie zorgt er voor dat populaties van elkaar verschillen en vergroot de fitness van een populatie.
- **Genetische drift.** Genetische drift is het 'random' proces van veranderingen in de allelfrequentie. Genetische drift leidt altijd tot vermindering van de genetische variatie in een populatie en tot verhoging van de genetische differentie tussen populaties. Genetische drift komt voor in zowel grote als kleine populaties, maar de effecten zijn veel dramatischer in kleine populaties.

Genetische diversiteit kan op drie hiërarchische niveaus worden onderscheiden:

- **binnen een individu.** De mate van heterozygositeit geeft aan welk deel van de loci in een individu verschillende kopieën van een allel bezitten.
- **binnen een populatie.** De variatie tussen individuen binnen een populatie wordt bepaald door de diversiteit aan allelen (typen en frequentie) en de combinatie van allelen (genotypen).
- **tussen populaties.** De genetische structuur van populaties, oftewel de verdeling van de genetische diversiteit tussen populaties kan van plaats tot plaats variëren tengevolge van migratie, genetische drift, selectie.

Kader 2. Hoe kun je genetische diversiteit meten?

Er zijn een groot aantal methoden ontwikkeld om de genetische diversiteit in een soort of populatie te meten. Traditioneel wordt de genetische diversiteit in een populatie gemeten aan de morfologische eigenschappen van de individuen (uiterlijke kenmerken). Voor eigenschappen die door één gen bepaald worden, zoals bloemkleur of zaadkleur is dit een directe en bruikbare maat voor de genetische diversiteit. Fitness, en andere morfologische of fysiologische kenmerken worden echter beïnvloedt door zowel meerdere genen, de omgeving als de interactie hiertussen. Om de genetische variatie in deze eigenschappen te meten, is het nodig de milieuvariatie vast te stellen, wat lastig is in natuurlijke populaties. Tegenwoordig wordt de moleculaire merker technologie veel gebruikt om de mate van genetische diversiteit te meten. Het voordeel van moleculaire merker methoden is dat merkerpatronen niet beïnvloed worden door het milieu en door slechts één of enkele genen bepaald worden.

Om te kunnen vaststellen of in een populatie minder variatie aanwezig is, is een referentie populatie nodig. Meestal is dit een grote, niet-bedreigde populatie. Echter ook museum materiaal kan als zodanig fungeren omdat dit de historische genetische variatie vertegenwoordigt.

2.2 Niet-genetische factoren: random effecten (ecologie) en afname in populatieomvang

Er is een sterke correlatie tussen de populatie grootte en de genetische variatie. Studies in planten laten zien dat naarmate de populatie kleiner is, er sneller verlies van genetische diversiteit optreedt.

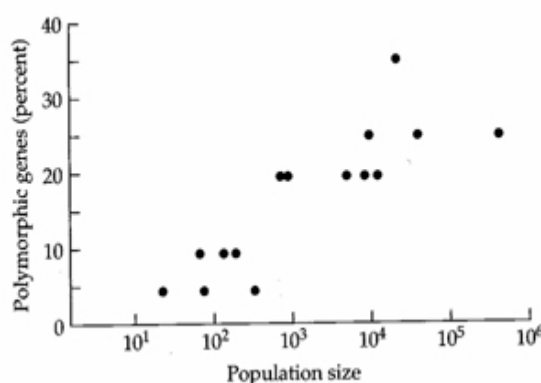


Figure 11.5 The level of genetic variability is directly correlated with population size in populations of *Halocarpus bidwillii*, a New Zealand coniferous shrub. This pattern holds true for the percentage of genes that are polymorphic as well as for the mean number of alleles per gene and the level of heterozygosity. Population size varies between 10 (10¹) and 1 million (10⁶). (From Billington 1991.)

Figuur 3 Een voorbeeld van correlatie tussen populatiegrootte en mate van genetische diversiteit (Primack 2002).

Kleine populaties zijn daarnaast kwetsbaar voor uitsterving door random processen: demografische schommelingen en omgevingsfluctuaties. In kleine populaties, vergeleken met grote, kunnen fluctuaties in overleving en reproductie van individuen

totaal verschillende uitkomsten hebben. Dit kan resulteren in het in één keer uitsterven van kleine populaties door toeval. Simulatiestudies hebben aangetoond dat demografische schommelingen voornamelijk van belang zijn in zeer kleine populaties (minder dan 50 individuen).

Wanneer de populatieomvang afneemt, neemt de afstand tussen planten toe. Reproductieproblemen ten gevolge van verminderde populatiedichtheden worden Allee effecten genoemd. Lage dichtheden kunnen tot gevolg hebben dat bestuivers niet meer alle geïsoleerde planten bezoeken, met als resultaat verlies van zaadproductie door onvoldoende kruisbestuiving. In kleine relictten of relictten met een lagere plantdichtheid, kan de diversiteit aan bestuivers ook afnemen. In geval van een gespecialiseerde plant-bestuiver relatie, bijvoorbeeld bij orchideeën en bijen, kan dit dramatische gevolgen hebben.

Random variatie in de biologische en fysische omgeving kan ook variatie in de populatieomvang veroorzaken. Voorbeelden hiervan zijn 'random' voorkomende veranderingen in weer, voedselvoorziening, predatie, ziekten en competitie. Modelstudies hebben aangetoond dat omgevingsfluctuaties in het algemeen de kans op uitsterving van een kleine populatie meer vergroot dan demografische schommelingen. Extreme vormen van omgevingsfluctuaties, zoals natuurlijke catastrofes (extreme droogte, brand, overstroming, storm) kunnen ook in grote populaties tot dramatische schommelingen in de populatieomvang leiden. In populaties, die zich beperken tot een klein oppervlak, kan één droogte, slechte winter of brand al alle individuen uitschakelen. De kans dat dit gebeurt, is in grote populaties echter kleiner.

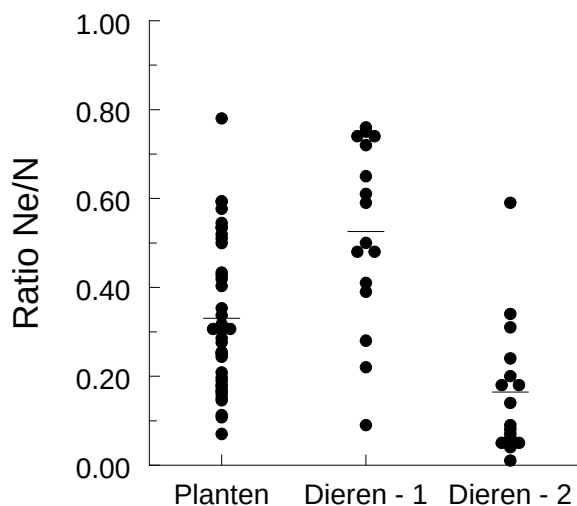
Effectieve populatieomvang

Voor overleving is de effectieve populatieomvang van belang en niet zozeer de werkelijke populatieomvang (het aantal levende individuen). De effectieve populatieomvang (N_e) is een schatting van het aantal individuen dat daadwerkelijk nakomelingen produceert. Zo kan een op het oog florerende populatie toch in de gevaar zone zitten omdat maar een paar individuen in die populatie ook daadwerkelijk reproduceren. De effectieve populatieomvang is veelal vele malen kleiner dan de werkelijke populatie omvang en wordt beïnvloedt door:

- ongelijke sex-ratio. In eenslachtige soorten (soorten die bestaan uit gescheiden mannelijke en vrouwelijke individuen) kan de sex-ratio afwijken van een 1:1 verdeling. Een populatie kan uit ongelijke aantallen vrouwelijke en mannelijke individuen bestaan door toeval, selectieve sterfte of oogst van één van de geslachten. Hierdoor worden de paringsmogelijkheden beperkt en dragen minder individuen bij aan de effectieve populatieomvang.

- Variatie in reproductiesucces. Veel individuen reproduceren niet. Individuen reproduceren bijvoorbeeld niet omdat ze te oud, te jong, ziek of steriel zijn of geen paringspartner kunnen vinden. Planten hebben veelal een zaadbank. Deze zaden kiemen pas als zich gunstige condities voordoen en al die tijd dragen deze individuen niet bij aan de effectieve populatie omvang. Variatie in reproductie succes ontstaat ook doordat het aantal nakomelingen dat geproduceerd wordt sterk kan variëren tussen individuen van een populatie. Dit geldt in het bijzonder voor planten, waar het aantal nakomelingen kan variëren van enkele tot duizenden. Over het algemeen geldt hoe groter de variatie in reproductie succes hoe grotere afname van de effectieve populatie omvang. In veel eenjarige plantenpopulaties die bestaan uit vele kleine planten met één of enkele zaden en een paar grote individuen die duizenden zaden produceren kan de effectieve populatieomvang dramatisch afnemen.
- Populatieschommelingen en 'bottlenecks'. Populaties kunnen grote schommelingen in omvang laten zien gedurende de tijd. In sommige soorten kan de populatie omvang dramatisch variëren van generatie tot generatie. De effectieve populatieomvang wordt bepaald door de jaren waarin de populatie de kleinste aantallen heeft. In een dergelijk populatie 'bottleneck' kunnen zeldzame allelen in de populatie verloren gaan, wanneer de individuen met deze allelen niet overleven en reproduceren. Ook bij vestiging van een nieuwe populatie door enkele individuen (founder effect) treedt een dergelijke bottleneck op. Deze nieuwe populatie heeft veelal maar een klein deel van de genetische variatie van de oorspronkelijke populatie. Een voorbeeld van soorten die grote schommelingen in populatieomvang laten zien zijn eenjarige planten.

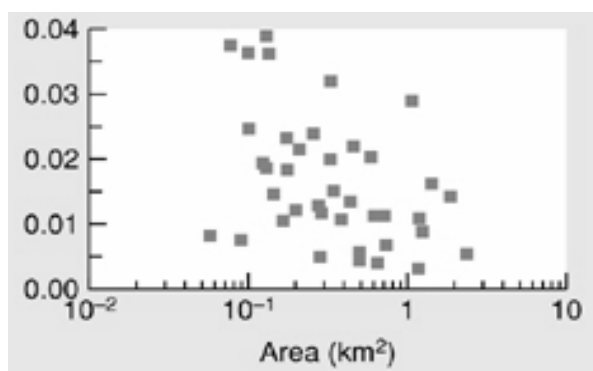
Uit de literatuur blijkt dat bij zowel planten als dieren de effectieve populatie grootte (N_e) vaak minder is dan 50% van het aantal aanwezige individuen (figuur 4).



Figuur 4 De verhouding tussen het aantal waargenomen individuen (N) en het aantal individuen wat daadwerkelijk (N_e) aan reproductie in een populatie deelneemt. Ieder punt vertegenwoordigt een soort. De horizontale lijn geeft de gemiddelde ratio voor iedere groep weer. Planten – alleen data met variatie in de familie grootte (= verschil in reproductie tussen individuen) beschikbaar; Dieren 1 – idem als bij planten; Dieren 2 – naast variatie in familie grootte zijn nu ook verschillen in sex-ratio en fluctuaties in populatie grootte verdisconteerd. Gebaseerd op Frankham (1995); Heywood (1986) en Roff (1997).

Populatie oppervlak

Behalve populatieomvang is het populatieoppervlak een kritische factor voor overleving van een populatie. De genetische achteruitgang neemt toe naarmate het areaal afneemt. Populaties in kleine gebieden zijn extra kwetsbaar voor achteruitgang en uitsterving. Een voorbeeld hiervan is dat een klein gebied volledig vernietigd kan worden door een brand of storm, terwijl een groot gebied waarschijnlijk gedeeltelijk vernietigd wordt. Bovendien zijn kleine gebieden gevoeliger voor invasies van exotische soorten en neemt het aantal bestuivers en zaadverspreiders af in kleine gebieden. Figuur 5 laat zien dat de extinctiekans toeneemt naarmate het areaal afneemt, gemeten aan plantenpopulaties in Zweden.



Figuur 5 Extinctiekans (per jaar; Y-as) van planten populaties in Zuid-Zweden in relatie tot het beschikbare oppervlak of areaal (Begon et al. 2006, gebaseerd op Pimm 1991).

Minimale populatiegrootte

Rekening houdend met bovengenoemde effecten die spelen bij overleving van kleine populaties is het van belang te weten hoe groot dan een vitale populatie moet zijn. Om te bepalen hoeveel individuen nodig zijn voor de overleving van een soort op de lange termijn, is de 'minimum viable population' (MVP) gedefinieerd. Shaffer (1981) definieerde 'minimum viable population' als volgt: de kleinste, geïsoleerde populatie met een kans van 99% op overleving voor 1000 jaar ondanks voorziene demografische, genetische en omgevingsstochastische effecten en natuurlijke catastrofes. Veel onderzoek is al gedaan om minimale populatie groottes te bepalen. Model studies hebben aangetoond dat populaties met minder dan 100-500 reproducerende individuen niet in staat zijn op de middenlange termijn (± 100 jaar) te overleven, door inteelt en toeval. Omdat de overleving van een populatie afhangt van een complex aan factoren (zie ook figuur 1) is het zeer moeilijk als wel onmogelijk een MVP te schatten. Demografische en genetische factoren zijn niet onafhankelijk, bijvoorbeeld effecten van inteelt hebben ook effect op de demografie. Voor soorten met een extreem variabele populatie omvang, zoals eenjarige planten worden aantallen rond de 10.000 individuen voorgesteld (Lande 1988, Lande, 1995).

Een exacte schatting van de MVP vraagt een gedetailleerde demografische studie van de populatie en een analyse van zijn omgeving. Een dergelijke studie is bedoeld om inzicht te krijgen in welke mate verschillende levensgeschiedenissen doorwerken in overleving en reproductie. Met deze gedetailleerde gegevens kan vervolgens

gemodelleerd worden en gekeken worden welke fase de bottleneck zal zijn voor populatie overleving. Daarnaast is het ook belangrijk de 'minimum dynamic area'- het oppervlak aan geschikt habitat nodig om een 'minimum viable population' te behouden – te schatten.

Isolatie van populaties

Naast het kleiner en versnipperd worden van populaties is ook het geïsoleerd raken een belangrijke bedreiging voor populaties. In sterk geïsoleerde populaties spelen dezelfde processen als in kleine, versnipperde populaties. In grote populaties kan door uitwisseling van genetisch materiaal met andere populaties ('gene flow') genetische drift tegen worden gegaan en kan inteelt worden voorkomen. Theorieën stellen dat één migrant per generatie genoeg is om het verlies aan genetische diversiteit door genetische drift te compenseren. Naarmate populaties meer geïsoleerd zijn, zal de mate van 'gene flow' afnemen. Wanneer in geïsoleerde populaties de processen genetische drift en 'gene flow' niet in evenwicht zijn, kan de genetische diversiteit afnemen.

Levensgeschiedenissenmerken en genetische structuur van planten populaties

De verdeling van de genetische diversiteit binnen en tussen populaties van een soort kan aanwijzingen geven over welke processen van belang kunnen zijn als een soort in de gevarenzone terecht komt. Echter ook verschillen in levensgeschiedenis eigenschappen tussen soorten kunnen al een indicatie geven en moeten bij de interpretatie van genetische data in ogenschouw worden genomen. Zo zullen kleine populaties van een zelfbestuivende soort minder last hebben van een gebrek aan bestuivers dan kleine populaties van een obligaat (verplicht) kruisbestuivende soort. Ook zal een soort met geringe zaaddispersie een grotere differentiatie tussen populaties vertonen. Als kleine populaties van een dergelijke soort in de problemen komen dan zal artificieel uitwisselen van zaden tussen populaties eerder voor de hand liggen. In tabel 1 is van belangrijke levensgeschiedenis eigenschappen het mogelijke effect op de genetische structuur van planten populaties weergegeven. Het betreft hier globale gegevens die voor het merendeel nog op allozym studies zijn gebaseerd. Uit de tabel blijkt dat er op basis van het voortplantingssysteem (zelf- versus kruisbestuiving) een sterk contrasterende verwachting is: grote genetische differentiatie binnen en tussen populaties van zelfbestuivers, voor kruisbestuivers wordt echter een lage differentiatie verwacht. De effecten van populatie grootte zijn echter niet eenduidig voorspelbaar en sterk afhankelijk van andere factoren.

Tabel 1 Verband tussen ecologische en levensgeschiedenis eigenschappen en de populatie genetische structuur van plantenpopulaties ^a

	Heterozygositeit (binnen individu variatie)	Genetische structuur binnen populaties	Genetische structuur tussen populaties
Voortplanting systeem			
Zelfbestuiving	Laag	Hoog	Hoog
Variabel (zowel zelf- als kruis bestuiving)	Intermediair	Intermediair	Intermediair
Kruisbestuiving	Hoog	Laag	Laag
Bloem morfologie			
Hermafrodiet of eenhuizig	Afhankelijk van % zelfbestuiving	Afhankelijk van % zelfbestuiving	Afhankelijk van % zelfbestuiving
% zelfbestuiving - laag	Hoog	Laag	Laag
% zelfbestuiving - hoog	Laag	Hoog	Hoog
Tweehuizig	Hoog	Laag	Laag
Manier van voortplanten			
Asexueel	Laag	Afhankelijk van andere factoren	In potentie hoog
Sexueel	In potentie hoog	Afhankelijk van andere factoren	Afhankelijk van andere factoren
Bestuivings mechanisme			
Wind	Hoog	Laag	Laag
Dieren met een gering verspreidings vermogen	In potentie laag	In potentie hoog	Hoog
Dieren met een groot verspreidings vermogen	Hoog	Laag	Laag
Zaad verspreiding			
Zwaartekracht	Intermediair	In potentie hoog	Hoog
Gevleugeld, explosief	Hoog/Intermediair	Intermediair/Laag	Intermediair/Laag
Dieren	Intermediair/Laag	Laag	Laag
Kiemrust			
Afwezig	Afhankelijk van andere factoren	Afhankelijk van andere factoren	Afhankelijk van andere factoren
Aanwezig	Verhoogt de mogelijkheden	Verlaagt de mogelijkheden	Verlaagt de mogelijkheden
Fenologie			
Asynchroon	??	Verhoogt de mogelijkheden	Verhoogt de mogelijkheden
Seizoen gebonden maar wel synchroon	??	Intermediair/Laag	Verlaagt de mogelijkheden

	Heterozygositeit (binnen individu variatie)	Genetische structuur binnen populaties	Genetische structuur tussen populaties
Langdurige bloei perioden	??	Verlaagt de mogelijkheden	Verlaagt de mogelijkheden
Levens cyclus			
Eenjarig/Kort levend	Reductie?	Verhoogt de mogelijkheden	Verhoogt de mogelijkheden
Meerjarig	Verhoging?	Verlaagt de mogelijkheden	Verlaagt de mogelijkheden
Tijdstip van voortplanting			
Monocarp (i.e. slechts één bloeiperiode gedurende de levenscyclus)	Geen voorspelling	Verhoogt de mogelijkheden	Verhoogt de mogelijkheden
Polycarp	Geen voorspelling	Verlaagt de mogelijkheden	Verlaagt de mogelijkheden
Populatie omvang / Dichtheid			
Laag	Laag	Afhankelijk van andere factoren	Afhankelijk van andere factoren
Hoog	Hoog	Afhankelijk van andere factoren	Afhankelijk van andere factoren
Successie stadium			
Vroeg	??	Afhankelijk van andere factoren	Verhoogt de mogelijkheden
Laat	??	Afhankelijk van andere factoren	Verlaagt de mogelijkheden
Geografische range			
Endemisch	Laag	Laag	Hoog
Wijd verspreid	In potentie hoog	Afhankelijk van andere factoren	Afhankelijk van andere factoren

^a Gebaseerd op Avise (1994); Loveless & Hamrick (1984) en Lowe et al. (2004).

?? – geen duidelijke verwachting op voorhand.

3 Van theorie naar praktijk: wat kan een beheerder waarnemen?

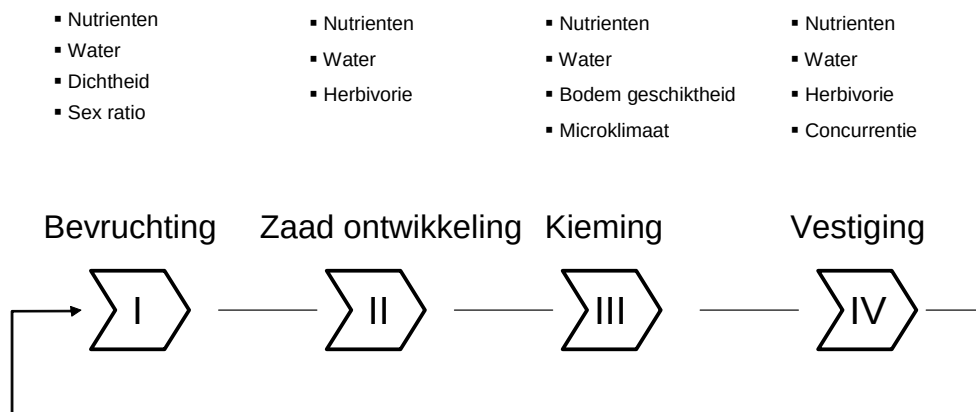
In het voorgaande hoofdstuk is geschetst welke processen van belang zijn bij het voortbestaan van kleine populaties. Echter, hoe vertaalt zich dat nu naar de praktijk. Waaruit valt af te leiden dat er problemen zijn? Wat zijn duidelijke signalen?

3.1 Stadia in de levenscyclus van een plant

Om dat te kunnen beoordelen moeten eerst de belangrijke stadia in de levenscyclus van een individuele plant in kaart worden gebracht. Vervolgens kan dan beredeneerd worden hoe variatie in deze stadia zich vertaalt naar het populatie niveau en hoe een beheerder eventueel kan onderkennen waar de problemen zich voordoen. Want het is op het populatie niveau dat de beheerder in eerste instantie zijn waarnemingen doet. Een beheerder constateert een verschil in kieming, groei, zaadproductie of overleving tussen populaties. Dat zet hem aan het denken. Het is dus niet de waarneming aan een individuele plant maar aan een groep van planten die aangeeft of er wat aan de hand is.

In de levenscyclus van een individuele plant kunnen vier belangrijke stadia worden onderkend: bevruchting, zaadzetting, kieming en vestiging (figuur 6). Vervolgens begint de cyclus weer opnieuw wanneer een volwassen (= gevestigde) plant tot reproductie overgaat. Tevens is in figuur 6 aangegeven welke ecologische en genetische factoren van invloed kunnen zijn in elk van de stadia. Deze lijst is niet uitputtend, maar meer een indicatie van de belangrijkste factoren. Zo zijn nutriënten- en waterbeschikbaarheid in alle vier de stadia van invloed: het kan de bevruchting beïnvloeden, zaadgrootte en zaadkwaliteit bepalen en daarmee het startbudget van jonge kiemplantjes beïnvloeden en vervolgens de groei en reproductie mogelijkheden van gevestigde planten bepalen. Kieming is vaak gebonden aan speciale condities. Vooral in kleine populaties willen de microklimatologische condities nog wel eens veranderen en daarmee het kiemmilieu. Dit kan komen of doordat in kleine populatie het geschikte kiemmilieu niet meer frequent voorkomt of doordat het fysieke oppervlak van de populatie zo klein is geworden dat het microklimaat verandert. Hoewel de genetische processen in alle vier de stadia van belang zijn, is vooral het bevruchtungsstadium bepalend. Daar krijgt de genetische samenstelling van een zaadje gestalte en deze genetische bagage kan zich later vertalen in belangrijke ecologische eigenschappen als groeisnelheid, bloeitijdstip en concurrentievermogen.

Ecologische factoren

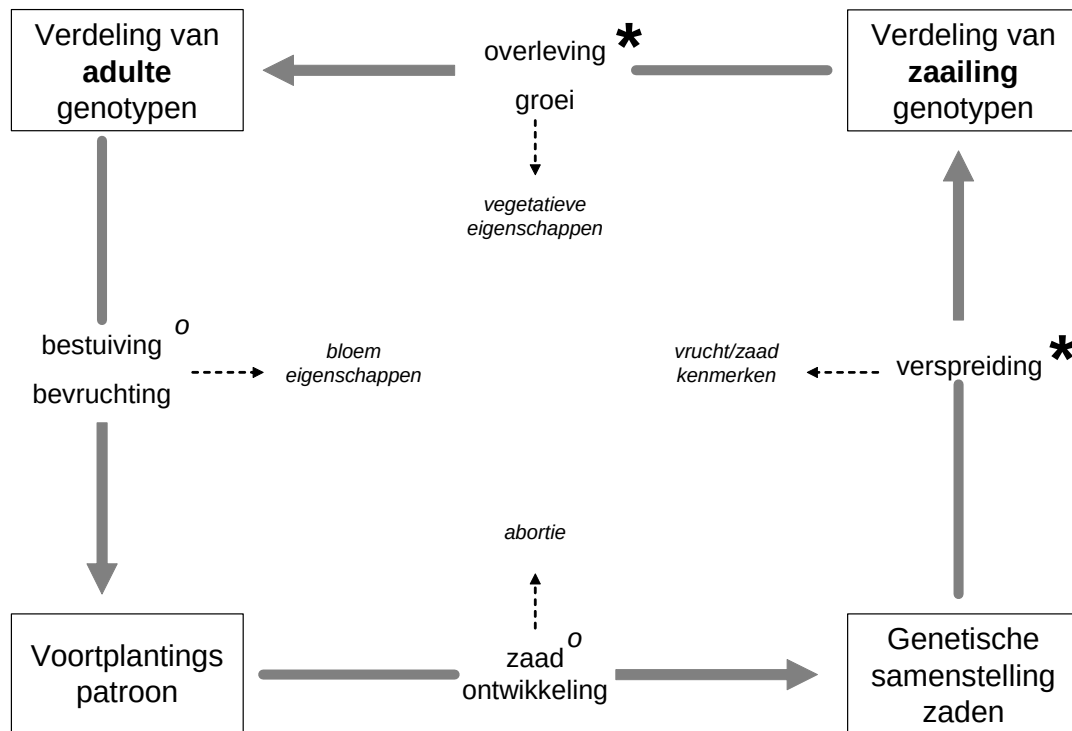


Genetische factoren

- | | | | |
|--------------------------|----------------------|------------------------|------------------------|
| ▪ Voortplantings systeem | ▪ Selektieve abortie | ▪ Genetische kwaliteit | ▪ Genetische kwaliteit |
| ▪ Bestuiving | | | ▪ Verwantschap |
| ▪ Genetische kwaliteit | | | |
| ▪ Aantrekkelijkheid | | | |

Figuur 6 De vier belangrijke stadia in de levenscyclus van een plant. Tevens is aangegeven welke ecologische- en genetische factoren per stadium van belang kunnen zijn.

Op het populatieniveau komt de variatie in de vier stadia tussen de individuen binnen een populatie tot uiting: de processen/stadia zijn hetzelfde, maar de directe observaties gaan nu over de verdeling van varianten/genotypen (figuur 7). Selectie kan plaatsvinden in deze vier stadia en dit kan veranderingen in de genetische samenstelling van een populatie teweeg brengen en daardoor verschillen tussen populaties. Deze veranderingen kunnen gestuurd worden door de ecologische factoren en daardoor leiden tot locale aanpassing. Het zijn de veranderingen in de vier stadia die een beheerder kan waarnemen, hoewel niet altijd even gemakkelijk. Veranderingen in kieming en vestiging door verschillen in groeisnelheid en overleving (vegetatieve eigenschappen) springen meestal in het oog. Ook variatie in verspreiding is relatief eenvoudig waar te nemen (bijv. zware zaden en bessen versus pluizzaden). Daarentegen zijn veranderingen in bevruchting en zaadsetting veel moeilijker met het directe oog zichtbaar.



Figuur 7 Van individu naar populatie. Verschillen tussen individuen in de vier stadia van de levenscyclus van een plant (figuur 6) komen tot uiting in variatie op populatie niveau. Uiteindelijk is het deze variatie tussen populaties, bijv. groot versus klein of geïsoleerd, die een beheerder waarneemt en attendeert op mogelijke problemen. Gebaseerd op: Waller (1993).

** - Direct waarneembare (i.e. op het oog) zichtbare variatie in het veld, bijv. aan/afwezigheid van kieming, verhoogde sterfte, of een eenzijdige leeftijd samenstelling*

o - In eerste instantie niet zichtbare variatie. Pas na nauwkeuriger inspectie of na experimentele behandelingen kan de variatie zichtbaar worden, bijv. invloed van bestuivers, verschillen in zaadzetting tussen individuen, percentage loze zaden.

Hieronder worden in het kort de 4 stadia van figuur 7 besproken.

Stadium I: Bestuiving/bevruchting

Het plantenrijk wordt gekenmerkt door een grote variatie aan voortplantings systemen: van obligate kruisbestuiving naar volledige zelfbestuiving en apomixie (ongeslachtelijke voortplanting); van tweehuizigheid (gescheiden mannelijke en vrouwelijke planten) via allerlei tussen systemen naar hermafrodieten (mannelijke en vrouwelijke functie zijn verenigd in één bloem). Deze grote variatie vindt ook zijn weerslag in de genetische structuur van populaties. Het voortplantingssysteem is de belangrijkste determinant die bepaalt hoe genetische variatie binnen en tussen populaties is verdeeld (tabel 1). Een geringe genetische variatie in een populatie hoeft daarom niet meteen een aanwijzing te zijn voor problemen; de interpretatie van deze bevinding is ondermeer afhankelijk van het voortplantingssysteem van de soort. Zo

zal bij een zelfbestuivende soort de variatie binnen een populatie meestal beperkt zijn ten opzichte van de variatie tussen populaties. Voor kruisbestuivende soorten geldt dit niet. Bovendien zal een kleine populatie van zelfbestuivende soorten zichzelf goed in stand kunnen houden (geen te kort aan stuifmeel), een kruisbestuivende soort is daarentegen afhankelijk van voldoende aanvoer van vreemd stuifmeel. Als het slecht gaat met een kleine populatie van een zelfbestuivende soort zal de gedachte daarom eerder uitgaan naar milieufactoren die veranderd zijn. Bij een kruisbestuivende soort zal het vaker een combinatie van genetica (intelt, te weinig stuifmeel van andere partners) en milieu factoren zijn.

Stadium II: Zaad ontwikkeling

De processen in dit stadium zijn niet direct waarneembaar in het veld. Zelfs experimenteel is het soms moeilijk vast te stellen. Uit de literatuur is bekend dat onder nutriënten arme omstandigheden de zaadzetting meestal lager is dan onder nutriënten rijke omstandigheden. Een verklaring hiervoor is dat als het budget beperkt is, het beter is een paar kwalitatief goede zaden af te leveren in plaats van meer zaden maar van minder kwaliteit. Van belang is of dit aborteren van zaden selectief is, i.e. zijn het de genetisch mindere zaden die worden geaborteerd? Onderzoek hiernaar staat nog in de kinderschoenen, maar met de moderne moleculaire technieken kan een antwoord op deze vraag worden gegeven. Als het proces selectief is dan vindt dit zijn weerslag in de genetische samenstelling van de nakomelingen (figuur 7).

Stadium III: Verspreiding

Verspreiding is waarschijnlijk de sleutel factor voor het voortbestaan van kleine populaties. Bij dispersie kan zowel aan pollen als zaad verspreiding worden gedacht. Beide zijn noodzakelijk om diversiteit in een populatie te behouden. Als de populaties te klein of te geïsoleerd zijn en daardoor verstoken blijven van stuifmeel omdat de bestuivers de populatie niet meer detecteren of doordat zaden niet meer verspreid kunnen worden, dan kan de uitstervings spiraal (figuur 1) snel in werking treden. Als er alleen maar zaden van de eigen populatie tot kieming komen, dan neemt de kans op inteelt toe. Als dat vervolgens weer slechtere kieming tot gevolg heeft kan het snel gaan (figuur 2).

De verwachting is dat pollen- en zaad verspreiding door insecten en kleine zoogdieren meer belemmerd wordt in een versnipperd landschap. Vogels zijn mobieler, bovendien kunnen geïsoleerde bosjes als trekpleister voor vogels fungeren. Dispersie door vogels zal daarom naar verwachting in mindere mate belemmerd worden. Ook voor wind bestuivers geldt deze verwachting, al worden daar recentelijk kanttekeningen bij geplaatst omdat de veranderingen in het landschap ook andere luchtstromen en turbulenties te weeg brengen.

Ook zijn de vrucht en zaad kenmerken zijn van belang. Lichte zaden kunnen gemakkelijk door de wind verplaatst worden. Bessen zijn favoriet voedsel van vogels en kunnen via het maagdarm kanaal van de vogels over grote afstanden vervoerd worden. Zware zaden vallen echter meestal in de buurt van de moederplant en zijn dan afhankelijk van kleine zoogdieren voor verdere verplaatsing.

Voor een beheerder is het vooral van belang om te weten of er veranderingen in de mate van gene flow (= pollen- en zaadverspreiding) zijn opgetreden in de bedreigde populatie. Voor soorten met een historische hoge gene flow kan een afname in gene flow door bijv. versnippering, verlies van bestuivers of verlies van zaad verspreiders tot grote problemen leiden. Kenmerkend voor geïsoleerd geraakte populaties is meestal een afname van de genetische diversiteit gekoppeld aan een toename van de inteeltcoëfficiënt. Doordat er weinig of geen nieuw materiaal meer wordt aangevoerd is de populatie op zichzelf terug geworpen.

Stadium IV: Kieming, vestiging, groei en overleving

De processen in dit stadium zijn voor een beheerder het makkelijkst zichtbaar. Het ontbreken van juveniele individuen, een slechte vegetatieve groei, een hoge sterfte, een vergrijzende populatie; het zijn alle directe waarnemingen uit het veld. Ook komt in dit stadium de invloed van milieufactoren het meest prominent naar voren: kieming hangt vaak samen met vochtigheid en groei wordt beïnvloed door nutriënten verschillen. Vandaar dat in dit stadium vaak het eerst aan milieufactoren wordt gedacht als het slecht gaat met een populatie. In een versnipperd landschap waar natuurlijke populaties nog als kleine eilandjes stand houden ligt het voor de hand om aan factoren als ontwatering etc. te denken. In het voorgaande hebben we echter geprobeerd aan te geven dat dit niet het enige hoeft te zijn: ook in de populatie zelf verandert wat en het is de interactie tussen genetische en niet genetische factoren die problemen versneld aan het licht kan brengen.

Kiemen van zaden is iets specifiek. Bij sommige soorten hebben zaden een speciale behandeling nodig, zoals een minimale koude periode, voor ze tot kieming overgaan, bij andere soorten kiemen de zaden direct na het uitvallen van de vrucht. Ook kan er (genetische) variatie zijn tussen individuen in het percentage kieming. Dit kan weer zijn weerslag hebben in het aantal succesvolle nakomelingen van een individu en daarmee bijdragen aan “variatie in reproductief succes” en de effectieve populatie grootte (hoofdstuk 2).

Tevens kunnen grote verschillen in vegetatieve groei en reproductie door variatie in nutriënten leiden tot variatie in familie grootte (zaad productie), wat weer zijn weerslag vindt in de effectieve populatie grootte.

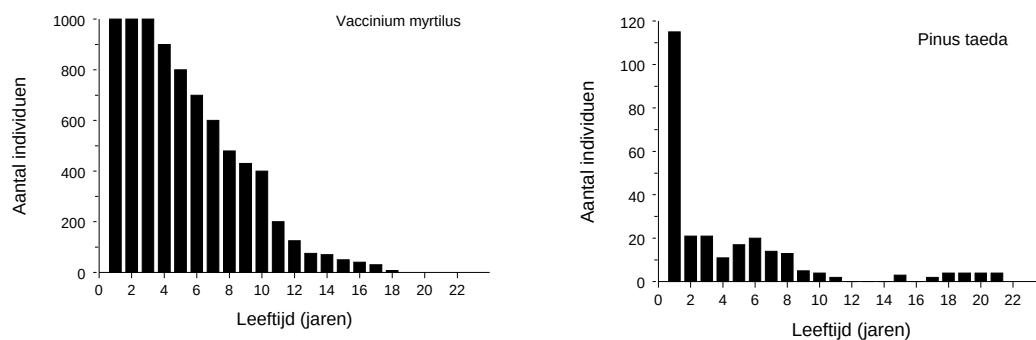
Uit het bovenstaande blijkt dat in alle vier de stadia de twee processen terugkomen die bij kleine populaties van belang zijn zoals die zijn beschreven in hoofdstuk 2:

- Inteelt – Het inteeltniveau kan sterk beïnvloed worden door variatie in bestuiving, zaadabortie en groei en overleving.
- Drift – de toevalsprocessen in kleine populaties kunnen gestuurd worden door de beschikbaarheid van de juiste partners, de zichtbaarheid van de populatie (kunnen de specifieke bestuivers de populatie nog vinden) en de mogelijkheden van zaad en pollen verspreiding.

3.2 Hoe kan een probleemanalyse worden uitgevoerd in de praktijk

Belangrijke stappen om de vraag is een populatie kwijnend, en waardoor te beantwoorden zijn:

- Bepaal de populatieomvang door de populatie te monitoren en alle individuen te tellen/schatten, die alle stadia vertegenwoordigen. Wanneer een soort een hoge populatie ‘turn over’ kent of wanneer kolonisatie primair van verstoring afhangt moet ook de metapopulatie dynamiek in ogenschouw worden genomen, dit wordt hier buiten beschouwing gelaten. Indien men constateert dat het slecht gaat in een populatie (het aantal individuen neemt af), is de vraag hoe is dit vastgesteld. Wat is de referentie? Alvorens verder te gaan is het dus belangrijk te weten of er referentiemateriaal aanwezig is (zie volgende paragraaf).
- Identificeer de levenscyclusstadia die kritiek zijn voor de populatie. Breng de huidige structuur van de populatie in kaart door het tellen/schatten van het aantal zaden, zaailingen, juvenielen en adulten of neem hoogtemetingen. Hierdoor wordt snel duidelijk welke stadia missen of ondervertegenwoordigd zijn. Bepaal of de leeftijdsopbouw van de populatie nog wel representatief is voor de soort (bijv. is er sprake van een vergrijsde populatie). Als referentie worden in figuur 8 voorbeelden gegeven van een goede leeftijdverdeling bij twee bossoorten (bosbes en een dennensoort). Als vuistregel geldt dat in een gezonde populatie het aantal individuen in de jongere leeftijdsklassen meestal vele malen hoger ligt dan het aantal individuen in de oudere leeftijdsklassen (Caswell, 2001). Wanneer in de betreffende populatie blijkt dat de oudere leeftijdsklassen procentueel groter zijn dan de jongere leeftijdsklassen vindt er niet meer voldoende verjonging/regeneratie plaats.
- Achterhaal vervolgens de oorzaken die variatie in de kritieke levenscyclusstadia bepalen aan de hand van figuur 9 t/m 12 (paragraaf 3.4).



Figuur 8 Voorbeelden van een goede leeftijdsopbouw in gezonde populaties van twee bossoorten: bosbes en loblolly pine (naar Harper, 1977).

3.3 Het belang van een referentiepopulatie

Er zijn twee referentie mogelijkheden:

Vroeger - De populatie is de nog enige van de soort. Het vaststellen van de achteruitgang is dan gebaseerd op historische informatie. Dit kunnen boeken of excursie verslagen zijn, maar ook mondelinge mededelingen in de trant van: vroeger struikelde je hier over deze plant, nu zijn ze er bijna niet meer. Het achterhalen van de oorzaak wordt er nu niet makkelijker op. Het enige wat nog experimenteel kan worden gedaan is kijken naar het effect van milieu factoren, bijvoorbeeld nagaan of de kieming onder bepaalde omstandigheden verbeterd kan worden. Of dit ook de directe oorzaak kan zijn blijft onduidelijk, de populatie is de enige in zijn soort, er is geen ander materiaal van de soort om het tegen af te zetten. Soms kan ook vastgesteld worden of de populatie genetisch verarmd is door de vroegere genetische variatie aan herbarium materiaal van de soort vast te stellen. Maar ook dan blijft de vraag open of dit de werkelijke oorzaak is. Bij de laatste populatie restanten van een soort kunnen eigenlijk maar nood maatregelen worden genomen. Wil men de populatie bijv. versterken door het toevoegen van nieuw materiaal, dan moet dat uit het buitenland komen. Dan komen al gauw vragen over autochtoon uitgangsmateriaal en de meest verwante buitenlandse populatie naar voren.

Elders – Er zijn nog grote vitale populaties van de soort elders. Dit biedt betere mogelijkheden om de oorzaken te achterhalen. Er is referentie materiaal en dat kan gebruikt worden voor vergelijk en experimenteel onderzoek. In het minste geval moet de kwijnende populatie met een grote referentie populatie worden vergeleken. Het verdient echter aanbeveling meerdere populaties van de soort in het onderzoek te betrekken om een beter zicht op de variatie en het effect van mogelijke factoren te bekijken.

Door een experimentele aanpak kan er worden gekeken of milieufactoren of genetische verschillen tussen de populaties de belangrijkste oorzaak zijn. Hierbij kan ook de variatie tussen de individuen in ogenschouw worden genomen (zie kader 3). Dit maakt het voor de beheerder makkelijker om prioriteiten te stellen. Dit onderzoek kan zowel in veld als kas plaats vinden. Zo kan in het veld gedacht worden aan reciproke kieming- of transplantatie experimenten. In de kas kan de respons op veranderende milieufactoren worden vastgesteld. Ook kan de genetische verwantschap en populatie structuur van de betrokken populaties met moleculaire markers worden vastgesteld.

Kader 3. Het vaststellen van populatie en genetische verschillen

De verschillen die een beheerder opmerkt tussen een kwijnende en vitale referentie populatie betreffen vaak kwantitatieve kenmerken, i.e. kenmerken die gemeten kunnen worden en niet aan een strikte klassenindeling gebonden zijn. De eerste waarneming is vaak kwalitatief; weinig of veel kieming, goede of slechte groei, slechte overleving, veel of weinig zaad productie. Om dit verschil vervolgens te preciseren zijn meet gegevens nodig, i.e. percentage kieming, groeisnelheid en percentage overleving. Tevens kan een beheerder ook geïnteresseerd zijn in de variatie in deze eigenschappen tussen de individuen binnen een populatie. Dat geeft een idee van de aanwezige genetische variatie voor deze kenmerken.

De eerste vraag die een beheerder zichzelf daarom moet stellen: ben ik alleen geïnteresseerd in verschil tussen de populaties of wil ik ook inzicht krijgen in de verschillen tussen individuele planten. Afhankelijk van deze vraag is het bemonstering schema anders: in het eerste geval kan er, uitgaande van een kenmerk als kieming, bulk zaad per populatie worden verzameld; in het tweede geval moet er per individuele plant verzameld worden. In het eerste geval kan er alleen uitspraak over populatie verschillen worden gedaan, in het tweede geval over populatie verschillen en omvang van genetische variatie. De tweede methode is veel bewerkelijker, maar levert wel meer informatie op.

Vervolgens kunnen met de verzamelde zaden experimenten worden uitgevoerd. De respons van populaties op milieufactoren kan geanalyseerd worden met een (co)variantie analyse en regressie technieken. Zijn er duidelijke verschillen in de respons van de populaties, dan is dit een aanwijzing dat er genetische verschillen tussen de populaties zijn. Het is nog niet full proof, want omdat er gewerkt wordt met zaden die in het veld verzameld zijn kunnen verschillen in nutriënten gehalte etc. nog doorwerken via zaad kwaliteit. Het uitgangsmateriaal voor het experiment is namelijk afkomstig uit verschillende milieus.

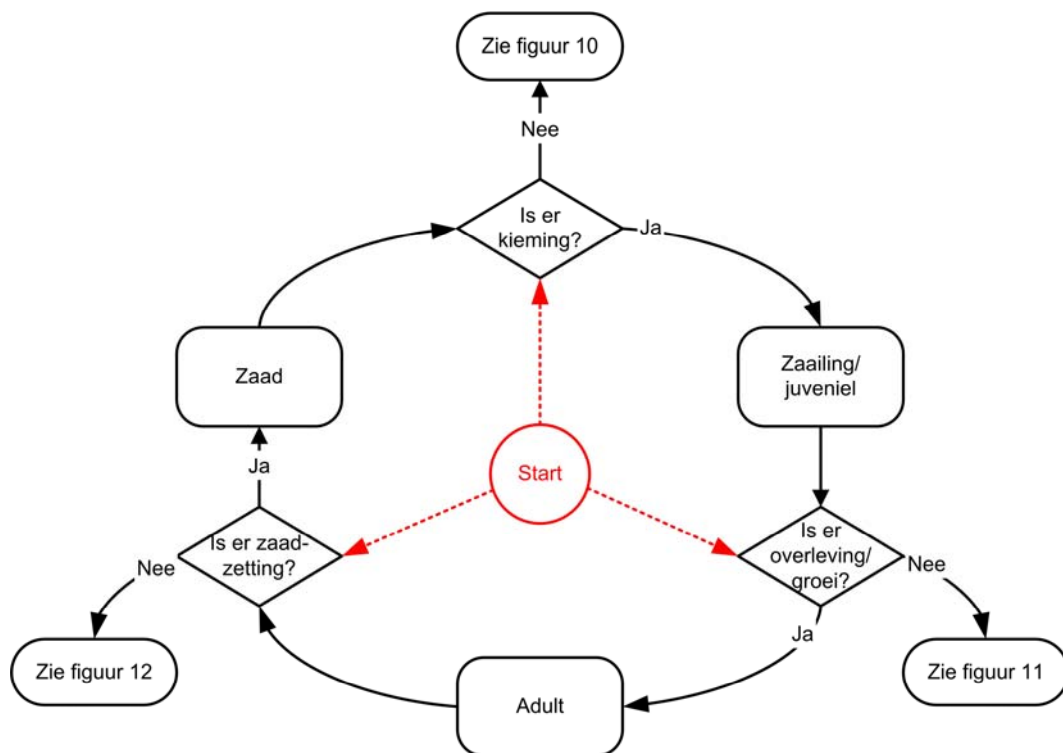
Om een eerste indruk te krijgen van genetische verschillen tussen individuen en populaties kan gebruik gemaakt worden van een geneste variantieanalyse. Het effect van individuele planten wordt dan geanalyseerd in afhankelijkheid van de populatie waarin ze voorkomen. Stel dat er zaden zijn verzameld van tien planten per populatie. Deze zaden worden te kiemen gelegd in een kas en vervolgens worden groei en andere kenmerken gemeten aan de gekiemde plantjes. Een geneste variantie analyse deelt de totale waargenomen variatie in een eigenschap op in deel variaties: 1) de tussen populatie variatie; 2) de tussen individuen variatie; en 3) de variatie binnen een individu. Op basis van de verhouding tussen deze drie variaties kan er bepaald worden of er sprake is van significante verschillen. Zijn er duidelijke verschillen tussen populaties, dan kan gekeken worden hoe de kwijnende populatie zich verhoudt tot de andere populaties. Tevens kan gekeken worden of de individuele planten uit de kwijnende populatie zich ook anders gedragen. Samen geeft dit een beter inzicht in het functioneren van de kwijnende populatie. Zo kunnen grote verschillen tussen de individuen binnen een populatie weer hun weerslag vinden in de effectieve populatie grootte (N_e ; hoofdstuk 2).

Door dus zelf al zaad te verzamelen en eenvoudige experimenten te doen kan een beheerder al snel beter inzicht krijgen over hoe zijn populatie zich gedraagt en wat voor milieu factoren van belang kunnen zijn.

3.4 Probleemanalyse

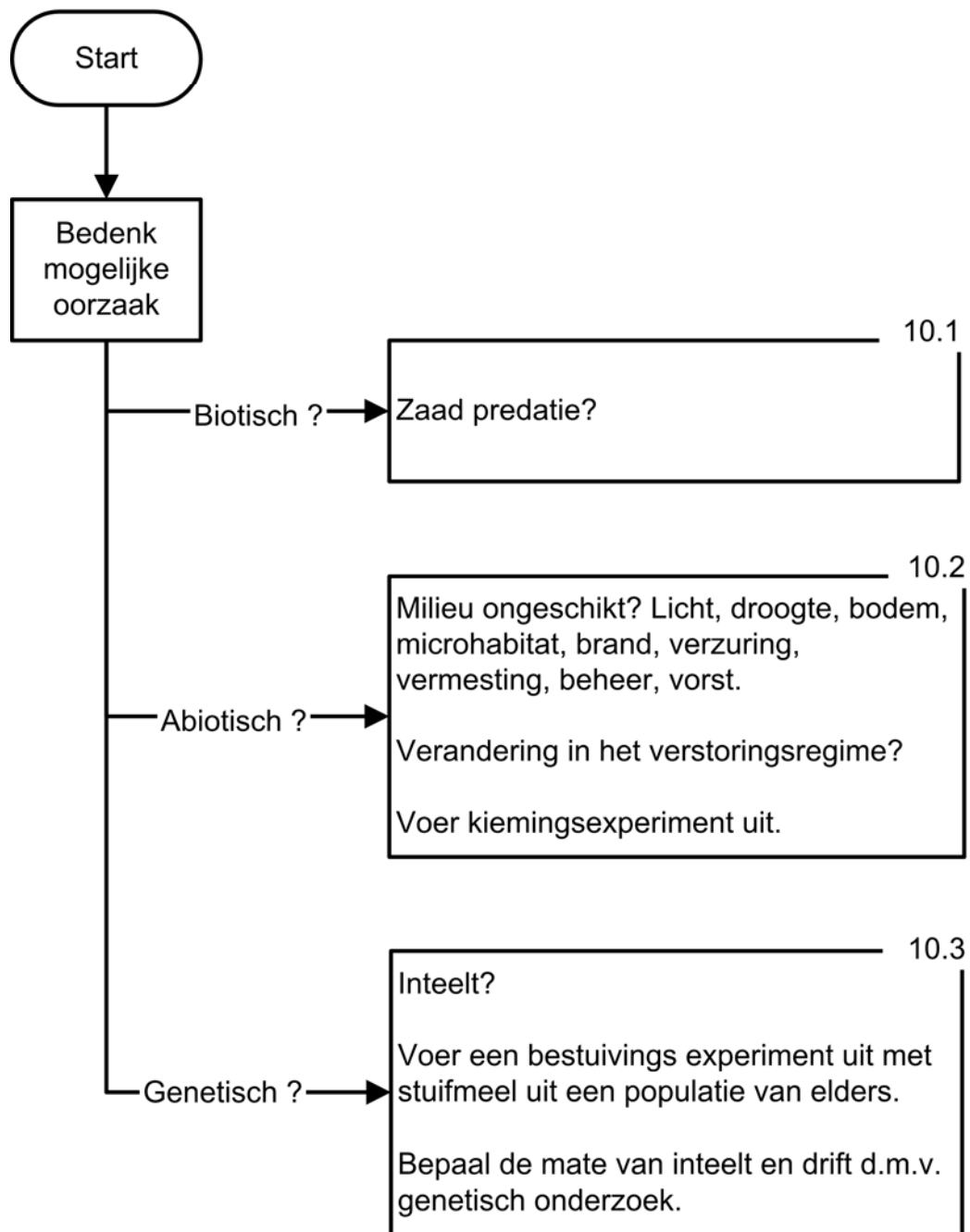
Het schema in figuur 9 t/m 12 is bedoeld als handvat om te achterhalen waar specifiek de problemen liggen als men constateert dat het slecht gaat met een populatie. De beheerder ziet in het veld een verschil in kieming, groei, overleving of zaadproductie in de populatie. Het startpunt voor een probleem analyse kan dan ook in de kiemingsfase, groei/overlevingsfase of in de reproductiefase liggen. Het schema kan vervolgens stap voor stap doorlopen worden.

De hieronder staande begeleidende tekst (met nummering) dient ter ondersteuning van figuur 10 t/m 12.



Figuur 9 Start probleemanalyse.

Onvoldoende kieming

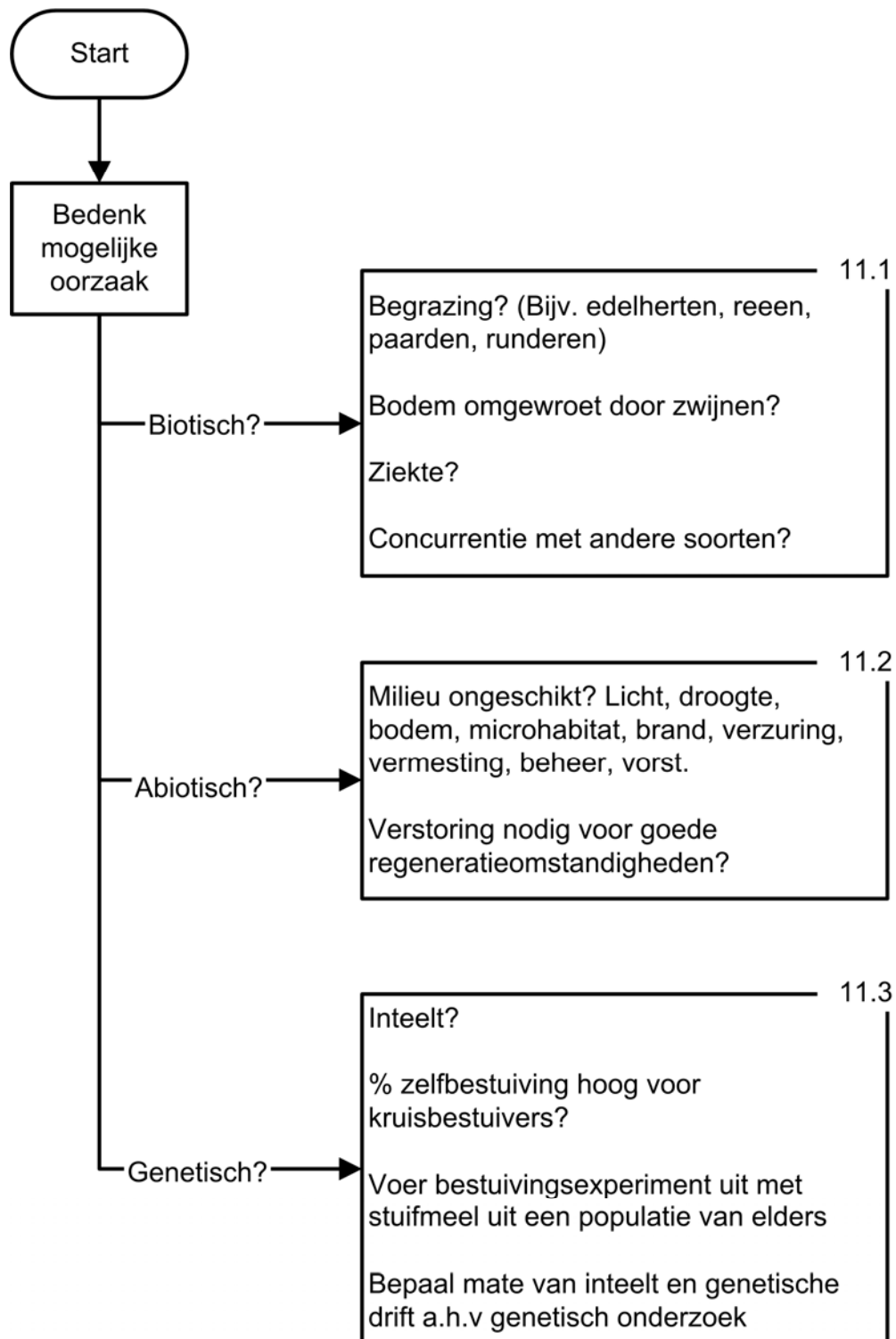


Figuur 10 Probleemanalyse bij onvoldoende kieming.

Onvoldoende kieming

- [10.1] Wanneer onvoldoende kieming wordt waargenomen kan zaadpredatie (op de bodem) een oorzaak zijn. Aangetoond is dat versnippering van bossen muizenpopulaties kan bevoordelen met als gevolg dat door zaadpredatie de kieming en verjonging afneemt en uiteindelijk tot lokale uitsterving van een soort kan leiden. Is zaadpredatie toegenomen omdat de vegetatie is weggenomen of omdat zaden op de grond blijven liggen i.p.v. begraven worden en hierdoor zaden duidelijker zichtbaar zijn?
- [10.2] De kieming is veelal afhankelijk van specifieke milieucondities en vooral bij kleine populaties of (bos) restanten doet zich de vraag voor of die specifieke condities er nog wel zijn in alle populaties. Abiotische factoren die van invloed zijn op de kieming van zaden zijn bijvoorbeeld licht, droogte, bodemcondities (humusprofiel, strooisellaag, strooiseltype, vruchtbaarheid), microhabitat (rottend hout, reliëf), brand, verzuring, vermesting, beheer, vorst. Het humusprofiel bepaalt of minerale bodem beschikbaar is voor vestiging, die is vooral van belang voor soorten met een persistente zaadbank (Bijlsma, 2002). Bij soorten met een langlevende zaadbank is veelal een 'verstoring' nodig of een koudeshock om de kiemrust te doorbreken. Door de condities in het veld aan te passen kan mogelijk de oorzaak van slechte kieming achterhaald worden. Gedacht kan worden aan: spelen met lichthoeveelheid door open plekken te creëren, bodemcondities veranderen door strooisellaag te verwijderen of een andere bodemlaag aanbieden, vochtigheidscondities veranderen door water te geven in kleine plotjes of ontwatering op te heffen. Wanneer waarnemingen in het veld geen uitkomst bieden kan eventueel een kiemexperiment uitgevoerd worden om te achterhalen of slechte kieming aan het milieu ligt of niet (zie bijlage 1 voor kiemexperiment).
- [10.3] Slechte kieming kan veroorzaakt worden door inteelt. In het veld is moeilijk te zien of er sprake is van inteelt. Het beste kan dit worden uitgezocht in bestuivingproeven in de kas of in het veld (zie bijlage 2 voor bestuivingexperiment). Bij een bestuiving in het veld moet men zich er van bewust zijn dat dit een vorm van herintroductie betreft, aangezien nieuwe genotypen in de populatie geïntroduceerd worden. De genetische samenstelling van de populatie verandert en dit kan negatieve gevolgen hebben (uitteeltdepressie). De mate van inteelt of genetische drift kan ook worden vastgesteld met behulp van moleculaire merkers. Als de soort een kortlevende zaadbank heeft kan een slecht jaar meteen voor populatie fluctuaties zorgen. De zaadvitaliteit is dus ook van belang.

Onvoldoende groei/overleving



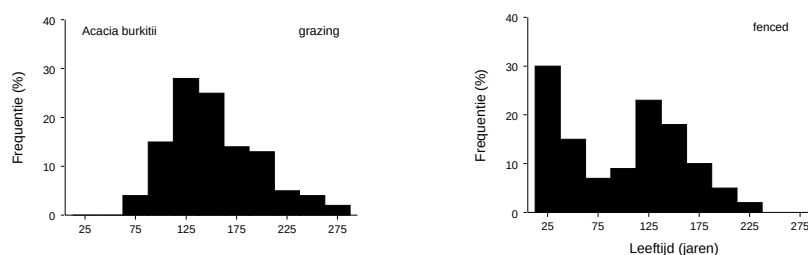
Figuur 11 Probleemanalyse bij onvoldoende groei en overleving.

Onvoldoende groei/overleving

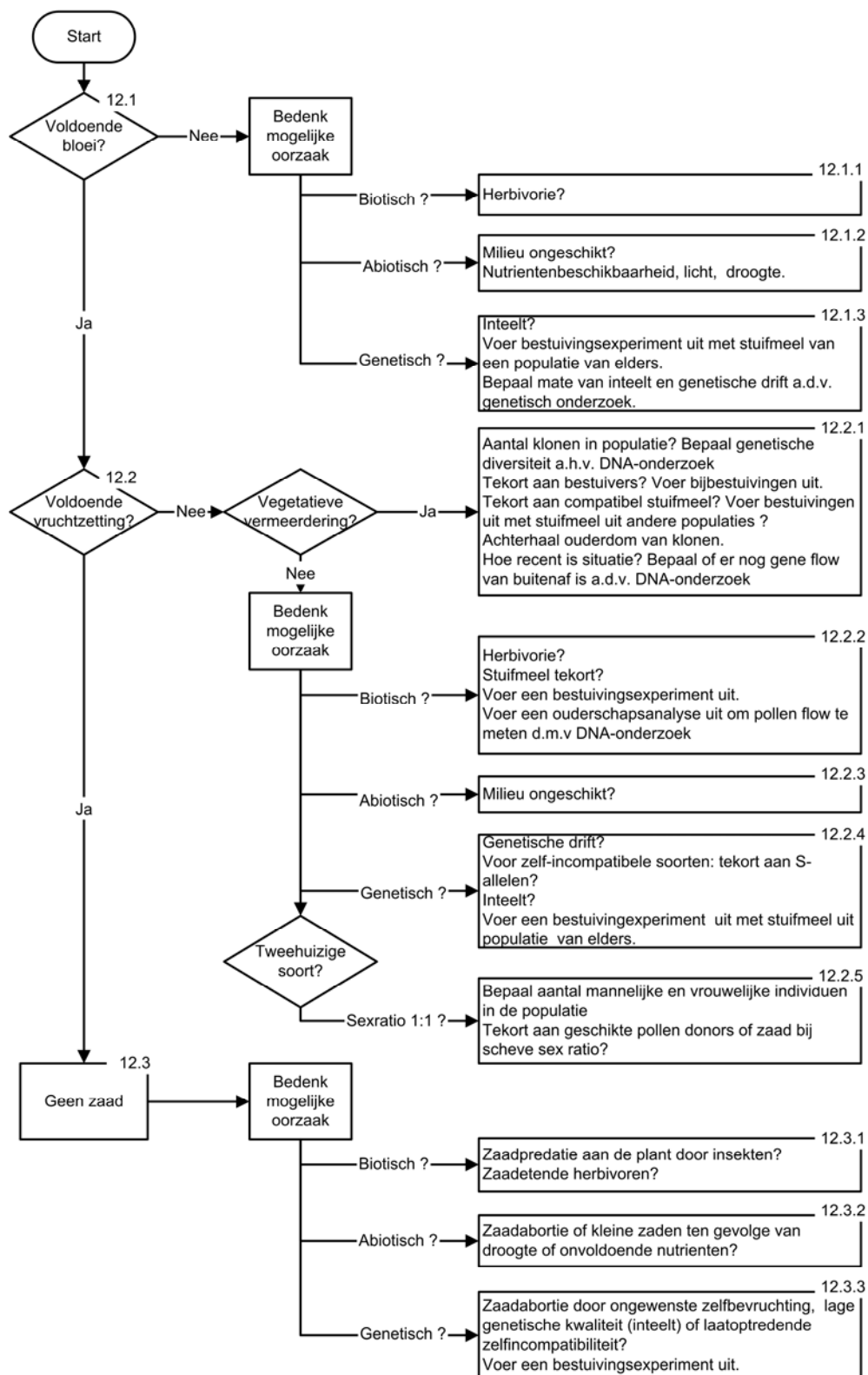
- [11.1] Onvoldoende verjonging kan veroorzaakt worden door begrazing (bijvoorbeeld grote grazers als reeën, edelherten, paarden, runderen). Begrazing kan sterk toenemen aan de randen van populaties als gevolg van versnippering en kleiner worden. Voor eik bijvoorbeeld is begrazing door wild een belangrijke oorzaak van slechte verjonging. Andere oorzaken kunnen zijn wroeten door zwijnen, ziekte of concurrentie met andere soorten.
- [11.2] De nutriëntenstatus en lichthoeveelheid zijn belangrijke abiotische factoren die invloed hebben op de verjonging, overleving en groei. Daarnaast kunnen genoemd worden: droogte, bodemcondities (humusprofiel, strooisellaag, strooiseltype, vruchtbaarheid), microhabitat (rottend hout, reliëf), brand, verzuring, vermessing, beheer, vorst. Zo kan bijvoorbeeld verandering in beheer met als gevolg een betere concurrentie van andere soorten en afname van de lichthoeveelheid in de onderlaag doorwerken op de natuurlijke regeneratie van een soort.
- [11.3] Wordt slechte verjonging, groei en overleving veroorzaakt door inteelt? In het veld is dit moeilijk te zien. Belangrijk is te weten wat het percentage zelfbestuiving is bij kruisbevruchters. In bestuivingproeven in de kas of in het veld kan worden uitgezocht of er verschil is in overleving en groei van de zaailingen (zie bijlage 2 voor bestuivingexperiment). De mate van inteelt of genetische drift kan ook worden vastgesteld met behulp van moleculaire markers

Kader 4. Begrazing

In dit voorbeeld van *Acacia burkitii* is goed te zien wat het effect van begrazing is. In een natuurterrein is 50 jaar geleden een deel van het reservaat van een afrastering voorzien, waardoor er geen begrazing door ondermeer schapen kon plaatsvinden. Gevolg is dat er weer een cohort juvenielen een kans kreeg. In de begraasde populatie krijgt verjonging geen kans en vindt veroudering plaats. Uit Begon et al. (2005).



Onvoldoende zaadzetting



Figuur 12 Probleemanalyse bij onvoldoende zaadzetting.

Onvoldoende zaadzetting

[12.1] Onvoldoende bloei

Is er verminderde bloei in de populatie? Dit kan o.a. blijken uit het aantal bloeiende planten, het aantal bloemen of bloeistengels per plant, kleinere bloemen dan elders.

[12.1.1] Is er sprake van herbivorie?

[12.1.2] Groei en overleving zijn belangrijke drempelkenmerken om in bloei te komen. Verschillende milieufactoren kunnen de groei en overleving en daarmee ook de bloei beïnvloeden zoals nutriëntentekort, droogte, licht.

[12.1.3] Als er verschillen worden waargenomen in bloemgrootte of aantal bloemen/bloeiwijze per plant, terwijl dit niet gerelateerd is aan de plantgrootte kan dat een aanwijzing zijn voor inteeltdepressie. Inteeltdepressie kan zich namelijk ook later in de levenscyclus bijv. tijdens de bloeifase uiten.

In het veld is moeilijk te zien of er sprake is van inteelt. Dit moet experimenteel worden uitgezocht. Aan de hand van bestuivingproeven in de kas of in het veld kan duidelijk worden of er verschil in fitness is tussen nakomelingen (zie bijlage 2 voor bestuivingexperiment).

De mate van inteelt of genetische drift kan ook worden vastgesteld met behulp van moleculaire merkers.

[12.2] Onvoldoende vruchtzetting

Is er sprake van vegetatieve vermeerdering?

Blijkt in het veld dat de populatie geen bessen meer draagt, maar dat het aantal individuen wel toeneemt door bijvoorbeeld wortelstokken, afleggers e.d.?

Veel plantensoorten kunnen zich zowel sexueel (via zaad) als vegetatief voortplanten (ongeveer 48% voor Duitse flora, Klotz et al., 2002). Als blijkt dat de populatie zich niet meer voortplant via zaad, maar zich nog uitsluitend klonaal voortplant, dan is er een probleem.

Door kruising ontstaan steeds weer nieuwe genotypen. In een populatie die zich uitsluitend vegetatief voortplant gebeurt dit niet en kunnen uiteindelijk 1 of slechts enkele genotypen (klonen) overblijven. Genetisch gezien is een dergelijke populatie dus erg klein geworden. Deze klonale populaties zijn kwetsbaarder doordat ze gevoeliger zijn voor ziekten e.d. en kunnen zich op lange termijn minder goed aanpassen aan een veranderende omgeving.

[12.2.1] Om de oorzaken van steriliteit in een klonaal vermeerderende populatie te achterhalen kan het volgende gedaan worden:

- Bepaal of er geen tekort is aan bestuivers. Kan de populatie nog wel bereikt worden door voldoende bestuivers? Door visuele waarnemingen kan het aantal bestuivers en de bestuiverssamenstelling in een populatie bepaald worden. Inzicht in de effectiviteit van de bestuivers wordt hier

niet mee verkregen. Voer eventueel bijbestuivingen uit (zie bijlage 2 zaadzetting).

- Bepaal of er geen tekort is aan compatibel stuifmeel. Een populatie kan lokaal gefixeerd raken voor 1 of enkele genotypen, die niet onderling kruisbaar zijn. Door stuifmeel op te brengen uit andere populaties kan deze steriliteit mogelijk opgeheven worden. Voer eventueel een bestuivingsexperiment uit en vergelijk de vruchtzetting/zaadzetting van binnen-populatie kruisingen met die van tussen-populatie kruisingen (zie bijlage 2 zaadzetting).
- Bepaal of een populatie lokaal gefixeerd is geraakt voor 1 of enkele genotypen (klonen) of dat er veel genotypen aanwezig zijn. Dit kan uitgevoerd worden dmv DNA onderzoek.
- Probeer de ouderdom van de klonen te achterhalen. In zeer oude klonen kunnen letale mutaties accumuleren, die ook steriliteit kunnen veroorzaken. Wanneer zowel opbrengen van stuifmeel uit eigen populatie als uit een andere populatie niet leidt tot een verhoogde vrucht- of zaadzetting dan kan de ouderdom mogelijk een rol spelen.
- Probeer te achterhalen hoe recent deze situatie ontstaan is en of er nog input van nieuwe genotypen plaatsvindt? Met DNA-onderzoek (ouderschapsanalyses) kan achterhaald worden of er nog pollen flow van buitenaf is (tenminste als er nog beperkte besvorming plaatsvindt) of kunnen verwantschapsrelaties tussen genotypen bepaald worden.

Het is belangrijk te weten hoe de soort zich voortplant. Het voortplantingssysteem bepaalt in hoeverre een plant afhankelijk is van bestuivingsvectoren voor vrucht- en zaadzetting. Volledige kruisbestuivers zoals zelf-incompatibele en eenslachtige soorten hebben eerder problemen dan zelfbevruchters. Bij deze laatste is gebrek aan bestuiving minder vaak een probleem. Voer eventueel bestuivingen uit om manier van voortplanten vast te stellen (zie bijlage 2 zaadzetting).

[12.2.2] Is er sprake van herbivorie?

Is er sprake van stuifmeel tekort?

Voor zelfbestuivende soorten is dit geen probleem. Een individu heeft daar genoeg aan zichzelf. Er zal niet snel sprake zijn van een stuifmeel tekort. Voor kruisbestuivende soorten is het van belang dat er voldoende andere niet verwante individuen zijn.

Mogelijke oorzaken kunnen zijn:

- Gebrek aan bestuivers. Aantrekkelijkheid voor bestuivers is afgenomen. Populaties van insect/dier bestoven kruisbestuivers kunnen te klein of te geïsoleerd zijn om bestuiversgemeenschappen te behouden en om nog een diversiteit aan bestuivers aan te trekken. Maar ook door een veranderd gedrag of vliegpatroon van de bestuivers kan de bestuiving afnemen. De plantdichtheid kan te laag zijn, waardoor de afstanden te groot zijn voor de bestuivers. Activiteit van bestuivers kan zijn afgenomen. Om te achterhalen of een gebrek aan bestuivers het probleem is kan het aantal insecten dat de bloemen bezoekt en de

soortensamenstelling gemonitord worden en vergeleken worden met een referentiepopulatie.

- Bij windbestoven kruisbestuivers kan stuifmeel niet bereikt worden door bijvoorbeeld ongunstige weersomstandigheden of doordat de populatie dichtheid te laag is.
- Tekort aan compatibel stuifmeel door een tekort aan geschikte paringspartners. Dit kan veroorzaakt worden door verschil in bloemkarakteristieken, zoals heterostylie. Bij soorten met heterostylie kan in kleine populaties door toeval de 1:1 verhouding van de twee morfologische typen afwijken, terwijl dit gemiddeld over de populaties wel 1:1 is.
- Asynchrone bloei (dit kan bij zelf-incompatibele soorten spelen).

Bestuivingsproblemen leiden in de meeste gevallen tot een verminderde zaadzetting. Een beheerder kan via een vergelijking van zaadproductie tussen populaties dus al een hint krijgen of er iets aan de hand is. Dat is niet zaligmakend, omdat ook milieuverschillen (nutriënten) van invloed zijn op de zaadzetting en deze tussen de populaties kunnen verschillen. Het uitvoeren van een bestuivingsexperiment kan dan nader inzicht verschaffen (zie bijlage 2 zaadzetting).

In een ouderschapsanalyse m.b.v. moleculaire merkers kan de gerealiseerde pollen flow en de pollenafstanden gemeten worden.

Kader 5. Heterostylie

In *Primula* soorten komt bijvoorbeeld distylie voor. De twee verschillende morfologische typen horen evenredig in de populatie vertegenwoordigd te zijn. In een kleine populatie kan deze verhouding scheef raken wat leidt tot een tekort aan compatibel stuifmeel. Dit kan vervolgens weer bij dragen aan een verminderde vruchtzetting. Kleine populaties van *Primula* laten een grote variatie zien in mate van vruchtzetting tussen de planten.

[12.2.3] Is het milieu ongeschikt voor vruchtzetting? Denk aan droogte, nutriëntentekort.

[12.2.4] Is er sprake van genetische drift?

Is er een tekort aan S-allelen?

Ook al is er voldoende stuifmeel, dan hoeft dit nog niet te leiden tot een geslaagde bevruchting. Vooral bij een geringe genetische variatie in de populatie kunnen fysiologische interactie mechanismen (incompatibiliteit) tussen stuifmeel en stijl alsnog een bevruchting verhinderen. Te kort aan S-allelen in de populatie kan ontstaan door genetische drift.

Zelfincompatibele planten in kleine populaties kunnen last hebben van problemen met het vinden van een paringspartner, wanneer de diversiteit

aan S-allelen afneemt, wat leidt tot stuifmeeltekort en daarmee verminderde zaadzetting.

Voor zelf-compatibele soorten speelt genetische drift minder, hier zal de zaadproductie niet afnemen, maar zal het effect pas te zien zijn aan de fitness van de nakomelingen als gevolg van inteelt.

Is er sprake van inteelt?

Als de soort een facultatieve (kan kiezen) kruisbestuiver is zal de kans op paring tussen verwante individuen of een verhoogde zelfbestuiving toenemen. Dit vergroot de kans op inteeltdepressie.

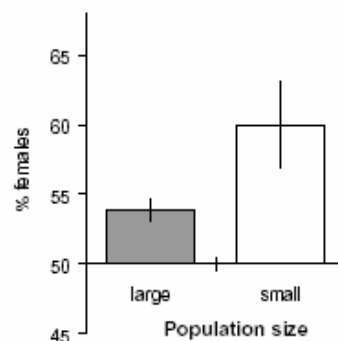
Of er sprake is van genetische drift of inteelt is moeilijk waar te nemen in het veld. Het uitvoeren van bestuivingsexperimenten met stuifmeel van planten uit andere populaties kan wel inzicht geven of bovenstaande speelt (zie bijlage 2 zaadzetting). Of gebrek aan S-allelen speelt kan ook achterhaald worden door introductie van individuen met verschillende compatibiliteitstypen (dit is een vorm van herintroductie). Soms wordt dit sterk afgeraden omdat daar het gevaar van uitteelt schuilt in de hieruit voortkomende zaailingen als de ouderplanten sterk aangepast zijn aan het lokale milieu.

Bij tweehuizige soorten zijn er mannelijke en vrouwelijke individuen (bijv. bij populier en wilg). Ongeveer 6% van alle bloeiende planten is tweehuizig. In bijlage 3 kan worden opgezocht welke bossoorten tweehuizig zijn.

[12.2.5] Als de soort tweehuizig is bepaal dan op basis van tenminste 30 volwassen individuen of er een scheve sex-ratio (geen gelijke aantallen mannetjes en vrouwtjes) is in de populatie. Een consequentie van tweehuizigheid is dat slechts de vrouwelijke individuen in de populatie zaad produceren. Een scheve sex-ratio kan aanleiding geven tot stuifmeel- of zaadtekort en is van invloed op de effectieve populatieomvang (N_e , zie hoofdstuk 2). Dit kan leiden tot genetische problemen.

Kader 6. Tweehuizigheid

Taxus baccata is een tweehuizige conifeersoort. In een Zwitserse studie naar deze soort is gebleken dat het aantal vrouwelijke individuen beduidend hoger was in de kleine populaties dan in de grote populaties. Uit Hilfiker et al. (2004).



[12.3] Geen zaad

Wanneer wel vruchtzetting plaats vindt maar geen zaad te zien is kunnen er biotische oorzaken zijn of kan zaad(embryo) abortie opgetreden zijn. Door waarnemingen te doen in het veld kan inzicht in verminderde zaadzetting duidelijk worden (zie bijlage 2 zaadzetting). Aanwijzingen voor het optreden van embryo abortie komen uit bestuivingsexperimenten bij gedeeltelijk zelfbestuivende soorten: stuifmeel mengsels van eigen en vreemd pollen in verschillende verhoudingen worden aangebracht op de stijlen van de doelplant. Vervolgens wordt gekeken of de verhouding in het stuifmeel ook wordt teruggevonden in de zaden. Vaak blijkt er dan selectie tegen het eigen stuifmeel te hebben plaatsgevonden, dit ten gunste van het vreemde stuifmeel. Ook is bij naaldbomen (o.a. *Pinus sylvestris*) bekend dat na zelfbestuiving meer dan 90% van de embryo's zich niet ontwikkeld tot vitaal zaad.

[12.3.1] Is er zaadpredatie aan de plant door insecten? Zijn er zaadetende herbivoren?

[12.3.2] Is er zaadabortie opgetreden of zijn de zaden klein ten gevolge van droogte of nutriëntentekort?

[12.3.3] Is er sprake van ongewenste zelfbevruchting?

Door zelfbevruchting kan het aantal zaden per vrucht lager zijn dan bij kruisbevruchting. Dit kan veroorzaakt worden door postzygotische abortie. Toename van geitonogamie (uitwisseling van pollen tussen bloemen van dezelfde plant) kan ook spelen in kleine populaties. In beide gevallen zie je dat het aantal zaden per vrucht of het aantal zaden per plant lager is.

Is er sprake van zaadabortie door laatoptredende zelf-incompatibiliteit?

Is er sprake van zaadabortie door te lage genetische kwaliteit veroorzaakt door inteelt?

Zaadabortie veroorzaakt door een genetische oorzaak is moeilijk in het veld te zien en kan eventueel worden achterhaald door een bestuivingsexperiment uit te voeren (zie bijlage 2 zaadzetting).

4 Bossoorten

Het in dit rapport beschreven project was in eerste instantie specifiek gericht op bossoorten. Gedurende het project werd allengs duidelijk dat de gesignaleerde problemen niet tot bossoorten beperkt bleven. In hoofdstuk 2 is een tabel gepresenteerd waarin ecologisch belangrijke eigenschappen gerelateerd werden aan de (genetische) populatie structuur. Op basis daarvan kan al worden in geschat of een soort problemen kan verwachten of niet. Wanneer van alle soorten van Nederland deze basale ecologische informatie beschikbaar zou zijn in de vorm van een database, dan zou een goed overzicht kunnen worden verkregen van groepen van soorten die een vergelijkbare set van eigenschappen hebben, en daarmee op een zelfde manier met bijv. het probleem van versnippering omgaan. Zo zou het belang van de EHS voor een groep van soorten beter kunnen worden in geschat als informatie over het preferente dispersietype beschikbaar is. Er wordt momenteel gewerkt aan een Nederlandse database met dit soort relevante informatie (W. Ozinga, mondelinge mededeling; Ozinga 2005). Op basis van deze database zou het dan mogelijk zijn preferentie spectra van bepaalde soortgroepen te verkrijgen (zie bijv. Ozinga 2004).

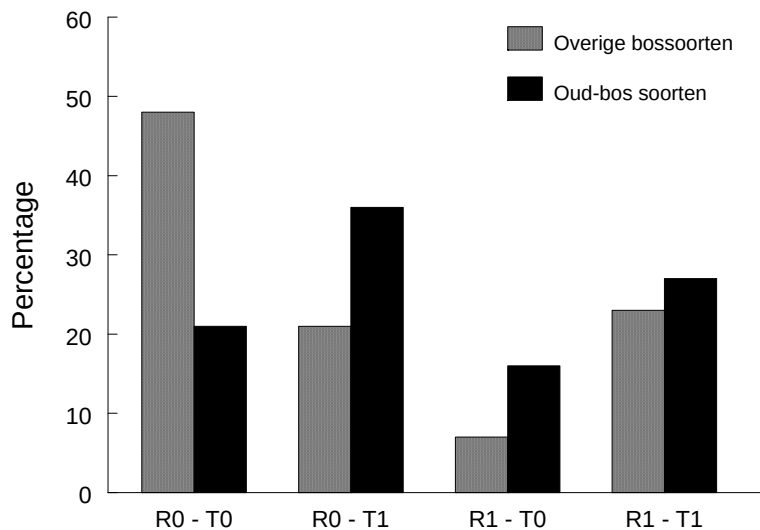
4.1 Ecologische kenmerken van bossoorten en oud-bossoorten

Op basis van Hermy et al. (1999) en Bijlsma (2002) is een lijst opgesteld van Nederlandse plantensoorten die voornamelijk voorkomen in oude bosrelicten. Deze planten worden aangeduid als 'oud-bos soorten' (Hermy et al., 1999) of 'bosrelict indicatoren' (Bijlsma 2002). In totaal gaat het om 93 oud-bossoorten en 230 bosplanten die geen voorkeur vertonen voor bosrelicten (Bijlage 3). Deze twee soortgroepen zijn vergeleken voor enkele functionele kenmerken op basis van deze voorlopige data base (IRIS; W. Ozinga mondelinge mededeling).

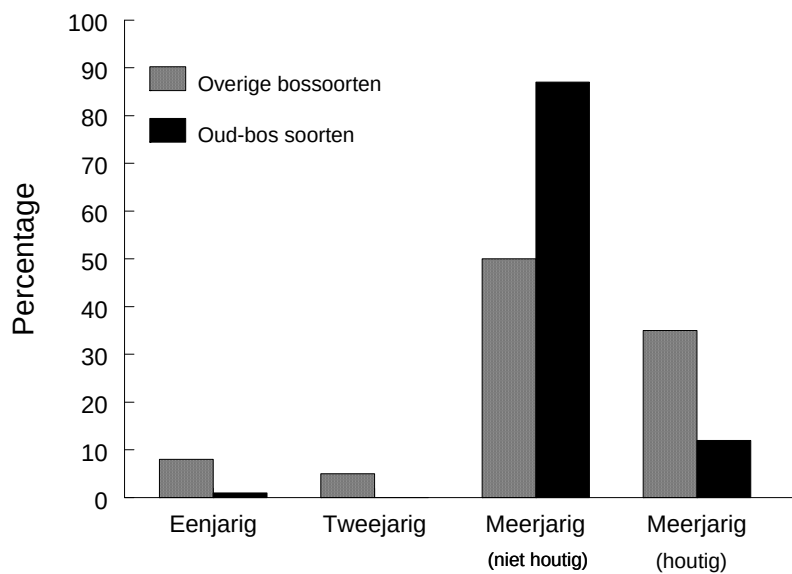
Oud-bos soorten worden als groep gekenmerkt door:

- Meer klonale uitbreiding (figuur 13)
- Zijn relatief meer plaatsgebonden. Ze staan langer op een plek (figuur 14)
- Een lagere dispersie capaciteit (figuur 15)
- Relatief zware zaden
- Kortlevende zaadbank

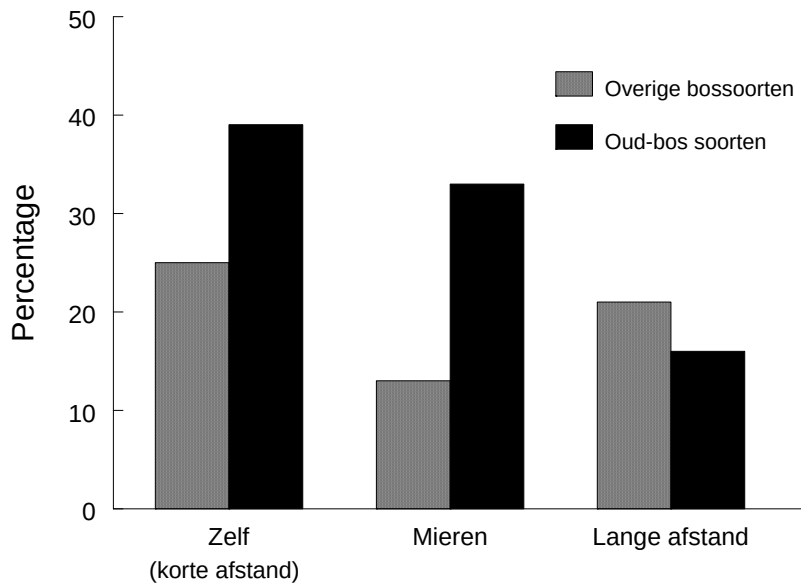
Op basis van deze gegevens is de verwachting dat dispersie de kritieke fase zal zijn in het handhaven van kleine restanten van deze populaties. De soorten hebben relatief zware zaden die ook nog over korte afstanden verspreid worden. Ze hebben ook klonale voortplanting, daardoor houden ze het nog wel een tijdje vol als zich een keer een dispersie mogelijkheid heeft voorgedaan. De meeste genetische diversiteit zal zich tussen populaties bevinden en niet binnen populaties (zie tabel 1). Of de EHS voor deze soorten van belang kan zijn is twijfelachtig.



Figuur 13 Klonale groei, vergelijking van oud-bos soorten met niet aan oude boslandschappen gebonden soorten. R – ruimtelijke uitbreiding (0: ≤ 10 cm; 1: > 10 cm); T – levensduur van de moeder-dochter verbinding (0: ≤ 1 jaar; 1: > 1 jaar). Ontleend aan Ozvinga et al. (2005). Percentage (y-as) is de fractie van planten binnen de specifieke groep met deze combinatie van eigenschappen.



Figuur 14 Leefstijd: vergelijking van oud-bos soorten met niet aan oude boslandschappen gebonden soorten. Percentage (y-as) is de fractie van planten binnen de specifieke groep met deze combinatie van eigenschappen.



Figuur 15 Dispersie: vergelijking van oud-bos soorten met niet aan oude boslandschappen gebonden soorten (gemodificeerd naar Ozinga 2006). Percentage (y-as) is de fractie van planten binnen de specifieke groep met deze combinatie van eigenschappen. Indeling volgens Ozinga et al. (2004). De groep lange afstand vectoren omvat wind, water, vogels en zoogdieren.

4.2 Jeneverbes: een voorbeeld uit de praktijk

Jeneverbes, *Juniperis communis* L., is een pioniersoort die in Nederland kenmerkend is voor drogere heidevelden en stuifzanden. Op beperktere schaal is of was de soort ook karakteristiek voor kalkgraslanden, kustduinen en rivierduinen. De soort kent een ingewikkelde en langdurige reproductie, waarbij pas drie jaar na bestuiving rijpe bessen ontstaan. Voordat deze kunnen kiemen hebben ze een warmte en koude stratificatie nodig. Dit maakt ze (micro)klimaat afhankelijk. Tevens is de soort tweehuizig. Gegevens over de verbreiding voor en na 1950 laten zien dat de soort in Nederland sterk is afgenomen. Ontginning van heide, aanleg van bossen op stuifzanden en brand zijn de voornaamste oorzaken van achteruitgang. Modelmatige berekeningen van de historische verspreiding rond 1900 laten zien dat de feitelijke achteruitgang vermoedelijk nog veel groter is geweest (Knol en Nijhof, 2004).

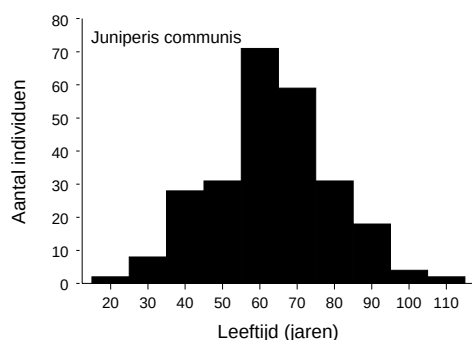


Figuur 16 Jeneverbes (Otterloosche Bos/Oud Reemster Zand) (Foto: H.P. Koelewijn).

Een analyse van de processen die spelen bij de achteruitgang van Jeneverbes laat zien dat zich op verschillende schaal niveaus problemen kunnen voordoen (Knol en Nijhof, 2004):

- Op landelijk/regionale schaal raken populaties van Jeneverbes steeds meer geïsoleerd. Door ontginning van heide en toenemende bebossing neemt het geschikte habitat af en wordt fragmentatie in de hand gewerkt. Genetische uitwisseling tussen populaties via zaden en stuifmeel wordt hierdoor geminimaliseerd. Dit vergroot de kans op een verlies aan genetische variatie en een toename van inteelt.
- Op populatie niveau blijkt dat er binnen de Nederlandse Jeneverbes populatie nauwelijks nog van verjonging sprake is. Hierdoor treedt er vergrijzing van de populaties op (figuur 16). Een van de oorzaken van het ontbreken van verjonging is het ontbreken van voldoende kiemkrachtig zaad. Dit hangt waarschijnlijk samen met de ouderdom van de bomen: het is bekend dat de fertiliteit afneemt met de leeftijd. Daarnaast stelt Jeneverbes speciale eisen aan zijn kiemmilieu. Het ontbreken van voldoende dynamiek in het milieu, gecombineerd met specifieke warmte en koude stratificatie eisen wordt ook als één van de oorzaken genoemd.
- Vervolgens blijkt op microschaal dat ook de geslachtsverdeling niet altijd één op één is en dat ruimtelijk gezien de mannetjes en vrouwtjes niet random door elkaar staan (Knol, mond. med.).

De achteruitgang van de Jeneverbes in Nederland zou daarom door een complex van factoren veroorzaakt worden. Voor een goed beheer is het daarom noodzakelijk eerst experimenteel onderzoek naar de reproductie en kiemingsecologie van de Jeneverbes uit te voeren omdat het ontbreken van verjonging momenteel het grootste struikelblok is voor het opbouwen van een vitale populatie (Knol en Nijhof, 2004). Door het ontbreken van deze kennis kan het beheer hier niet op inspelen.



Figuur 17 Populatie structuur van Jeneverbes (ontleend aan Knol en Nijhof, 2004).

Uitgaande van figuur 6 en 7 laat de Jeneverbes problemen zien op het vlak van zaadontwikkeling (niet voldoende fertiele zaden), vestiging (specifieke eisen aan het kiem milieu), overleving en groei (vergrijsde populaties) en verspreiding van stuifmeel en zaden (gefragmenteerde populaties; ruimtelijke verdeling van mannetjes en vrouwtjes). Kortom: op alle voor een plantenpopulatie vitale processen gelden momenteel voor de Jeneverbes beperkingen.

Toepassing van het schema uit paragraaf 3.4 (figuur 9-12) leert het volgende:

- Rondlopend in het veld blijkt er een tekort aan juveniele bomen, de populatie bestaat voornamelijk uit oude bomen. Dat betekent dat er of iets fout is met de zaad productie, of met de kieming en vestiging. Omdat de bomen in het veld wel zaden vormen, ligt het voor de hand het eerst naar kieming te kijken en dat als startpunt van de probleem analyse te nemen (figuur 9).
- Op basis van figuur 10 ligt het voor de hand eerst onderzoek te doen naar abiotische milieu factoren die op de kieming van invloed zouden kunnen zijn. Mocht blijken dat een vitale referentie populatie wel kiemt, maar de bestudeerde populatie niet, dan kan aan of een genetisch/bestuiwings aspect worden gedacht of aan zaadkwaliteit.
- Mocht er experimenteel wel kieming optreden, dan komt de groei en overleving aan de orde (figuur 11) zoniet dan is er mogelijk een probleem met de zaden (figuur 12).
- Op basis van figuur 12 kunnen bij de Nederlandse Jeneverbes populaties zich de volgende problemen voordoen:
 - Stuifmeel tekort: is er synchronisatie in bloei tussen mannetjes en vrouwtjes in de populatie? Is de sex-ratio in evenwicht, i.e. zijn er voldoende zaad/pollen donoren?

- Is er voldoende zaad productie en zo ja zijn deze zaden van voldoende kwaliteit?
- Is er voldoende uitwisseling van genetisch materiaal tussen de verschillende populaties?

Voor een gericht beheer van de Jeneverbes zal er dus eerst goed gekeken moeten worden naar 1) zaadkwaliteit en kwantiteit; en 2) kiemingsmogelijkheden. De andere factoren kunnen ook van belang zijn, maar zijn eerder een gevolg van het niet goed functioneren van de populatie op het zaadontwikkelings- en kiemingsniveau (figuur 6).

5 Conclusie

5.1 Vuistregels voor het inschatten van kwetsbaarheid

Voorgaande probleemanalyse is moeilijk te integreren tot een aantal praktische richtlijnen ten aanzien van het signaleren van problemen bij kleine, kwetsbare populaties. Richtlijnen kunnen eigenlijk alleen gegeven worden per soort of soortgroep, immers iedere soort stelt andere eisen aan de omgeving en heeft andere levensgeschiedenissenmerken. In deze paragraaf wordt getracht toch een aantal aandachtspunten te noemen die kunnen dienen als een waarschuwing wanneer een populatie in de gevarenzone zit en wanneer actie gewenst is:

- *het aantal individuen.* De effectieve populatie omvang is een belangrijke graadmeter om vast te stellen of de populatie in gevaar is. Omdat dit moeilijk in te schatten is voor een populatie kan als alternatief het aantal volwassen of bloeiende (zich voortplantende) individuen worden geteld. *Als vuistregel geldt dat als het aantal volwassen individuen in de populatie onder de kritieke waarde van 50 of het aantal bloeiende individuen onder 30 komt de populatie bedreigd is* (FAO, 2002). Hierbij moet een kanttekening geplaatst worden aangezien voor een groot aantal soorten, waaronder zeldzame of verspreid voorkomende boom- en struiksoorten het hoe dan ook lastig zal zijn populaties tegen te komen die aan dit criterium voldoen.
- *de leeftijdsopbouw van de populatie.* Wanneer er verschillen zijn in de leeftijdsklasse verdeling tussen een referentiepopulatie en de doelpopulatie (bijvoorbeeld afwezigheid van bepaalde leeftijdsklassen) kan dit een aanwijzing zijn dat er een probleem is. *Als vuistregel geldt dat in een gezonde populatie het aantal individuen in de jongere leeftijdsklassen meestal vele malen hoger ligt dan het aantal individuen in de oudere leeftijdsklassen.*
- *Migratie tussen populaties.* Te weinig migratie (via stuifmeel- en zaadverspreiding) tussen populaties is een belangrijke aanwijzing dat een populatie in gevaar kan zijn. *Als vuistregel geldt dat wanneer de fysieke isolatie met de helft toeneemt of de stuifmeel- en zaadverspreiding met de helft afneemt de populatie mogelijk in gevaar kan komen.* Welke migratieafstanden gewoonlijk voorkomen is afhankelijk van een aantal factoren, zoals soort, structuur landschap, voortplantingsmechanisme, dispersievector, bestuivingsvector. Voor stuifmeelverspreiding bij zelfbestuivende soorten is de afstand geen probleem. Voor veel bosplanten, die worden bestoven door insecten (hommels, bijen), zijn de afstanden die stuifmeel kan afleggen beperkt en afhankelijk van het foerageergedrag van de insecten. Bij windbestuivende bomen (zoals eik, wilg) kan het stuifmeel vele kilometers afleggen. Dit zelfde geldt voor zaadverspreiding. Over het algemeen kunnen zaden die door de wind of water verspreid worden, bijvoorbeeld bij bomen (Wilg, Populier) enkele kilometers afleggen. Daarentegen wordt het meeste zaad bij soorten zonder dispersievector veelal op korte afstand verspreidt (bijvoorbeeld Douglas, eik, beuk ± 50 m.). Bij

soorten waarvan het zaad door grote zoogdieren en vogels verspreid wordt, worden meestal afstanden van enkele honderden meters afgelegd.

- *Sexopbouw bij tweekuizigen.* De verhouding tussen mannelijke en vrouwelijke individuen kan het beste gemeten worden aan tenminste 30 reproducerende individuen en vergeleken worden met die in een referentiepopulatie. *Als vuistregel geldt dat een verschuiving van de sex-ratio in de doelpopulatie van meer dan 50% ten opzichte van die in de referentiepopulatie dit de populatie in gevaar kan brengen.*
- *Genetische diversiteit.* De genetische diversiteit in een populatie kan gemeten worden aan de hand van genetische parameters, zoals het aantal polymorfe loci, het aantal allelen, heterozygositeit. *Als vuistregel geldt dat wanneer de genetische diversiteit in de doelpopulatie meer dan 25% lager is dan in de referentiepopulatie, de populatie mogelijk in gevaar kan komen.*

Vooraf wanneer er in een populatie sprake is van een combinatie van bovenstaande factoren, is actie gewenst.

Inzicht in de variatie in levensgeschiedenissenmerken van bossoorten kan een bosbeheerder helpen in te schatten welke soorten of soortgroepen extra kwetsbaar zijn. In het voorafgaande hoofdstuk is hier een aanzet toe gegeven voor de groep oud-bossoorten. Voor deze groep zijn het vooral de risicokenmerken ‘manier van voortplanten’ en ‘dispersievermogen’ waarmee de beheerder rekening moet houden. Een grote groep oud-bossoorten vermeerderd zich via wortelstokken en afleggers. Beheerders zouden hierop bedacht moeten zijn, ook al komen deze soorten wijdverspreid en veel voor in het bos. Deze soorten compenseren mogelijk met vegetatieve vermeerdering voor het gebrek aan bevruchting. Mogelijk is deze vegetatieve vermeerdering een noodsprong die van invloed is op de lange termijn overleving van de populatie. In het beheer kan hier op ingespeeld worden door te zorgen dat er voldoende dynamiek is, waardoor condities voor bloei en zaadkieming gecreëerd wordt.

Uit nader onderzoek moet duidelijk worden of het uitblijven van sexuele voortplanting (zaadzetting) bij deze soorten gerelateerd is aan de diversiteit in een populatie (aantal individuen/klonen), het beheersysteem of mate van versnippering van het bos.

Daarnaast hebben oud-bossoorten veelal geen aanpassing voor lange-afstandsdispersie en zijn meer plaatsgebonden. De kans is klein dat deze groep soorten in staat is nieuwe bossen te koloniseren. Dit betekent dat bij verlies van oude bosrelicten populaties verloren gaan, die niet vervangen kunnen worden d.m.v. kolonisatie van nieuwe bossen elders.

5.2 Opties voor beheersmaatregelen

Op grond van de informatie in hoofdstuk 3 kan de beheerder een redelijk beeld krijgen van de factoren die ten grondslag liggen aan de achteruitgang van een populatie. De vraag die nu rest is: ‘welke maatregelen kunnen genomen worden om een lokale populatie weer levensvatbaar te maken?’.

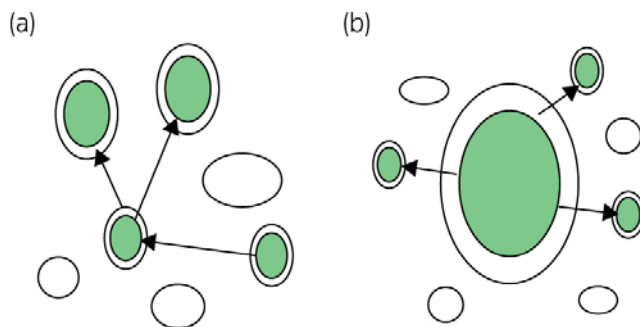
De noodzaak en mogelijkheden voor concrete beheersmaatregelen om negatieve gevolgen van een te kleine populatieomvang tegen te gaan zijn afhankelijk van een aantal factoren, zoals de soort, het belang van die soort (zeldzaamheid, economisch, ecologisch, bosbouwkundig) en de situatie ter plekke, maar ook van de verantwoordelijkheid, het beleid en de financiële middelen van de beherende organisatie. Van belang is te weten op welk niveau de verantwoordelijkheid ligt voor bepaalde soorten of (sub)populaties. Ligt deze op landelijk of regionaal niveau of binnen de beheersorganisatie (lokaal) zelf? Ook liggen maatregelen niet altijd binnen de invloedssfeer van een natuurbeheerder, maar moeten op een hoger niveau uitgevoerd worden. Bij het maken van keuzes moeten bovengenoemde factoren in overweging genomen worden, alvorens een beheerplan opgesteld kan worden.

Het formuleren van specifieke beheermaatregelen reikt te ver voor deze verkennende studie. Wel kunnen een tweetal beheersopties voor het instandhouden van kleine en kwetsbare populaties geschetst worden:

- bevorderen van dispersie
- versterken van de populatie

Bevorderen van dispersie

Kleine en kwetsbare populaties kunnen in eerste instantie het beste worden beheerd door het verbinden van het leefgebied. Dit kan gedaan worden door de metapopulatie structuur te herstellen. In een metapopulatie hebben een aantal lokale (sub)populaties interactie door gene flow en migratie. Hierbij mag lokale uitsterving voorkomen, aangezien herkolonisatie van nieuwe habitats mogelijk is vanuit kernpopulaties. In figuur 17 worden twee typen van metapopulatiestructuren getoond: (a) klassieke model zonder kernpopulaties, waarbij de subpopulaties dezelfde functie en kans op uitsterving hebben en (b) Mainland-island model, waarin één subpopulatie als een kernpopulatie fungeert, van waaruit migratie naar andere subpopulaties mogelijk is (Beebee & Rowe, 2003).



Figuur 18 Typen van metapopulatiestructuren. (a) klassieke model, (b) Mainland-island model. Pijlen geven herkolonisatieroutes aan. (Uit Beebe & Rowe, 2003).

Voor het bevorderen van dispersie is het van belang te weten waar duurzame kerngebieden van een soort liggen en wat het natuurlijke verspreidingsgebied van de soort is. Wanneer er zich nog grote populaties elders bevinden, heeft het de voorkeur energie te steken in populaties die dicht bij deze grote populaties zitten. Het is af te raden om elke populatie te willen behouden. Er zullen daarom keuzes gemaakt moeten worden. Beter is het zich te concentreren op bepaalde populaties in plaats van elk klein bosje te willen redden. Voor soorten die normaliter in grote populaties (opstanden) voorkomen, wordt aanbevolen zich te concentreren op populaties die de meeste kans maken. Daartegenover kan het voor sommige soorten, in het bijzonder zeldzame en wijdverspreide soorten (bijvoorbeeld appel, steeliep), beter zijn je niet te beperken tot de grootste populaties. In deze gevallen geldt dat het beter is zoveel mogelijk individuen en populaties te beschermen, onafhankelijk van hun relatie tot bepaalde kern- of subpopulaties. Daarnaast is het ook een beleidsbeslissing om 1 grote of vele kleine populaties te willen handhaven. Informatie over de genetische achtergrond van de populaties is van nut in dit beslissingsproces.

Versterken van de populatie

Wanneer beschermingsmaatregelen of verbeteren van de dispersie met andere populaties onvoldoende resultaten oplevert of niet uitvoerbaar is dan kan om de genetische diversiteit te verhogen ‘versterken’ een reële optie zijn. Belangrijk is dat uit de probleemanalyse blijkt dat de populatieomvang en/of genetische variatie dermate laag is dat uitsterving dreigt op korte termijn.

‘Versterken’ is een beheeringreep die kan leiden tot een duurzame ontwikkeling van de populatie. In de wetenschappelijke literatuur wordt dit ook wel ‘genetic rescue’ (genetische redding) genoemd. Meestal wordt vanuit een grote donorpopulaties bijgeplaatst in een kleine populatie of worden individuen kunstmatig uitgewisseld tussen populaties (translocatie). Aanvulling van het genetische materiaal kan ook plaatsvinden door het uitvoeren van kunstmatige bestuivingen, uitstrooien van zaden en bijplanten vanuit andere populaties. Voorwaarden voor aanplant en uitzaaien zijn wel dat de condities voor natuurlijke vestiging aanwezig zijn. ‘Versterken’ is een manier om de populatie tijdelijk veilig te stellen, totdat overige problemen zijn opgelost en zich weer gunstige omstandigheden voordoen.

Deze beheeringreep heeft vergelijkbare consequenties en risico's als herintroductie. Herintroductie activiteiten zijn aan discussie onderhevig. Sommigen vinden het geoorloofd de natuur een handje te helpen en vinden herintroductie een goede manier om te toetsen of uitgevoerde herstel- of beleidsmaatregelen het juiste effect hebben gehad. Aan de andere kant is er verzet tegen de maakbaarheid van de natuur en wordt herintroductie als natuurvervalsing gezien.

De volgende vraag die een beheerder zich gesteld krijgt, wanneer gekozen is voor 'versterken van de populatie' is welk materiaal wordt gebruikt. Bij de keuze van het materiaal kan gelet worden op de volgende aspecten:

- Indien aanwezig kan materiaal uit een lokale, naburige populatie gebruikt worden. Dikwijls zijn er ook geen lokale populaties aanwezig, anders zou er door natuurlijke dispersie wel uitwisseling tussen de populaties zijn geweest.
- Ook kan gebruik gemaakt worden van een niet-lokale populatie. Een risico hierbij is dat de lokale adaptatie van de restpopulatie verstoord kan worden. Dit geldt vooral als de geïntroduceerde planten c.q. zaden sterk genetisch verschillen van de restpopulatie.
- Bij voorkeur wordt materiaal gebruikt met een grote genetische variatie. Dit kan bereikt worden door meerdere planten c.q. zaden te gebruiken en materiaal uit één grote donorpopulatie te halen of uit een aantal populaties.



Figuur 19 Eenbes: een bedreigde oud-bossoort (foto: R.J. Bijlsma).

‘Versterken van de populatie’ door bijplanten, inzaaien, bijbestuiven is een relatief eenvoudige beheermaatregel met een hoge succeskans die door de beheerende instantie zelf uit te voeren is. Het is aan de beheerder om te beslissen in welke situatie ‘versterken’ een reële beheeroptie is. (Voor meer informatie over herintroductie, versterken en verplaatsen zie Smulders et al., 2006).

Voor het versterken van populaties van boom- en struiksoorten kan in de toekomst geput worden uit een genenbank. Door Staatsbosbeheer is in 2002 gestart met de aanleg van een genenbank voor een groot aantal inheemse boom- en struiksoorten. Gestart is met soorten zoals zwarte populier, wilde appel, iep, rozen, waarvoor de mogelijkheden om zich te handhaven als relictpopulatie d.m.v. *in situ* beheer miniem zijn. De nog aanwezige genetische diversiteit in deze populaties is veiliggesteld door stekmateriaal van de overgebleven individuen in een genenbank over te brengen. De genenbank ‘Bronnen voor nieuwe natuur’ bestaat momenteel uit 3500 bomen en struiken van bijna 60 verschillende soorten. Deze *ex situ* collecties kunnen nu als basis dienen voor de heropbouw van vitale populaties of nieuw te ontwikkelen natuur (<http://documents.plant.wur.nl/cgn/fgr/bomenstruiken>).

5.3 Aanbevelingen voor het beleid

Van belang is het beheer specifiek gericht op behoud van relictpopulaties te integreren in het reguliere bosbeheer. Dat vergt betrokkenheid van de beheerders. Voor de overheid is hierin een belangrijke taak weggelegd door hiervoor de juiste randvoorwaarden te scheppen. Bestaande instrumenten, waaronder aankoop van gebieden (realisatie EHS), het Programma beheer, Overlevingsplan Bos en Natuur, Soortbeschermingsplannen, Natuurbeschermingswet, VH-richtlijn zijn weliswaar relevant voor het soortenbeleid, maar niet direct gericht op beheer van populaties of niet relevant voor (oud)bossoorten. Zo zal de aanleg van de EHS voor populaties van soorten, waarvoor versnippering het primaire probleem is, wel werken. Voor (oud)bossoorten is het echter zeer de vraag of zij hier profijt van hebben. Een deel van deze soorten zit buiten de EHS. Wel zal de EHS kunnen helpen voor bossoorten wanneer de vector voor verspreiding c.q. bestuiving daarmee gebaat is (bijv. grazers en vogels voor zaadverspreiding, insectenbestuivers voor pollenverspreiding).

Aanpassingen in bestaande maatregelen zou het mogelijk moeten maken in de toekomst beter rekening te kunnen houden met relictpopulaties van bossoorten. Hieronder worden twee mogelijkheden genoemd:

- Programma beheer
- Overlevingsplan Bos en Natuur

Programma beheer

De overheid kan via Programma beheer het beheer van natuur door particulieren, agrariërs en particuliere terreinbeherende organisaties sturen. Het Programma beheer stuurt echter niet op specifieke soorten die bescherming nodig hebben. Bijvoorbeeld relevante beheers- en landschapspakketten voor bossoorten zijn gericht op

natuurwaarde, waarin soorten niet expliciet genoemd worden. De beheersmaatregelen voor deze pakketten zijn slechts op basis van algemene criteria beschreven. Omdat geen soorten genoemd worden, is het moeilijk om subsidie in te passen gericht op maatregelen voor populatiebeheer van inheemse boom- en struiksoorten. Een aanpassing hiervan zou kunnen zijn subsidie verrichten in de vorm van een extra pakket/submodule voor het uitvoeren van beheersmaatregelen onder suboptimale omstandigheden (onvoldoende kieming, verjonging/overleving, zaadzetting).

Overlevingsplan Bos en Natuur

Met de Regeling EGM wordt het Overlevingsplan Bos en Natuur (OBN) uitgevoerd, met als doel het bevorderen van effectgerichte maatregelen in bossen en natuurterreinen, waar problemen zijn met verzuring, vermesting of verdroging. Ook binnen OBN zou beter rekening gehouden kunnen worden met kleine populaties van bedreigde soorten. In het kader van deze regeling zou bijvoorbeeld subsidie verleend kunnen worden voor kiemingsexperimenten.

Voor de groep oud-bossoorten zijn een aantal kritieke kenmerken geformuleerd (zie ook voorgaande hoofdstuk). Het valt buiten het bereik van deze studie, om dit hier in detail per soort uit te werken. In een vervolgtraject zou het interessant zijn de probleemanalyse uit paragraaf 3.4 uit te werken voor een aantal van deze oud-bossoorten en te toetsen op toepasbaarheid.

Literatuur

- Avise, J.C., 1994. *Molecular makers, natural selection and evolution*. Chapman and Hall, New York.
- Beebee, T., Rowe, G., 2003. *An introduction to Molecular Ecology*. Oxford University Press, UK, 370 pp.
- Begon, M., Harper, J.L. & C. Townsend, 2005. *Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper, 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell, Oxford.
- Bijlsma, R.J. 2002. *Bosrelicten op de Veluwe: een historisch-ecologische beschrijving*. Alterra-rapport 647.
- Caswell, H, 2001. *Matrix population models*. Sinauer, Massachusetts.
- FAO, 2002. *Criteria and Indicators for Assessing the Sustainability of Forest Management: Conservation of Biological Diversity and Genetic Variation*. G. Namkoong, T. Boyle, Y. A. El-Kassaby, C. Palmberg-Lerche, G. Eriksson, H.-R. Gregorius, H. Joly, A. Kremer, O. Savolainen, R. Wickneswari, A. Young, M. Zeh-Nlo and R. Prabhu. Forest Genetic Resources Working Papers, Working Paper FGR/37E, Forest Resources Development Service, Forest Resources Division. FAO, Rome (unpublished).
- Frankham, R., 1995. *Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review*. Genetical Research 66: 95-107.
- Frankham, R., 2003. *Genetics and conservation biology*. C.R. Biologies 326: S22-S29.
- Lienert, J., 2004. *Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations – a review*. Journal for Nature Conservation 12: 53 – 72.
- Hanski, I. & O. Gaggiotti, 2004. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. London, UK, Elsevier Academic Press.
- Harper, J.L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hermý, M., O. Honnay, L. Firbank, C. Grashof-Bokdam & J. E. Lawesson, 1999. *An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation*. Biol. Cons. 91: 9 – 22.
- Heywood, J.S. 1986. *The effect of plant size variation on genetic drift in population of annuals*. American Naturalist 127: 851-861.

- Hilfiker, K., F. Gugerli, J. Schütz, P. Rotach & R. Holdegger. 2004. *Low RAPD variation and female-biased sex ratio indicate genetic drift in small populations of the dioecious conifer Taxus baccata in Switzerland*. *Conserv. Genetics* 5: 357 – 365.
- Klotz, S., I. Kühn & W. Durka 2002. *BIOLFLOR – Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland*. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Knol W.C. & B.S.J. Nijhof 2004. *Jeneverbes (Juniperis communis L.) in de verdrinking: een integrale verkenning van de verjongings problematiek*. Alterra-rapport 942.
- Lande, R. 1988. *Genetics and demography in biological conservation*. *Science* 241: 1455 – 1460.
- Lande, R. 1995. *Mutation and conservation*. *Conserv. Biol.* 9: 782 – 791.
- Loveless, M.D. & J.L. Hamrick, 1984. *Ecological determinants of genetic structure in plant populations*. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:65-95.
- Lowe, A., S. Harris & P. Ashton, 2004. *Ecological Genetics: Design, Analysis and Application*. Blackwell, Oxford
- Ozinga, W.A., Bekker, R.M., Bakker, J.P., Schaminée, J.H.J & J.M. van Groenendael 2004. *Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions*. *Journal of Ecology* 92:767-777
- Ozinga, W.A., Hennekens, S.M., Schaminée, J.H.J et al. 2005. *Assessing the relative importance of dispersal in plant communities using an ecoinformatics approach*. *Folia Geobotanica* 40:53-67
- Ozinga, W.A. 2006. PhD thesis (in preparation). Radboud University, Nijmegen.
- Pimm, S.L. 1991. *The Balance of Nature*. University of Chicago Press.
- Primack, R. 2002. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer, Massachusetts
- Roff, D., 1997. *Evolutionary Quantitative Genetics*. Chapman & Hall, New York
- Shaffer, M.K..1981. *Minimum viable populations size for species conservation*. *Bioscience* 31, 131 – 134.
- Shaffer, M.K. 1987. *Minimum viable populations: coping with uncertainty*. Pp. 69 – 86 in M.E. Soulé, ed. *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Smulders, M.J.M., P.F.P. Arens, H.A.H. Jansman, J. Buiteveld, G.W.T.A. Groot Bruinderink & H.-P.Koelewijn, 2006. *Herintroduceren van soorten, bijplaatsen of verplaatsen:*

een afwegingskader. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1390; PRI-rapport nr. 126. 69 blz.

Waller, D.M. 1993. *The statics and dynamics of mating system evolution*. In N.W. Thornhill, ed., *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding: Theoretical and empirical perspectives*, Univ. of Chicago Press.

Bijlage 1 Kiemexperiment

In dit voorbeeld wordt er vanuit gegaan dat er per plant in een populatie zaden verzameld zijn (zie kader 3). In een doel (=kwijnende) populatie werd een geringe kieming geconstateerd. De eerste keus die moet worden gemaakt: veld- of kas experiment?

Kas experiment

1. Leg van iedere plant zaden te kiemen. Het liefst gerepliceerd, dus niet alle zaden van een plant in één pot, maar verspreid over meerdere potten. Dit geeft een idee van de binnen-plant variatie voor kieming.
2. Scoor het percentage kieming en doe een statistische analyse
3. Is er een verschil tussen populaties?
 - a. Nee – er is geen verschil tussen doel- en referentie populatie. Het kiemings probleem is mogelijk te wijten aan een milieu factor die in de doel populatie veranderd is. Ga na welke factor dat zou kunnen zijn.
 - b. Ja – mogelijk een genetisch verschil tussen de populaties. Echter, omdat de zaden rechtstreeks uit het veld komen kan er ook nog sprake zijn van een milieu effect.
4. Is er een verschil tussen individuen?
 - a. Nee – er is geen genetische variatie voor de eigenschap kieming.
 - b. Ja – er is wel genetische variatie voor kieming.
5. Is het verschil tussen individuen gekoppeld aan de populaties?
 - a. Nee – de populaties verschillen niet van elkaar in genetisch opzicht. Zowel individuen met slechte als goede kieming komen in alle populaties voor.
 - b. Ja – selectie heeft verschillen tussen de populaties veroorzaakt in kieming.

Dit experiment kan worden overgedaan onder verschillende milieu condities. Op deze manier kan de gevoeligheid van kieming voor variatie in het milieu worden vastgesteld. Tevens kan dan gekeken worden naar de respons van populaties en genotype op de milieu factoren.

Veld experiment

1. Leg van iedere plant zaden te kiemen in elke populatie. Dit is een zogeheten reciproke opzet: zowel in eigen populatie (milieu) als in andere populaties wordt het materiaal gebruikt. Dit kan inzicht geven in potentiële locale adaptatie: kieming in de eigen populatie is beter door een betere aanpassing aan de locale milieu condities. Maak gebruik van een randomised-block design, i.e. maak verschillende plots in een populatie waarin zaden te kiemen worden gelegd. Op deze manier wordt een deel van de aanwezige micro-milieu variatie ondervangen.
2. Scoor het percentage kieming en doe een statistische analyse
3. Is er een verschil tussen randomised blocks binnen populaties?

- a. Nee – voor de eigenschap kieming wordt het micro milieu binnen een populatie als homogeen beschouwd.
 - b. Ja – milieu is niet homogeen, verschillen in kieming tussen plots binnen dezelfde populatie
- 4. Is er een verschil tussen populaties?
 - a. Nee – er is geen verschil tussen doel- en referentie populatie. Er zijn geen verschillen in milieu condities tussen de populaties voor de eigenschap kieming.
 - b. Ja – er is een verschil in milieu condities tussen de populaties. Ga op zoek naar welke factor dat kan zijn.
- 5. Is de respons van alle populaties identiek, i.e. is de beste populatie in milieu a ook de beste populatie in milieu b.
 - a. Nee – de rangorde van de populaties verschilt per milieu; performance is milieu afhankelijk. Dit heet dat populaties verschillen in reactienorm (= milieu respons).
 - b. Ja – er is gewoon één goede populatie en een slechte populatie. De rangorde van de populaties verschilt niet per milieu
- 6. De vervolgvraag is of er sprake is van lokale adaptatie.
 - a. Nee – het maakt niet uit van welke populatie zaden gebruikt gaan worden voor eventuele translocatie/herintroductie
 - b. Ja – zaden uit andere populaties geven altijd een slechtere kieming.
- 7. Is er een verschil tussen individuen?
 - a. Nee – er is geen genetische variatie voor de eigenschap kieming
 - b. Ja – er is wel genetische variatie voor kieming.
- 8. Is het verschil tussen individuen gekoppeld aan de populaties?
 - a. Nee – de populaties verschillen niet van elkaar in genetisch opzicht. Zowel individuen met slechte als goede kieming komen in alle populaties voor.
 - b. Ja – selectie heeft verschillen tussen de populaties veroorzaakt in kieming. Ga na welke factor hiervoor verantwoordelijk zou kunnen zijn.

Het bovenstaande voorbeeld is niet uitputtend. Het geeft echter aan hoe een beheerder zelf al kan nagaan of er iets met kieming aan de hand is in zijn populatie in plaats van 'ik heb het idee dat de kieming slechter is'. Tevens kan al worden ingeschat of bepaalde maatregelen wel of niet effect zullen hebben. Met dit voorbeeld willen we een soort denk-kader presenteren. Het zet aan tot nadenken waar de oorzaak van het probleem misschien kan liggen.

Bijlage 2 Zaadzettingsexperiment

Verschillen in zaadzetting kunnen door diverse factoren bepaald worden; zowel abiotisch (nutriënten, water, beschikbaarheid van stuifmeel) als biotisch (herbivorie, afwezigheid geschikte bestuivers). Het is daarom moeilijk om alles in één schema te vatten.

Verschillen in zaadzetting zijn het makkelijkst vast te stellen bij soorten met een vast aantal ovulen per bloem. Dit aantal ovulen zet een bovengrens aan het aantal zaden per bloem. De Labiatae hebben vier ovulen per bloem, het aantal zaden per bloem kan daar dus variëren van 0-4. Voor de Boraginaceae is dit aantal vijf. Zaadzetting kan dan simpel uitgedrukt worden als de fractie zaden ten opzichte van het maximale aantal mogelijke zaden per bloem. Voor soorten waar het aantal ovulen per bloem varieert is een vergelijking alleen maar mogelijk gebaseerd op het aantal zaden per bloem. Hoeveel ovulen er in deze bloemen niet bevrucht zijn blijft onbekend. Deze laatste categorie soorten levert dus minder directe informatie op over de zaadzetting.

Waarnemingen aan zaadzetting zullen voornamelijk in het veld plaatsvinden. In de kas kunnen alleen expliciete vergelijkingen tussen verschillende soorten bestuivingen worden gemaakt ten behoeve van het vaststellen van het voortplantingssysteem of genetische verschillen.

1. Stel vast wat de voornaamste manier van reproductie is: vegetatief, obligate kruisbestuiving, facultatieve kruisbestuiving of volledige zelf bestuiving.
 - a. **Kas** - Haal planten of zaden van een aantal planten uit de verschillende populaties. Breng deze planten/zaden tot bloei in de kas. Maak experimentele bestuivingen: kruis iedere plant met 1) stuifmeel van de eigen plant (zelfbevruchting), 2) stuifmeel van andere planten uit dezelfde populatie (binnen populatie kruisingen), en 3) stuifmeel van planten uit de andere populaties (tussen populatie kruisingen). Dit geeft uitsluitsel of een plant een facultatief- of obligaat kruisbestuivende soort is. In het eerste geval is de volgende stap om na te gaan of de fractie zelfbestuiving varieert tussen de populaties en zo ja of dit bijvoorbeeld gerelateerd is aan populatie grootte. Voor dit onderzoek kunnen moleculair genetische methodieken gebruikt worden. Een vergelijking tussen behandeling 2 en 3 kan al aanwijzingen geven over mogelijke inteelt effecten. Als inteelt een negatief effect heeft op de zaadzetting (dit kan blijken uit de vergelijking tussen 1 en 2), dan kan een lagere zaadzetting in behandeling 2 al een aanduiding zijn voor een verhoogde verwantschap tussen de individuen binnen een populatie. Ook dit kan met moleculaire methoden bepaald worden en geeft meer inzicht in de populatie structuur.
 - b. **Veld** – Experimentele bestuivingen aan verschillende bloemen op een plant. Vervolgens moeten deze bloemen ingehoesd worden om te voorkomen dat verontreiniging met ander stuifmeel plaats vindt. Hoewel technisch mogelijk levert het inhoezen van bloemen in het veld soms ongewenste neveneffecten (bijv. beschimmelen van het zaad door een verhoogde luchtvochtigheid; dit heeft weer zijn weerslag op de kieming).

2. Stel vast wat de voornaamste manier van bestuiving is, e.g. wind, insect, vogels of zoogdieren. Bij insect bestuiving is bijvoorbeeld de verwachting dat een tekort aan stuifmeel in kleine populaties meestal eerder voorkomt dan bij wind bestuiving.
3. Bepaal de zaadzetting van een aantal planten in verschillende populaties en doe een statistische analyse.
4. Is er een verschil tussen populaties?
 - a. Nee – er is geen verschil tussen doel- en referentie populatie. Er zijn geen verschillen in milieu of bestuivingcondities tussen de populaties.
 - b. Ja – het verschil wordt of veroorzaakt door een milieu effect (bijv. een tekort aan stuifmeel in sommige populaties; een verschil in water of nutriënten) of het is een genetisch verschil (door bijv. een verhoogde inteelt).
5. Indien bij 4 het antwoord ja was, voer dan een bestuivingsexperiment uit (bijbestuiven).
6. Verschillen de bijbestoven en niet bijbestoven bloemen in zaadzetting en is de zaadzetting van bijbestoven bloemen groter?
 - a. Nee – er is geen stuifmeel tekort
 - b. Ja – er is sprake van een stuifmeel tekort. Mogelijke oorzaken zijn een te lage dichtheid van planten of een tekort aan geschikte bestuivers. Populatie heeft een bestuivingprobleem.
7. Is het effect van bijbestuiven in alle populaties hetzelfde?
 - a. Nee – ga nu na of er een verband met dichtheid aan planten, mate van isolatie is of variatie in percentage zelfbevruchting is.
 - b. Ja – populaties reageren allemaal op dezelfde manier.
8. Is er een verschil tussen individuen?
 - a. Nee – er is geen genetische variatie voor de eigenschap zaadzetting
 - b. Ja – of er is een verschil in milieu condities of er is genetische variatie voor zaadzetting. Dit laatste kan vervolgens alleen via kas experimenten worden vastgesteld.
9. Is het verschil tussen individuen gekoppeld aan de populaties?
 - a. Nee – de populaties verschillen niet van elkaar in genetisch opzicht. Zowel individuen met slechte als goede zaadzetting komen in alle populaties voor.
 - b. Ja – selectie heeft verschillen tussen de populaties veroorzaakt in kieming. Ga na welke factor hiervoor verantwoordelijk zou kunnen zijn.

Ook dit schema is niet uitputtend. Het is wederom bedoeld als denkraam. Ga eerst na wat het voortplanting- en bestuivingsysteem is. Op basis hiervan kan vervolgens gericht verder worden gekeken. Een combinatie van kas experimenten en veld waarnemingen moet uiteindelijk het antwoord geven.

Bijlage 3 Lijst met oud-bossoorten en overige bossoorten

oud-BOS soorten – weergegeven zijn het code nummer volgens de IRIS-database en de wetenschappelijke- en Nederlandse naam.

ID-IRIS	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Geslachtsverdeling
6	<i>Acer campestre</i>	Spaanse aak	Eenslachtig, eenhuizig
20	<i>Actaea spicata</i>	Christoffelkruid	Tweeslachtig
26	<i>Adoxa moschatellina</i>	Muskuskruid	Tweeslachtig
74	<i>Allium ursinum</i>	Daslook	Tweeslachtig
127	<i>Anemone nemorosa</i>	Bosanemoon	Tweeslachtig
128	<i>Anemone ranunculoides</i>	Gele anemoon	Tweeslachtig
229	<i>Athyrium filix-femina</i>	Wijfjesvaren	Sporenplant
	<i>Bromopsis ramosa</i> subsp.		
309	<i>benekenii</i>	Bosdravik	
370	<i>Campanula latifolia</i>	Breed klokje	Tweeslachtig
378	<i>Campanula trachelium</i>	Ruig klokje	Tweeslachtig
416	<i>Carex digitata</i>	Vingerzegge	Eenslachtig, eenhuizig
435	<i>Carex laevigata</i>	Gladde zegge	
449	<i>Carex pallescens</i>	Bleke zegge	Eenslachtig, eenhuizig
453	<i>Carex pendula</i>	Hangende zegge	Eenslachtig, eenhuizig
460	<i>Carex remota</i>	Ijle zegge	Eenslachtig, eenhuizig
468	<i>Carex strigosa</i>	Slanke zegge	Eenslachtig, eenhuizig
469	<i>Carex sylvatica</i>	Boszegge	Eenslachtig, eenhuizig
552	<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	Verspreidbladig goudveil	Tweeslachtig
553	<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	Paarbladig goudveil	Tweeslachtig
560	<i>Circaea alpina</i>	Alpenheksenkruid	
561	<i>Circaea lutetiana</i>	Groot heksenkruid	Tweeslachtig
562	<i>Circaea x intermedia</i>	Klein heksenkruid	
607	<i>Convallaria majalis</i>	Lelietje-van-dalen	Tweeslachtig
617	<i>Cornus sanguinea</i>	Rode kornoelje	Tweeslachtig
627	<i>Corylus avellana</i>	Hazelaar	Eenslachtig, eenhuizig
639	<i>Crataegus laevigata</i>	Tweestijlige meidoorn	Tweeslachtig
690	<i>Daphne mezereum</i>	Rood peperboompje	Tweeslachtig
734	<i>Dryopteris filix-mas</i>	Mannetjesvaren	Sporenplant
762	<i>Elymus caninus</i>	Hondstarwegras	Tweeslachtig
778	<i>Epilobium montanum</i>	Bergbasterdwederik	Tweeslachtig
835	<i>Euonymus europaeus</i>	Wilde kardinaalsmuts	Tweeslachtig
837	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	Amandelwolfsmelk	Eenslachtig, eenhuizig
839	<i>Euphorbia cyparissias</i>	Cipreswolfsmelk	Eenslachtig, eenhuizig
876	<i>Festuca gigantea</i>	Reuzenzwenkgras	Tweeslachtig
911	<i>Gagea lutea</i>	Bosgeelster	Tweeslachtig
913	<i>Gagea spathacea</i>	Schedegeelster	Tweeslachtig
934	<i>Galium odoratum</i>	Lievevrouwebedstro	Tweeslachtig
981	<i>Geum rivale</i>	Knikkend nagelkruid	Tweeslachtig
1005	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	Gebogen driehoeksvaren	Sporenplant
	<i>Helleborus viridis</i> (subsp.		
1021	<i>occidentalis</i>)	Wrangwortel	Tweeslachtig
1045	<i>Hieracium sabaudum</i>	Boshavikskruid	Tweeslachtig
1048	<i>Hieracium vulgatum</i>	Dicht havikskruid	

1087	<i>Hypericum hirsutum</i>	Ruig hertschooi	Tweeslachtig
1090	<i>Hypericum montanum</i>	Berghertschooi	Tweeslachtig
1092	<i>Hypericum pulchrum</i>	Fraai hertschooi	Tweeslachtig
1175	<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	Gele dovenetel	Tweeslachtig
1190	<i>Lathraea squamaria</i>	Bleke schubwortel	
1195	<i>Lathyrus linifolius</i>	Knollathyrus	Tweeslachtig
1200	<i>Lathyrus sylvestris</i>	Boslathyrus	Tweeslachtig
1261	<i>Listera ovata</i>	Grote keverorchis	Tweeslachtig
1297	<i>Luzula luzuloides</i>	Witte veldbies	Tweeslachtig
1303	<i>Luzula pilosa</i>	Ruige veldbies	Tweeslachtig
1305	<i>Luzula sylvatica</i>	Grote veldbies	Tweeslachtig
1313	<i>Lysimachia nemorum</i>	Boswederik	Tweeslachtig
1323	<i>Maianthemum bifolium</i>	Dalkruid	Tweeslachtig
1325	<i>Malus sylvestris</i>	Appel	Tweeslachtig
1332	<i>Malva sylvestris</i>	Groot kaasjeskruid	Tweeslachtig
1353	<i>Melampyrum pratense</i>	Hengel	Tweeslachtig
1357	<i>Melica uniflora</i>	Eenbloemig parelgras	Tweeslachtig
1378	<i>Mercurialis perennis</i>	Bosbingelkruid	Tweeslachtig
1379	<i>Mespilus germanica</i>	Mispel	Tweeslachtig
1382	<i>Milium effusum</i>	Bosgierstgras	Tweeslachtig
1438	<i>Neottia nidus-avis</i>	Vogelnestje	Tweeslachtig
1485	<i>Orchis mascula</i>	Mannetjesorchis	Tweeslachtig
1519	<i>Oxalis acetosella</i>	Witte klaverzuring	Tweeslachtig
1543	<i>Paris quadrifolia</i>	Eenbes	Tweeslachtig
1595	<i>Phyteuma spicatum</i> subsp. <i>nigrum</i>	Zwartblauwe rapunzel	Tweeslachtig
1596	<i>Phyteuma spicatum</i> subsp. <i>spicatum</i>	Witte rapunzel	Tweeslachtig
1636	<i>Platanthera chlorantha</i>	Bergnachtorchis	Tweeslachtig
1649	<i>Poa nemoralis</i>	Schaduwgras	Tweeslachtig
1663	<i>Polygonatum multiflorum</i>	Gewone salomonszegel	Tweeslachtig
1675	<i>Polystichum aculeatum</i>	Stijve naaldvaren	Sporenplant
1726	<i>Potentilla sterilis</i>	Aardbeiganzerik	Tweeslachtig
1731	<i>Primula elatior</i>	Slanke sleutelbloem	Tweeslachtig
1734	<i>Primula vulgaris</i>	Stengelloze sleutelbloem	Tweeslachtig
1757	<i>Pteridium aquilinum</i>	Adelaarsvaren	Sporenplant
1768	<i>Pulmonaria officinalis</i>	Gevlekt longkruid	Tweeslachtig
1774	<i>Pyrus communis</i>	Peer	Tweeslachtig
1778	<i>Quercus petraea</i>	Wintereik	Eenslachtig, eenhuizig
1789	<i>Ranunculus auricomus</i>	Gulden boterbloem	Tweeslachtig
1988	<i>Sanicula europaea</i>	Heelkruid	Polygaam
2014	<i>Scilla non-scripta</i>	Wilde hyacint	
2133	<i>Solidago virgaurea</i>	Echte guldenroede	Polygaam
2183	<i>Stachys sylvatica</i>	Bosandoorn	Tweeslachtig
2188	<i>Stellaria holostea</i>	Grote muur	Tweeslachtig
2193	<i>Stellaria nemorum</i>	Bosmuur	Tweeslachtig
2231	<i>Teucrium scorodonia</i>	Valse salie	Tweeslachtig
2268	<i>Trientalis europaea</i>	Zevenster	Tweeslachtig
2366	<i>Veronica montana</i>	Bosereprijs	Tweeslachtig
2381	<i>Viburnum opulus</i>	Gelderse roos	Tweeslachtig
2401	<i>Vinca minor</i>	Kleine maagdenpalm	Tweeslachtig

2415	<i>Viola reichenbachiana</i>	Donkersporig bosviooltje	Tweeslachtig
2417	<i>Viola riviniana</i>	Bleeksporig bosviooltje	Tweeslachtig

OVERIGE-BOS soorten – weergegeven zijn het code nummer volgens de IRIS-database en de wetenschappelijke- en Nederlandse naam.

ID-IRIS	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Geslachtsverdeling
7	<i>Acer negundo</i>	Vederesdoorn	Eenslachtig, tweehuizig
8	<i>Acer platanoides</i>	Noorse esdoorn	Eenslachtig, eenhuizig
9	<i>Acer pseudoplatanus</i>	Gewone esdoorn	Polygaam
18	<i>Aconitum vulparia</i>	Gele monnikskap	Tweeslachtig
27	<i>Aegopodium podagraria</i>	Zevenblad	Tweeslachtig
29	<i>Aesculus hippocastanum</i>	Witte paardekastanje	Polygaam
32	<i>Agrimonia procera</i>	Welriekende agrimonie	Tweeslachtig
49	<i>Ajuga reptans</i>	Kruipend zenegroen	Tweeslachtig
63	<i>Alliaria petiolata</i>	Look-zonder-look	Tweeslachtig
68	<i>Allium paradoxum</i>	Armbloemig look	
71	<i>Allium scorodoprasum</i>	Slangelook	Tweeslachtig
78	<i>Alnus glutinosa</i>	Zwarte els	Eenslachtig, eenhuizig
79	<i>Alnus incana</i>	Witte els	Eenslachtig, eenhuizig
		Amerikaans	
105	<i>Amelanchier lamarckii</i>	krenteboompje	Tweeslachtig
124	<i>Anemone apennina</i>	Blauwe anemoon	
147	<i>Anthriscus caucalis</i>	Fijne kervel	Tweeslachtig
149	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Fluitekruid	Tweeslachtig
160	<i>Aquilegia vulgaris</i>	Wilde akelei	
171	<i>Arctium minus</i>	Gewone klit	
186	<i>Aronia x prunifolia</i>	Zwarte appelbes	
198	<i>Arum italicum</i>	Italiaanse aronskelk	Eenslachtig, eenhuizig
199	<i>Arum maculatum</i>	Gevlekte aronskelk	Eenslachtig, eenhuizig
	<i>Asparagus officinalis</i> subsp.		
203	<i>officinalis</i>	Tuinasperge	
245	<i>Atropa bella-donna</i>	Wolfskers	Tweeslachtig
259	<i>Barbarea stricta</i>	Stijf barbarakruid	Tweeslachtig
266	<i>Berberis vulgaris</i>	Zuurbes	Tweeslachtig
273	<i>Betula pendula</i>	Ruwe berk	Eenslachtig, eenhuizig
275	<i>Betula pubescens</i>	Zachte berk	Eenslachtig, eenhuizig
289	<i>Blechnum spicant</i>	Dubbelloof	Sporenplant
297	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	Boskortsteel	Tweeslachtig
310	<i>Bromopsis ramosa</i> subsp. <i>ramosa</i>	Ruwe dravik	Tweeslachtig
323	<i>Bryonia dioica</i>	Heggerank	Eenslachtig, tweehuizig
355	<i>Callitriche stagnalis</i>	Gevleugeld sterrekroos	Eenslachtig, eenhuizig
358	<i>Caltha palustris</i> subsp. <i>araneosa</i>	Spindotterbloem	
372	<i>Campanula persicifolia</i>	Prachtklokje	Tweeslachtig
382	<i>Cardamine amara</i>	Bittere veldkers	Tweeslachtig
385	<i>Cardamine flexuosa</i>	Bosveldkers	Tweeslachtig
386	<i>Cardamine hirsuta</i>	Kleine veldkers	Tweeslachtig
406	<i>Carex brizoides</i>	Trilgraszegge	Eenslachtig, eenhuizig
413	<i>Carex curta</i>	Zompzegge	Eenslachtig, eenhuizig

421	<i>Carex divulsa</i>	Groene bermzegge	Eenslachtig, eenhuizig
426	<i>Carex elongata</i>	Elzenzegge	Eenslachtig, eenhuizig
484	<i>Carpinus betulus</i>	Haagbeuk	Eenslachtig, eenhuizig
489	<i>Castanea sativa</i>	Tamme kastanje	Eenslachtig, eenhuizig
506	<i>Cephalanthera damasonium</i>	Bleek bosvogeltje	Tweeslachtig
507	<i>Cephalanthera longifolia</i>	Wit bosvogeltje	Tweeslachtig
508	<i>Cephalanthera rubra</i>	Rood bosvogeltje	
520	<i>Ceratocapnos claviculata</i>	Rankende helmbloem	Tweeslachtig
530	<i>Chaerophyllum temulum</i>	Dolle kervel	Tweeslachtig
579	<i>Claytonia perfoliata</i>	Witte winterpostelein	Tweeslachtig
580	<i>Claytonia sibirica</i>	Roze winterpostelein	
581	<i>Clematis vitalba</i>	Bosrank	Tweeslachtig
582	<i>Clematis viticella</i>	Italiaanse clematis	
596	<i>Colchicum autumnale</i>	Wilde herfsttijloos	Tweeslachtig
611	<i>Corallorhiza trifida</i>	Koraalwortel	
616	<i>Cornus mas</i>	Gele kornoelje	
619	<i>Cornus suecica</i>	Zweedse kornoelje	
623	<i>Corydalis cava</i>	Holwortel	
626	<i>Corydalis solidia</i>	Vingerhelmbloem	Tweeslachtig
640	<i>Crataegus monogyna</i>	Eenstijlige meidoorn	Tweeslachtig
656	<i>Cucubalus baccifer</i>	Besanjelier	
664	<i>Cuscuta europaea</i>	Groot warkruid	Tweeslachtig
678	<i>Cytisus scoparius</i>	Brem	Tweeslachtig
694	<i>Deschampsia cespitosa</i>	Ruwe smele	Tweeslachtig
		Gewoon	
708	<i>Digitalis purpurea</i>	vingerhoedskruid	Tweeslachtig
716	<i>Dipsacus pilosus</i>	Kleine kaardebol	Tweeslachtig
719	<i>Doronicum pardalianches</i>	Hartbladzonnebloem	
720	<i>Doronicum plantagineum</i>	Weegbreezonnebloem	
		Geschubde	
728	<i>Dryopteris affinis</i>	mannetjesvaren	Sporenplant
729	<i>Dryopteris carthusiana</i>	Smalle stekelvaren	Sporenplant
731	<i>Dryopteris cristata</i>	Kamvaren	Sporenplant
732	<i>Dryopteris dilatata</i>	Brede stekelvaren	Sporenplant
785	<i>Epipactis atrorubens</i>	Bruinrode wespenorchis	Tweeslachtig
786	<i>Epipactis helleborine</i>	Brede wespenorchis	Tweeslachtig
787	<i>Epipactis muelleri</i>	Geelgroene wespenorchis	Tweeslachtig
791	<i>Equisetum hyemale</i>	Schaafstro	Sporenplant
794	<i>Equisetum sylvaticum</i>	Bospaardestaart	Sporenplant
802	<i>Eranthis hyemalis</i>	Winterakoniet	Tweeslachtig
836	<i>Eupatorium cannabinum</i>	Koninginnekruid	Tweeslachtig
863	<i>Fagus sylvatica</i>	Beuk	Eenslachtig, eenhuizig
867	<i>Fallopia dumetorum</i>	Heggeduizendknoop	Tweeslachtig
869	<i>Fallopia sachalinense</i>	Sachalinse duizendknoop	Tweeslachtig
899	<i>Fragaria moschata</i>	Grote bosaardbei	Polygaam
900	<i>Fragaria vesca</i>	Bosaardbei	Tweeslachtig
904	<i>Fraxinus excelsior</i>	Gewone es	Tweeslachtig
907	<i>Fumaria capreolata</i>	Rankende duivekervel	Tweeslachtig
918	<i>Galanthus nivalis</i>	Gewoon sneeuwkllokje	Tweeslachtig
927	<i>Galeopsis tetrahit</i>	Gewone hennepnetel	Tweeslachtig

941	<i>Galium sylvaticum</i>	Boswalstro	
967	<i>Geranium lucidum</i>	Glanzige ooievaarsbek	
971	<i>Geranium phaeum</i>	Donkere ooievaarsbek	Tweeslachtig
976	<i>Geranium robertianum</i>	Robertskruid	Tweeslachtig
982	<i>Geum urbanum</i>	Geel nagelkruid	Tweeslachtig
987	<i>Glechoma hederacea</i>	Hondsdrif	Polygaam
1000	<i>Goodyera repens</i>	Dennenorchis	Tweeslachtig
1010	<i>Hedera helix</i>	Klimop	Tweeslachtig
1030	<i>Hesperis matronalis</i>	Damastbloem	Tweeslachtig
1039	<i>Hieracium murorum</i>	Muurhavikskruid	Tweeslachtig
1057	<i>Hippophae rhamnoides</i>	Duindoorn	Eenslachtig, tweehuizig
1061	<i>Holcus mollis</i>	Gladde witbol	Tweeslachtig
1074	<i>Humulus lupulus</i>	Hop	Eenslachtig, tweehuizig
1102	<i>Ilex aquifolium</i>	Hulst	Eenslachtig, tweehuizig
1104	<i>Impatiens capensis</i>	Oranje springzaad	
1106	<i>Impatiens noli-tangere</i>	Groot springzaad	Tweeslachtig
1107	<i>Impatiens parviflora</i>	Klein springzaad	Tweeslachtig
1109	<i>Inula conyzae</i>	Donderkruid	Polygaam
1154	<i>Juniperus communis</i>	Jeneverbes	Eenslachtig, tweehuizig
1182	<i>Lamium maculatum</i>	Gevlekte dovenetel	Tweeslachtig
1185	<i>Lapsana communis</i>	Akkerkool	Tweeslachtig
1234	<i>Leucjum vernum</i>	Lenteklokje	Tweeslachtig
1240	<i>Ligustrum vulgare</i>	Wilde liguster	Tweeslachtig
1256	<i>Linnaea borealis</i>	Linnaeusklokje	
1260	<i>Listera cordata</i>	Kleine keverorchis	
1263	<i>Lithospermum officinale</i>	Glad parelzaad	Tweeslachtig
1276	<i>Lonicera periclymenum</i>	Wilde kamperfoelie	Tweeslachtig
1278	<i>Lonicera xylosteum</i>	Rode kamperfoelie	Tweeslachtig
1308	<i>Lycium barbarum</i>	Boksdooorn	Tweeslachtig
1310	<i>Lycopodium annotinum</i>	Stekende wolfsklauw	Sporenplant
1314	<i>Lysimachia nummularia</i>	Penningkruid	Tweeslachtig
1320	<i>Lythrum salicaria</i>	Grote kattestaart	Tweeslachtig
1336	<i>Matteuccia struthiopteris</i>	Struisvaren	Sporenplant
1390	<i>Moehringia trinervia</i>	Drienerfmuur	Tweeslachtig
1393	<i>Moneses uniflora</i>	Eenbloemig wintergroen	
1394	<i>Monotropa hypopitys</i>	Stofzaad	Tweeslachtig
1403	<i>Muscari botryoides</i>	Blauwe druifjes	Tweeslachtig
1406	<i>Mycelis muralis</i>	Muursla	Tweeslachtig
1416	<i>Myosotis sylvatica</i>	Bosvergeet-mij-nietje	Tweeslachtig
1419	<i>Myrica gale</i>	Wilde gagel	Eenslachtig, tweehuizig
1424	<i>Myrrhis odorata</i>	Roomse kervel	
1432	<i>Narcissus pseudonarcissus</i> subsp.	Wilde narcis s.s.	Tweeslachtig
1482	<i>Ophrys insectifera</i>	Vliegenorchis	Tweeslachtig
1488	<i>Orchis purpurea</i>	Purperorchis	Tweeslachtig
1492	<i>Oreopteris limbosperma</i>	Stippelvaren	Sporenplant
1497	<i>Ornithogalum nutans</i>	Knikkende vogelmelk	
1500	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Gewone vogelmelk	Tweeslachtig
1507	<i>Orobancha hederaceae</i>	Klimopbremraap	Tweeslachtig
1514	<i>Orobancha rapum-genista</i>	Grote bremraap	Tweeslachtig

1518	<i>Osmunda regalis</i>	Koningsvaren	Sporenplant
1551	<i>Pentaglottis sempervirens</i>	Overblijvende ossetong	Tweeslachtig
1579	<i>Phegopteris connectilis</i>	Smalle beukvaren	Sporenplant
1622	<i>Pinus sylvestris</i>	Grove den	Eenslachtig, eenhuizig
1645	<i>Poa chaixii</i>	Bergbeemdgras	Tweeslachtig
1664	<i>Polygonatum odoratum</i>	Welriekende salomonszegel	Tweeslachtig
1665	<i>Polygonatum verticillatum</i>	Krassalomonszegel	
1670	<i>Polypodium interjectum</i>	Brede eikvaren	
1671	<i>Polypodium vulgare</i>	Gewone eikvaren	
1677	<i>Polystichum setiferum</i>	Zachte naaldvaren	
1680	<i>Populus alba</i>	Witte abeel	Eenslachtig, tweehuizig
1683	<i>Populus nigra</i>	Zwarte populier	Eenslachtig, tweehuizig
1684	<i>Populus tremula</i>	Ratelpopulier	Eenslachtig, tweehuizig
1686	<i>Populus x canescens</i>	Grauwe abeel	Eenslachtig, tweehuizig
1720	<i>Potentilla indica</i>	Schijnaardbei	
1733	<i>Primula veris</i>	Gulden sleutelbloem	Tweeslachtig
1739	<i>Prunus avium</i>	Zoete kers	Tweeslachtig
1740	<i>Prunus cerasifera</i>	Kerspruim	Tweeslachtig
1748	<i>Prunus padus</i>	Vogelkers	Tweeslachtig
1750	<i>Prunus serotina</i>	Amerikaanse vogelkers	Tweeslachtig
1751	<i>Prunus spinosa</i>	Sleedoorn	Tweeslachtig
1767	<i>Pulmonaria montana</i>	Smal longkruid	
1772	<i>Pyrola minor</i>	Klein wintergroen	Tweeslachtig
1779	<i>Quercus robur</i>	Zomereik	Eenslachtig, eenhuizig
1780	<i>Quercus rubra</i>	Amerikaanse eik	Eenslachtig, eenhuizig
1794	<i>Ranunculus ficaria</i> subsp. <i>bulbilifer</i>	Gewoon speenkruid	Tweeslachtig
1810	<i>Ranunculus polyanthemos</i> subsp. <i>nemorosus</i>	Bosboterbloem (subsp. <i>nemorosus</i>)	
1826	<i>Rhamnus cathartica</i>	Wegedoorn	Polygaam
1827	<i>Rhamnus frangula</i>	Sporkehout	Tweeslachtig
1836	<i>Rhododendron ponticum</i>	Pontische rododendron	Tweeslachtig
1842	<i>Ribes alpinum</i>	Alpenbes	Eenslachtig, tweehuizig
1843	<i>Ribes nigrum</i>	Zwarte bes	Tweeslachtig
1845	<i>Ribes rubrum</i>	Aalbes	Tweeslachtig
1846	<i>Ribes uva-crispa</i>	Kruisbes	Tweeslachtig
1848	<i>Robinia pseudoacacia</i>	Robinia	Tweeslachtig
1860	<i>Rosa arvensis</i>	Bosroos	Tweeslachtig
1864	<i>Rosa majalis</i>	Kaneelroos	
1868	<i>Rosa rugosa</i>	Rimpelroos	Tweeslachtig
1885	<i>Rubus idaeus</i>	Framboos	Tweeslachtig
1896	<i>Rubus saxatilis</i>	Steenbraam	
1911	<i>Rumex conglomeratus</i>	Kluwenzuring	Tweeslachtig
1923	<i>Rumex sanguineus</i>	Bloedzuring	Tweeslachtig
1945	<i>Salix alba</i>	Schietwilg	Eenslachtig, tweehuizig
1948	<i>Salix aurita</i>	Geoorde wilg	Eenslachtig, tweehuizig
1949	<i>Salix caprea</i>	Boswilg	Eenslachtig, tweehuizig
1954	<i>Salix dasyclados</i>	Duitse dot	Eenslachtig, tweehuizig
1955	<i>Salix fragilis</i>	Kraakwilg	Eenslachtig, tweehuizig
1958	<i>Salix pentandra</i>	Laurierwilg	Eenslachtig, tweehuizig

1960	Salix purpurea	Bittere wilg	Eenslachtig, tweehuizig
1961	Salix repens	Kruipwilg	Eenslachtig, tweehuizig
1963	Salix triandra	Amandelwilg	Eenslachtig, tweehuizig
1964	Salix viminalis	Katwilg	Eenslachtig, tweehuizig
1983	Sambucus nigra	Gewone vlier	Tweeslachtig
1984	Sambucus racemosa	Trosvlier	Tweeslachtig
2013	Scilla bifolia	Vroege sterhyacint	
2016	Scilla siberica	Oosterse sterhyacint	
2017	Scilla siehei	Grote sneeuwroem	
2032	Scrophularia nodosa	Knopig helmkruid	Tweeslachtig
2036	Scrophularia vernalis	Voorjaarshelmkruid	
2037	Scutellaria columnae	Trosglidkruid	
2038	Scutellaria galericulata	Blauw glidkruid	Tweeslachtig
2039	Scutellaria minor	Klein glidkruid	Tweeslachtig
2067	Senecio ovatus	Schaduwkruiskruid	Polygaam
2068	Senecio paludosus	Moeraskruiskruid	Polygaam
2070	Senecio sylvaticus	Boskruiskruid	Polygaam
2095	Silene dioica	Dagkoekoeksbloem	Eenslachtig, tweehuizig
2119	Smyrniolum olusatrum	Zwartmoeskervel	
2120	Solanum dulcamara	Bitterzoet	Tweeslachtig
2142	Sorbus aucuparia	Wilde lijsterbes	Tweeslachtig
2192	Stellaria neglecta	Heggevoegelmuur	
2202	Symphoricarpos albus	Sneeuwbes	Tweeslachtig
2204	Symphytum officinale	Gewone smeewortel	Tweeslachtig
2220	Taxus baccata	Taxus	Eenslachtig, tweehuizig
2235	Thalictrum minus	Kleine ruit	Tweeslachtig
2249	Tilia cordata	Winterlinde	Tweeslachtig
2252	Tilia platyphyllos	Zomerlinde	Tweeslachtig
2307	Tulipa sylvestris	Bostulp	Tweeslachtig
2312	Ulex europaeus	Gaspeldoorn	Tweeslachtig
2314	Ulmus glabra	Ruwe iep	Tweeslachtig
2315	Ulmus laevis	Fladderiep	Tweeslachtig
2316	Ulmus minor	Gladde iep	Tweeslachtig
2328	Vaccinium corymbosum	Trosbosbes	
2329	Vaccinium myrtillus	Blauwe bosbes	Tweeslachtig
2331	Vaccinium vitis-idaea	Rode bosbes	Tweeslachtig
2334	Valeriana officinalis	Echte valerian	Tweeslachtig
2360	Veronica chamaedrys	Gewone ereprijs	Tweeslachtig
2362	Veronica hederifolia	Klimopereprijs	Tweeslachtig
2380	Viburnum lantana	Wollige sneeuwbal	Tweeslachtig
2395	Vicia sepium	Heggewikke	Tweeslachtig
2402	Vincetoxicum hirundinaria	Witte engbloem	Tweeslachtig
2403	Vincetoxicum nigrum	Zwarte engbloem	
2408	Viola hirta	Ruig viooltje	Tweeslachtig
2412	Viola odorata	Maarts viooltje	Tweeslachtig