

**EEN STUDIE VAN DE VARIABILITEIT VAN
SPERGULARIA MEDIA EN SPERGULARIA MARINA
VAN NEDERLAND**

**A STUDY OF THE VARIABILITY OF
SPERGULARIA MEDIA AND SPERGULARIA MARINA
OF THE NETHERLANDS**

With Summary in English

PROEFSCHRIFT

**TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN DOCTOR
IN DE WISKUNDE EN NATUURWETENSCHAPPEN
AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS,
PROF. DR. A. C. DE VOOYS, VOLGENS BESLUIT
VAN DE SENAAT IN HET OPENBAAR TE
VERDEDIGEN OP MAANDAG 13 MEI 1968
DES NAMIDDAGS TE 4.00 UUR PRECIES**

**DOOR
ADRIANUS ANNE STERK
GEBOREN OP 8 MAART 1931 TE ROTTERDAM**

1968

Drukkerij Uitgeverij H. Gianotten - Tilburg

PROMOTOR: PROF. DR. J. LANJOUW

Aan mijn moeder

VOORWOORD

Bij het verschijnen van dit proefschrift wil ik gaarne mijn dank betuigen aan allen die tot mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen.

Hooggeleerde Lanjouw, Hooggeachte Promotor, ik ben U zeer erkentelijk voor de mogelijkheden die U mij hebt gegeven om dit proefschrift te bewerken en ik dank U ook voor de belangstelling die U steeds hebt getoond.

Zeergeleerde Vroman, beste Map, ik dank je zeer voor de vrijheid die je me hebt gelaten en de faciliteiten die je me hebt gegeven bij het *Spergularia*-onderzoek gedurende de tijd waarin ik ben werkzaam geweest op het Botanisch Laboratorium Afdeling Plantensystematiek van de Vrije Universiteit.

Hooggeleerde Meeuse, ook U ben ik zeer erkentelijk voor de gelegenheid die U mij hebt gegeven om dit proefschrift op het Hugo de Vries-laboratorium te voltooien.

Een speciaal woord van dank komt mijn vrouw toe voor haar veelzijdige steun bij de totstandkoming van dit proefschrift. Het typen van het manuscript was één van haar vele bijdragen. De belangrijkste laten zich moeilijk onder woorden brengen.

INHOUD

INLEIDING	11
HOOFDSTUK I NOMENCLATUUR	13
A. <i>S.media</i>	13
B. <i>S.marina</i>	14
HOOFDSTUK II DE MORFOLOGISCHE VARIABILITEIT	17
A. Inleiding	17
B. <i>S.media</i>	18
1. Het zaad	18
a. De zaadrand	18
De variabiliteit van de individuele planten	18
De variabiliteit van de populaties	23
De invloed van de erfelijke aanleg en het milieu op de ontwikkeling van de zaadvleugel	27
De breedte van de zaadvleugel en de grootte van het zaad	30
b. De grootte van de kiemplant in verband met de grootte van het zaad	32
c. De sculptuur van de zaadhuid	33
2. De vrucht	33
a. De lengte van de vrucht en de kelk	33
b. Het aantal zaden per vrucht	35
3. De bloem	36
a. Het aantal meeldraden per bloem	36
De variabiliteit van de individuele planten	36
De variabiliteit van de populaties	37
De invloed van de erfelijke aanleg en het milieu op het aantal meeldraden per bloem	39
b. De grootte van de bloem, de stand der stempels en de kleur van de bloem	39
4. De beharing en de bracteae	40
5. De groeivorm en de lengte van bladeren en internodia	41

C. <i>S.marina</i>	42
1. Het zaad	42
a. De zaadrand	42
De variabiliteit van de individuele planten	42
De variabiliteit van de populaties	46
De invloed van de erfelijke aanleg en het milieu op de ontwikkeling van de zaadvleugel	48
De breedte van de zaadvleugel en de grootte van het zaad	49
b. De grootte van de kiemplant in verband met de grootte van het zaad	50
c. De sculptuur van de zaadhuid	50
2. De vrucht	52
a. De lengte van de vrucht en de kelk	52
b. Het aantal zaden per vrucht	53
3. De bloem	54
a. Het aantal meeldraden per bloem	54
De variabiliteit van de individuele planten	54
De variabiliteit van de populaties	56
De invloed van de erfelijke aanleg en het milieu op het aantal meeldraden per bloem	57
b. De grootte van de bloem, de stand der stempels en de kleur van de bloem	59
4. De beharing en de bracteae	61
5. De groeivorm en de lengte van bladeren en internodia	62
D. Vergelijking van de morfologische variabiliteit van <i>S.media</i> en <i>S.marina</i>	63

**HOOFDSTUK III DE VARIABILITEIT IN VERBAND
MET DE GEOGRAFISCHE VERSPREIDING EN HET
MILIEU** 69

A. Inleiding	69
B. De vegetatie	70
C. <i>S.media</i>	74
1. De variabiliteit en de geografische verspreiding	74
2. De variabiliteit en het milieu	77
a. Het voorkomen in de vegetatie	77
b. De variabiliteit en het milieu in Noord-Nederland	80
c. De variabiliteit en het milieu in Zuidwest-Nederland	88
d. Enige waarnemingen over de dichtheid en de leef- tijdsopbouw der populaties en de samenstelling der populaties gedurende verschillende jaren	89

Inleiding	89
De populatiedichtheid	90
De leeftijdsopbouw van de populaties	91
De samenstelling der populaties gedurende verschillende jaren	93
e. Enige waarnemingen over de kieming	94
Inleiding	94
De invloed van de wijze van bewaren op de kieming	95
De invloed van het licht op de kieming	99
De invloed van het zoutgehalte op de kieming	99
Samenvatting	101
f. Discussie	103
D. <i>S.marina</i>	108
1. De variabiliteit en de geografische verspreiding	108
2. De variabiliteit en het milieu	109
HOOFDSTUK IV DE VERSPREIDING DER ZADEN EN DE WIJZE VAN VOORTPLANTING	114
A. De verspreiding der zaden	114
1. <i>S.media</i>	114
2. <i>S.marina</i>	116
B. De wijze van voortplanting	117
1. <i>S.media</i>	117
2. <i>S.marina</i>	122
3. Vergelijking van bloembouw en bloemoecologie van <i>S.media</i> en <i>S.marina</i>	124
4. Hybridisatie	127
HOOFDSTUK V HET AANTAL CHROMOSOMEN VAN S.MEDIA EN S.MARINA	129
HOOFDSTUK VI BESCHRIJVING VAN S.MEDIA EN S.MARINA EN DETERMINATIETABEL VOOR DE NEDERLANDSE SPERGULARIA-SOORTEN	132
A. <i>S.media</i>	132
B. <i>S.marina</i>	134
C. Determinatietabel voor de Nederlandse <i>Spergularia</i> -soorten	136
HOOFDSTUK VII ALGEMENE DISCUSSIE	137
SUMMARY	148
VERANTWOORDING	151
LITERATUUR	152

INLEIDING

De onderscheiding van de soorten *Spergularia media* (L.) C. Presl (*S.marginata* (DC.) Kittel) en *S.marina* (L.) Grisebach (*S.salina* J. et C. Presl) stuit in Nederland vaak op moeilijkheden. Langs de kust komen planten voor, die duidelijk de kenmerken van één van beide soorten hebben, maar ook planten, die kenmerken van beide soorten zouden hebben (WESTHOFF, 1947; WESTHOFF en BROUWER, 1951). Het voorkomen van deze z.g. „tussenvormen” is reeds door HOLKEMA (1870) beschreven en het is voor hem aanleiding geweest om in navolging van MARSSON (1869) alle inheemse halophiele taxa van *Spergularia* te verenigen tot één soort: *Spergularia halophila* Marss. BUCHENAU (1894) vermeldt bij een bespreking van de indeling van MARSSON dat hij de „tussenvormen” beschouwt als fertiele hybriden tussen *S.marginata* (DC.) Kittel en *S.salina* J. et C. Presl.

In de recente Nederlandse flora's staan over de indeling van de halophiele taxa van *Spergularia* twee opvattingen vermeld. Volgens HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) komen in Nederland twee halophiele *Spergularia*-soorten voor, nl. *S.marginata* (DC.) Kittel en *S.salina* J. et C. Presl, maar volgens HEIMANS, HEINSIUS en THIJSSSE (1965) zijn er in ons land drie halophiele *Spergularia*-soorten nl. *S.marginata* (DC.) Kittel, *S.salina* J. et C. Presl en *S.media* Fr.

De taxonomische moeilijkheden die er zijn bij de begrenzing van de halophiele soorten van *Spergularia* in Nederland zijn de aanleiding geweest tot deze studie.

Een gedetailleerd onderzoek naar de variabiliteit van deze soorten in Nederland is nooit eerder verricht. De literatuurgegevens zijn zeer karig; ze zijn te vinden in VAN HALL (1825), HOLKEMA (1870), OUDEMANS (1872), PRODRUMUS FLORAE BATAVAE ed.alt. (1901), HEUKELS (1909), FEEKES (1936), WESTHOFF (1947), HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) en HEIMANS, HEINSIUS en THIJSSSE (1965).

De opzet van deze studie is een biosystematisch onderzoek van de halophiele taxa van *Spergularia* in Nederland, waardoor het o.m. mogelijk zal zijn om vast te stellen of *S.media* en *S.marina* in ons land op grond van morfologische criteria te onderscheiden soorten zijn.

In het kader van dit onderzoek is reeds eerder een publicatie verschenen (STERK, 1966).

Wanneer *S.media* en *S.marina* in ruimer geografisch verband worden gezien dan blijkt, dat er over beide soorten in West-Europa een uitgebreide literatuur bestaat. Hierin worden ze beschreven als veelvormige taxa, die onderling grote overeenkomst vertonen. Deze morfologische overeenkomst heeft vaak geleid tot verwarring en tot discussies over de taxonomische status van beide soorten en soms tot het beschrijven van nieuwe soorten. De veelvormigheid heeft geleid tot het onderscheiden van een groot aantal infraspecifieke taxa. Door dit alles is vooral in de oudere literatuur een zeer verwarde nomenclatuur ontstaan.

Het voorkomen van hybriden wordt in de recente literatuur vermeld bij ROTHMALER (1963) en HEGI (1964), terwijl het vermoeden van hybridisatie wordt uitgesproken door LAWALREE (1952) en CLAPHAM c.s. (1962).

Speciale aandacht verdienen de onderzoeken van MONNIER en van RATTER. MONNIER (1953, 1955, 1960a, 1960b, 1962) heeft een uitvoerig biosystematisch onderzoek gedaan over de *Spergularia*-soorten van het westelijk Mediterrane gebied. Deze auteur onderscheidt hier twee soorten nl. *S.marginata* Kittel (*S.media* Presl) en *S.salina* Presl (*S.marina* Grisebach). Beide soorten zijn in dit gebied zeer vormenrijk. Van *S.marginata* beschrijft MONNIER (1953, 1962) in Noord-Afrika vijf ondersoorten, die ieder een eigen verspreidingsgebied hebben. Twee van de ondersoorten worden ook opgegeven voor Zuid-Frankrijk en voor het Iberisch Schiereiland nl. *S.marginata* ssp. *typica* (Clav.) Monn. en *S.marginata* ssp. *angustata* (Clav.) Monn.

RATTER (1959, 1964, 1965) heeft een uitgebreid cytogenetisch onderzoek verricht over de Europese en Noord-Afrikaanse *Spergularia*-soorten. Ook hij onderscheidt *S.media* en *S.marina* als goede soorten en komt na uitvoerige kruisingen tussen beide soorten verricht te hebben tot de conclusie, dat bastaardering onder natuurlijke omstandigheden niet voorkomt (RATTER, 1959). RATTER (l.c.) vermeldt voor Engeland een vorm van *S.media* met ongevleugelde zaden. Deze vorm is door MARSHALL (zie RATTER l.c.) beschreven als *Lepigonum marinum* Wahl. var. *apterum* Marshall (*Lepigonum marinum* Wahl. = *S.media*).

HOOFDSTUK I

NOMENCLATUUR

A. S.MEDIA

In de recente literatuur zijn voor *S.media* twee namen in gebruik. In ROSSBACH (1940), LAWALREE (1952), RATTER (1959), CLAPHAM, TUTIN en WARBURG (1962) en TUTIN c.s. (1964) wordt als naam opgegeven *S.media* (L.) C. Presl en als synoniem *S.marginata* (DC.) Kittel. In MONNIER (1955), SALISBURY (1958), HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962), HEGI (1964) en HEIMANS, HEINSIUS en THIJSSSE (1965) komt als naam voor *S.marginata* (DC.) Kittel. SALISBURY (l.c.) en HEGI (l.c.) noemen als synoniem *S.media* (L.) Grisebach.

De herkomst van de naam *S.media* (L.) C. Presl is als volgt:

Arenaria media L., Sp.Pl. ed. 2. 606 (1762).

Spergularia media (L.) C. Presl, Fl. Sic. 161 (1826).

Door PRESL worden als synoniem opgegeven:

„*Arenaria media* Linn. spec. 606” en „*Arenaria marginata* Dec. fl.fr. 4. 793”.

De herkomst van de naam *S.marginata* (DC.) Kittel is als volgt:

Arenaria marginata A.P. de Candolle, Flore de France IV, 793 (1804).

Spergularia marginata (DC.) M.B.Kittel, Taschenb. Flora Deutschl. 2 Aufl. (1844).

DE CANDOLLE geeft als synoniem op:

„*Arenaria media* L. spec. 606”

Kittel geeft als synoniem op:

„*Arenaria media* L.”

In het Herbarium van LINNAEUS is bij het genus *Arenaria* een exemplaar gemerkt „*media*” aanwezig. Een foto van dit herbarium-exemplaar is bestudeerd op het Instituut voor Systematische Plantkunde van de R.U. te Utrecht. ROSSBACH geeft een uitvoerige beschrijving van dit exemplaar. De zaaddozen ervan zijn 8-9 mm lang en hebben gladde, doffe, donkerbruine zaden, van 0,6-0,8 mm lengte met 0,3-0,4 mm brede vleugels. Zij merkt hierbij op, dat een exemplaar met zulke grote zaaddozen onmogelijk kan behoren tot *S.marina*, een soort waarmede *S.media* vaak verward is. Eigen onderzoek heeft dit bevestigd.

De uitvoerige beschrijving van LINNAEUS (1762) is goed van toepas-

sing op de plant in het Herbarium van LINNAEUS. ROSSBACH (1940) heeft deze plant m.i. terecht aangewezen als het lectotype van *Arenaria media*.

Het epitheton van DE CANDOLLE kan volgens de regel van de prioriteit niet als correct gelden. Overigens zijn DE CANDOLLE en KITTEL, blijkens het synoniem dat ze vermelden van mening, dat resp. *Arenaria marginata* en *Spergularia marginata* identiek zijn met *Arenaria media* L.

Argumenten tegen het gebruik van het epitheton *media* zijn te vinden bij KINDBERG (1863), ROUY et FOUCAUD (1896), BRIQUET (1910) en ASCHERSON & GRAEBNER (1919). Deze auteurs kwamen tot de conclusie dat LINNAEUS onder *Arenaria media* niet of althans niet duidelijk *S.media* Presl (*S.marginata* Kittel) kan hebben verstaan. Deze naam zou daarom aanleiding kunnen geven tot verwarring en zou derhalve verworpen dienen te worden. Geen van deze auteurs verwijst naar het exemplaar *Arenaria media* uit het Herbarium van LINNAEUS; het is aan hen waarschijnlijk niet bekend geweest. De taxonomische argumenten tegen het gebruik van het epitheton *media* zijn inmiddels door het onderzoek van het exemplaar uit het Herbarium van LINNAEUS overtuigend weerlegd.

MONNIER (1955) noemt *Spergularia media* Pers. Synops.Pl.I, 504 (1805) een nomen confusum. Nomenclatorisch is tegen het gebruik van de genusnaam *Spergularia* door PERSOON aan te voeren, dat PERSOON *Spergularia* onderscheidt als sectie of subgenus van het genus *Arenaria* en niet als genus. De naam, die PERSOON voor deze soort had moeten gebruiken is *Arenaria media* L. en niet *Spergularia media* Pers., immers eerst J. et C. PRESL hebben in 1819 (Fl. Cech. 94) de sectie *Spergularia* verheven tot genus.

De slotconclusie is, dat de naam *Spergularia media* (L.) C. Presl, teruggaand op het basionym *Arenaria media* L., de correcte naam is.

B. S.MARINA

Ook voor *S.marina* zijn in de recente literatuur twee namen vermeld. In ROSSBACH (1940), LAWALREE (1952), RATTER (1959), CLAPHAM, TUTIN en WARBURG (1962) en TUTIN c.s. (1964) wordt als naam opgegeven *S.marina* (L.) Grisebach en als synoniem *S.salina* J. et C. Presl. In MONNIER (1955), SALISBURY (1958), HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962), HEGI (1964) en HEIMANS, HEINSIUS en THIJSSSE (1965) komt als naam voor *S.salina* J. et C. Presl. SALISBURY (l.c.) en HEGI (l.c.) noemen als synoniem *S.marina* (L.) Grisebach.

De herkomst van de naam *S.marina* (L.) Grisebach is als volgt:

Arenaria rubra β *marina* L., Sp.Pl., 423 (1753).

Arenaria marina (L.) Allioni, Fl.Pedem. II, 114 (1785).

Spergularia marina (L.) Grisebach, Spicil.Fl.Rumel.et Bith., 213 (1843).

De naam *Spergularia salina* is afkomstig van J. et C. PRESL., Flora Cechica, 95 (1819). Deze auteurs plaatsen hierbij de opmerking: „*Arenariae marinae simillima*”.

ROSSBACH (1940) heeft een uitvoerige nomenclatorische studie van *S.marina* (L.) Grisebach gemaakt. Aan deze studie zijn in het volgende veel gegevens ontleend. De phrasenaam vermeld in Species Plantarum is afkomstig van de vroegere beschrijving van LINNAEUS in Hortus Cliffortianus. In het Clifford Herbarium liggen onder deze phrasenaam drie exemplaren. Op de afzonderlijke vellen staat deze naam echter nergens vermeld. Een van de herbariumvellen draagt echter een naam uit de Pinax van Bauhin, welke naam door LINNAEUS zowel in Hort. Cliff. als in Spec. Plant. als synoniem wordt geciteerd van *A. rubra* β *marina*. Deze plant wordt door ROSSBACH dan ook beschouwd als het type-exemplaar van *A.rubra* β *marina*. Het bewuste exemplaar verkeert in goede conditie. Het draagt rijpe zaaddozen met papilleuze zaden en komt in habitus en ook wat de afmetingen betreft geheel overeen met de gangbare taxonomische opvatting van *S.marina* (L.) Grisebach. ROSSBACH (1940) geeft van dit herbarium-exemplaar een foto. De andere twee exemplaren uit het Clifford Herbarium dragen phrasenamen, die door LINNAEUS niet vermeld worden onder de synoniemen van *A. rubra* β *marina*. Een ervan behoort tot *Scleranthus annuus*, de andere behoort niet overtuigend tot *A.rubra* β *marina*.

In het Herbarium van LINNAEUS is wel een als type aanvaard exemplaar van *A.rubra* aanwezig, maar geen exemplaar gemerkt *A.rubra* β *marina* of voorzien van een van de phrasenamen, die door LINNAEUS worden geciteerd in Spec. Plant.

Op grond van de typificatie van *A.rubra* β *marina* door ROSSBACH heeft het epitheton *marina* nog geen prioriteit in de rang van soort. In deze rang wordt het epitheton voor het eerst gebruikt door ALLIONI (1785). ROSSBACH (1940) heeft aangetoond, dat het epitheton *marina* van ALLIONI teruggaat op het epitheton *marina* van LINNAEUS, waardoor de typificatie onomstotelijk vaststaat. De naam *A.marina*, die door ALLIONI wordt gebruikt, is immers gebaseerd op een beschrijving en een type-exemplaar van LINNAEUS en heeft zodoende prioriteit. Nu bestaat er in de literatuur geen eenstemmigheid over de vraag of ALLIONI met *Arenaria marina* steeds *Spergularia marina* (L.) Grisebach bedoeld heeft. Volgens BURNAT (Fl.Alp.Marit. 1, 274, 1892) behoren bijna alle exemplaren, die ALLIONI *A.marina* noemt, tot *S.media* Presl. Volgens ROSSBACH levert dit geen nomenclatorische argumenten om het gebruik van het epitheton „*marina*” en van de combinatie *A.marina* te verwerpen. Zij zegt hierover: „But whatever ALLIONI's plant, his epithet is taken from LINNAEUS and his combination must be kept for the group represented by the Linnaean type. Since the identity of this type is clear, there is no occasion to reject the epithet *marina*, as has been done by

BRIQUET, Prod. Fl.Corse. 1, 492 (1910) and others". Deze gedachten-
gang is nomenclatorisch geheel juist. Voor verdere argumenten tegen
het gebruik van het epitheton *marina* zie ROUY et FOUCAUD (1896)
en ASCHERSON & GRAEBNER (1919).

De slotconclusie is, dat de naam *Spergularia marina* (L.) Grisebach,
gebaseerd op het basionym *A.rubra* β *marina*, de correcte naam is.

HOOFDSTUK II

DE MORFOLOGISCHE VARIABILITEIT

A. INLEIDING

Uitgangspunt voor de beschrijving van de variabiliteit van *S.media* en *S.marina* was een gedetailleerd onderzoek van locale populaties. Onder een locale populatie (afgekort: populatie) wordt in deze studie verstaan de groep van individuen, die met elkaar een continu variabiliteitspatroon vormen en die gedurende een bepaalde tijd in een bepaald gebied in een bepaald milieu voorkomen (zie pag. 144 e.v.).

Voor een populatieonderzoek op geografische en oecologische basis is het niet alleen van belang te weten, welke kenmerken of kenmerkencomplexen in een populatie voorkomen, maar ook met welke frequentie ze worden aangetroffen. Het onderzoek naar de variabiliteit van populaties is daarom gebaseerd op steekproeven (mass-collections: ANDERSON 1941).

Bij het onderzoek zijn binnen Nederland populaties onderzocht:

1. uit alle delen van het verspreidingsgebied, om een eventuele geografische variatie te kunnen onderkennen;
2. uit de voornaamste milieutypen, om eventuele correlaties tussen variabiliteit en milieu te kunnen vaststellen;
3. van plaatsen waar de soorten afzonderlijk worden gevonden en van andere waar ze samen voorkomen, om mogelijke hybridisatie en eventuele introgressieverschijnselen tussen *S.media* en *S.marina* te leren kennen.

De op deze wijze gevonden variabiliteit is fenotypisch van aard. Onbekend is de invloed van het milieu en van de erfelijke aanleg bij de totstandkoming van deze fenotypische variatie. Om dit te onderzoeken zijn planten onder uniforme omstandigheden in de proeftuin gekweekt uit zaadmonsters van de onderzochte populaties. Naast de variatie van de populaties is de individuele variatie onderzocht, d.w.z. de verschillen die er bestaan tussen de individuen binnen één populatie. Hierbij is het noodzakelijk om de variatie van de organen, die aan één plant worden gevormd, te bestuderen. Kennis van de individuele variatie is onontbeerlijk voor de interpretatie van het variatiepatroon der populaties.

De belangrijkste literatuurgegevens omtrent de diagnostische ken-

merken van *S.media* en *S.marina* zullen bij de vergelijking van de variabiliteit van *S.media* en *S.marina* (pag. 63 e.v.) ter sprake komen.

Bij de bespreking van de variabiliteit van beide soorten is vooruitgegaan op het resultaat van het gehele onderzoek, waaruit is gebleken dat *S.media* en *S.marina* „goede”, d.w.z. door een combinatie van morfologische kenmerken steeds duidelijk te onderscheiden soorten zijn. De te beschrijven variatie is dan ook werkelijk iedere soort eigen; hybridisatie werd niet gevonden.

B. S.MEDIA

1. Het zaad

a. De zaadrand

De variabiliteit van de individuele planten

De gevleugeldheid der zaden geldt in de literatuur algemeen als een zeer belangrijk kenmerk ter onderscheiding van *S.media* en *S.marina*. Volgens HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) zijn de zaden van *S.media* doorgaans breedgeveugeld; soms echter komen bovenin een zaaddoos enkele ongeveugelde zaden voor. Bij *S.marina* zijn de zaden meestal ongeveugeld, soms echter zijn onderin een zaaddoos enkele van de zaden gevleugeld.

In de literatuur worden de zaden van *S.media* dus onderscheiden in „gevleugelde” en „ongevleugelde”. Bij nauwkeurige waarneming (bij een vergroting van circa 40 x) blijkt echter dat er alle mogelijke overgangen bestaan van zeer breedgeveugelde tot volkomen ongeveugelde zaden. In tabel 1 zijn na uitvoerig vooronderzoek de zaden ingedeeld in klassen op grond van de breedte van de zaadvleugel.

Tabel 1
Table 1

Symbool der klasse <i>Symbol of class</i>	Mate van ontwikkeling van de zaadvleugel <i>Degree of development of the seedwing</i>	Breedte van de vleugel in mm <i>Width of the wing in mm</i>
or <i>urw</i>	ongevleugeld tot rudimentair gevleugeld <i>unwinged to rudimentary winged</i>	0—0,15
s <i>nw</i>	smalgevleugeld <i>narrowly winged</i>	0,15—0,30
bz <i>bvw</i>	breed tot zeer breedgeveugeld <i>broadly to very broadly winged</i>	>0,30

S.media. De indeling van de zaden volgens de breedte van de zaadvleugel.
The classification of the seeds according to the width of the seedwing.

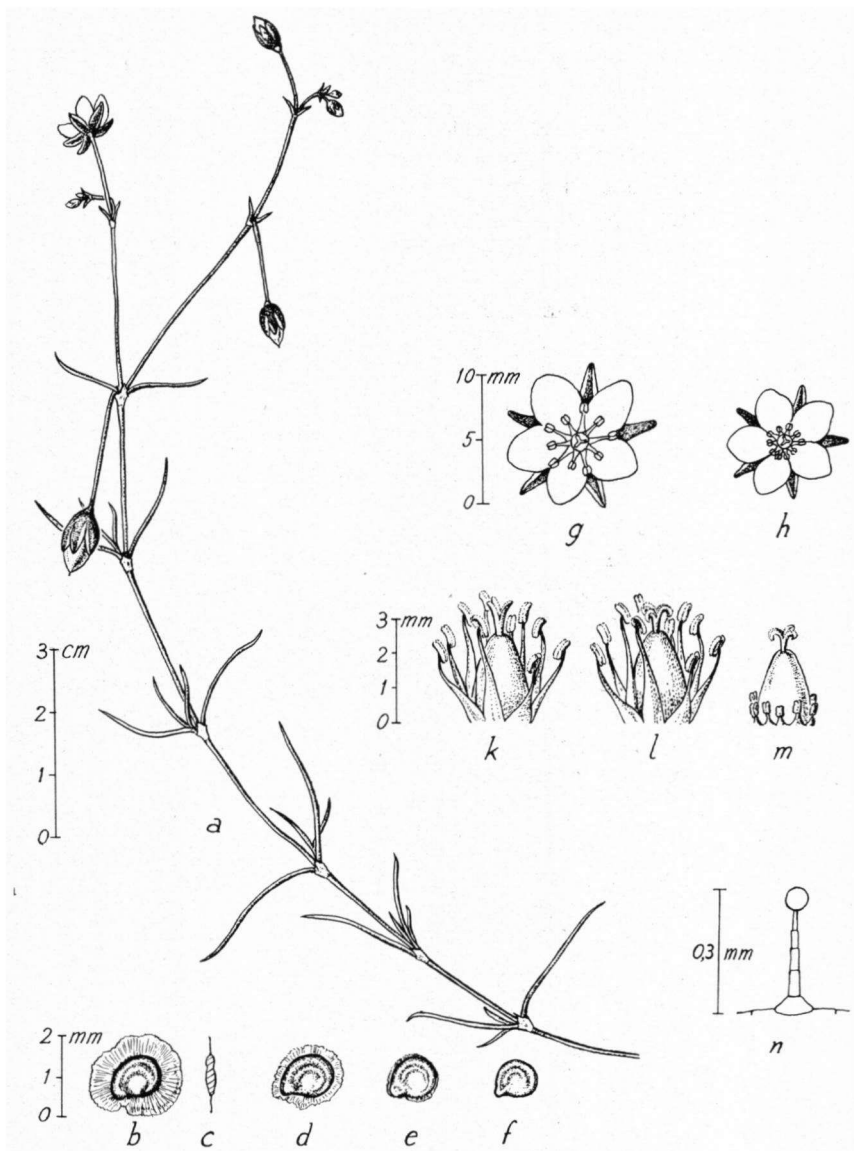


Fig. 1. *S. media*. a. habitus; b. en c. breedgeveleugeld zaad; d. smalgeveleugeld zaad; e. rudimentair gevleugeld zaad; f. ongevleugeld zaad; g. bloem met fertile meeldraden; h. bloem met staminodia; k. androecium en stamper met opgerichte stempels; l. idem met naar buiten gebogen stempels; m. stamper en gereduceerd androecium, vgl. fig. h.; n. klierhaar.

a. habit; b. and c. broadly winged seed; d. narrowly winged seed; e. rudimentary winged seed; f. unwinged seed; g. flower with fertile stamens; h. flower with staminodes; k. androecium and pistil with erect and somewhat spreading stigmas; l. idem with spreading and recurved stigmas; m. pistil and reduced androecium; n. glandular hair.

De voornaamste zaadtypen worden afgebeeld in fig. 1 b,c,d,e en f, pag. 19.

Op basis van de resultaten van een voorstudie van enkele populaties is bij 43 planten de variatie in de gevleugeldheid der zaden nauwkeurig onderzocht. Dit onderzoek heeft plaatsgehad aan zaaddozen die het eerst aan de bloeiwijzen gevormd zijn, de proximale zaaddozen, en aan zaaddozen die het laatst aan de bloeiwijzen gevormd zijn, de distale zaaddozen.

In verband met het grote aantal zaden per zaaddoos (zie pag. 35 e.v.) is bij dit onderzoek van iedere zaaddoos het percentage zaden van de bovengenoemde zaadklassen (zie tabel 1) geschat. Deze schatting geschiedde volgens onderstaande elfdelige schaal: 9% of minder: +; 10-19%: 1; 20-29%: 2; 30-39%: 3; 40-49%: 4; 50-59%: 5; 60-69%: 6; 70-79%: 7; 80-89%: 8; 90-99%: 9; 100%: 10.

Bij de weergave van de resultaten van het onderzoek worden achter het nummer van de plant tussen haakjes de geschatte percentages van de verschillende zaadklassen vermeld. Het getal vóór de haakjes geeft het aantal zaaddozen aan. Zo betekent 3(bz 9 or +) dat in 3 zaaddozen 90-99% bz-zaden voorkomen en 0-9% or-zaden.

Van de 43 planten zijn totaal 654 zaaddozen van het proximale deel der bloeiwijze onderzocht en 218 van het distale deel. Dit laatste aantal is afkomstig van 15 van de 43 planten. Omdat bij veel planten de variatie der zaden hetzelfde beeld vertoont wordt deze alleen van de karakteristieke planten weergegeven.

Deze variatie is als volgt:

- M 6103, proximaal : 13(bz 10)
 " , distaal : 16(bz 10)
M 216 , proximaal : 33(bz 10); 4(bz 9 or 1)
 " , distaal : 12(bz 10); 5(bz 9 s +); 1(bz 9 s + or +);
 2(bz 9 or +)
M 6127, proximaal : 5(bz 10); 7(bz 9 s + or +); 5(bz 9 or +);
 2(bz 7 s + or 1); 1(bz 5 s + or 3)
 " , distaal : 2(bz 9 s + or +); 1(bz 9 or +); 1(bz 8 s +
 or 1); 1(bz 6 s 2 or 1); 1(bz 6 s 1 or 2); 2(bz 6
 s + or 2); 1(bz 5 s 3 or 1); 1(bz 5 s + or 4);
 1(bz 5 s + or 3); 1(bz 4 s + or 4); 2(bz 3 s 3
 or 2); 1(bz 3 s 2 or 4); 1(bz 2 s 3 or 3); 1(bz 1 s
 2 or 5); 1(bz 1 s 1 or 6); 1(bz + s 5 or 4); 1(s
 + or 9)
M 16 , proximaal : 2(bz 9 s +); 1(bz 7 s 2 or +); 1(bz 7 s 1 or
 +); 2(s 8 or 1); 3(s + or 9)
M 2078, proximaal : 1(bz 9 s +); 1(bz 2 s 7 or +); 7(s 9 or +);

- M 2078, proximaal : 1(s 8 or 1); 1(s 7 or 2)
 ,, , distaal : 1(s 10); 3(s 9 or +); 3(s 8 or 1); 1(s 7 or 2);
 3(s 6 or 3); 1(s 4 or 6); 3(s + or 9)
- M 6123, proximaal : 2(s 10); 9(s 9 or +); 4(s 8 or 1)
 ,, , distaal : 2(s 9 or +); 1(s 8 or 1); 1(s 6 or 3); 2(s 5 or 4);
 1(s 4 or 5); 5(s 2 or 7); 3(s 1 or 8)
- M 24 , proximaal : 1(s 9 or +); 2(s 1 or 9); 4(s + or 9); 2(or 10)
- M 20 , proximaal : 1(s 2 or 7); 1(s + or 9); 12(or 10)
- M 2055, proximaal : 8(or 10); 3(or 9 s +)
 ,, , distaal : 8(or 10)
- M 2058, proximaal : 15(or 10)
 ,, , distaal : 15(or 10)

Bij 16 van de 43 onderzochte planten werden overwegend bz-zaden aangetroffen. De indeling van de 250 onderzochte proximale zaaddozen van deze 16 planten is als volgt: 192(bz 10), 77%; 46(bz 9), 18%; 2(bz 8), 1%; 4(bz 7), 2%; 6 zaaddozen (2%) hebben minder dan 70% bz-zaden.

Bij 8 van de 43 planten kwamen overwegend s-zaden voor. De indeling van de 88 onderzochte proximale zaaddozen van deze 8 planten is als volgt: 15(s 10), 17%; 42(s 9), 48%; 17(s 8), 19%; 4(s 7), 5%; 10 zaaddozen (11%) hebben minder dan 70% s-zaden.

Bij 19 van de 43 planten werden overwegend or-zaden gevonden. De indeling van de 316 proximale zaaddozen van deze 19 planten is als volgt: 290(or 10), 91%; 21(or 9), 7%; 3(or 7), 1%; 2 zaaddozen (1%) hebben minder dan 70% or-zaden.

Uit bovenstaande gegevens blijkt, dat de planten in hun proximale zaaddozen uitsluitend of overwegend zaden van één klasse produceren. Op grond hiervan zijn de planten ingedeeld in 3 typen nl. BZ-planten, S-planten en OR-planten. Uitdrukkelijk zij vermeld, dat dit een indeling is van een reeks van continue variatie van vleugelbreedte.

Het onderzoek van de proximale zaaddozen van een groot aantal planten gekweekt uit zaadmonsters van natuurlijke populaties, zie tabel 5 pag. 27, heeft het bovenstaande bevestigd.

Wanneer de variatie van de zaden van de proximale zaaddozen vergeleken wordt met die van de distale dan blijkt het volgende.

Van 151 proximale zaaddozen, afkomstig van 7 BZ-planten had 99% meer dan 70% bz-zaden, 1% had minder dan 70% bz-zaden; van 116 distale zaaddozen van dezelfde planten had 80% meer dan 70% bz-zaden en 20% minder dan 70% bz-zaden.

Van 49 proximale zaaddozen, afkomstig van 4 S-planten, had 94% meer dan 70% s-zaden, 6% had minder dan 70% s-zaden; van 51 distale zaaddozen van dezelfde planten had 40% meer dan 70% s-zaden en 60% minder dan 70% s-zaden.

Van 55 proximale zaaddozen, afkomstig van 4 OR-planten, had 100% meer dan 70% or-zaden; van 51 distale zaaddozen van dezelfde planten had eveneens 100% meer dan 70% or-zaden.

Hieruit blijkt, dat bij de onderzochte BZ- en S-planten de variatie in gevleugendheid der zaden in de distale zaaddozen anders is dan in de proximale. In alle gevallen waarbij verandering optrad hadden de distale zaaddozen een hoger percentage smaller gevleugelde zaden dan de proximale. Uit de gegevens blijkt vervolgens, dat de verandering het sterkst optreedt bij de zaaddozen van de S-planten, minder bij die van de BZ-planten en niet bij die der OR-planten.

Bij 2 BZ-planten, 3 S-planten en 1 OR-plant is de variatie der zaden in de proximale en distale zaaddozen nog nauwkeuriger geanalyseerd. Hiertoe zijn de zaden onderverdeeld in ongeveugelde, rudimentair gevleugelde (vleugel smaller dan 0,15 mm), smalgevleugelde (vleugel 0,15-0,30 mm), breedgevleugelde (vleugel 0,30-0,45 mm) en zeer breedgevleugelde (vleugel breder dan 0,45 mm). Bij iedere zaaddoos is het aantal zaden van ieder type precies geteld. Tevens is het totaal aantal zaden per zaaddoos bepaald en is de lengte der zaaddoos gemeten. In tabel 2 worden de resultaten weergegeven.

Tabel 2
Table 2

Plant	Plaats	A.zd.	Percentage zaden					Gemidd.	Gemidd.
			Percentage of seeds						
Plant	Situation	N.cp.	Zaadtype					per zd.	zd. in mm
			Seedtype					Mean n.	Mean length
			o	r	s	b	z	of s.	of cp. in
			uw	rw	nw	bw	vw	per cp.	mm
M 216	proximaal	20					100	138	8,3
"	distaal	20	0,1	0,1	0,4	7,9	91,4	111	7,7
M 6127	proximaal	20	2,1	3,2	1,6	86,5	6,6	141	8,7
"	distaal	20	15,4	15,9	15,7	43,0		86	7,1
M 6123	proximaal	15	2,1	4,3	93,6			127	8,2
"	distaal	15	24,8	24,4	50,8			95	6,2
M 2076	proximaal	15		6,6	93,4			109	6,4
"	distaal	14	13,6	77,6	8,8			87	5,7
M 2078	proximaal	11	2,9	4,9	84,0	8,2		124	6,3
"	distaal	15	21,4	18,8	59,8			94	5,9
M 2058	proximaal	15	82,9	17,1				114	6,2
"	distaal	15	95,5	4,5				74	5,4

S.media. De variabiliteit van de zaden in de proximale en de distale zaaddozen. A. = Aantal, Gemidd. = Gemiddeld, za. = zaden, zd. = zaaddoos. *The variability of the seeds in the proximal and the distal capsules.* bw. = broadly winged, cp. = capsule, N. (n.) = number, nw. = narrowly winged, rw. = rudimentary winged, s. = seeds, uw. = unwinged, vw. = very broadly winged (cf. fig. 1 page 19).

Uit tabel 2 blijkt eveneens dat er bij alle planten een verschuiving optreedt, bij vergelijking van distale en proximale zaaddozen, in de richting van zaden met smallere vleugels. Bij sommige planten in deze verschuiving aanzienlijk. Ook bij de OR-planten treedt deze op, zie plant M 2058; ze blijft vanzelfsprekend binnen de klasse van de or-zaden. Op pag. 20 en 21 is reeds de variatie van de afzonderlijke zaaddozen van de planten uit tabel 2 weergegeven; de variatie van plant M 2076 komt overeen met die van plant M 2078.

Het smaller worden van de vleugels bij de zaden van de distale zaaddozen blijkt samen te hangen met een vermindering van het aantal zaden per zaaddoos en van de lengte der zaaddoos. Deze gegevens wijzen er op, dat aan het distale einde van de bloeiwijze de omstandigheden voor de vorming van zaden en zaaddozen minder gunstig zijn dan aan het proximale einde. Hierbij speelt de ongelijke mate van voorziening met voedingsstoffen bij de opbouw van de plant ongetwijfeld een belangrijke rol.

Binnen één zaaddoos wordt een overeenkomstig verschijnsel gevonden. Bij zaaddozen, waarin verschillende typen zaden voorkomen, worden in de meeste gevallen de zaden met de breedste vleugels onderaan de centrale placenta aangetroffen. Ook hier kan als verklaring gegeven worden, dat de onderste zaden een gunstiger positie innemen ten aanzien van de voedselvoorziening.

De variabiliteit van de populaties

In Zuidwest-Nederland zijn de zaaddozen van 21 populaties onderzocht en in Noord-Nederland die van 19 populaties. De steekproeven zijn genomen in 1959, 1963, 1964 en 1965. Per populatie zijn zaaddozen verzameld van planten, die regelmatig verspreid in het terrein stonden, in de meeste gevallen over een oppervlakte van enige duizenden m². Per plant is één zaaddoos onderzocht.

Een complicatie bij de bemonstering is dat *S.media* vaak in meer dan één zone van een begroeiing voorkomt. Om na te gaan hoe in dit geval de steekproeven op een verantwoorde wijze moeten worden genomen zijn in een aantal gezoneerde begroeiingen de zones apart bemonsterd. Steeds werd gevonden dat er geen significante verschillen bestonden tussen de steekproeven van de aparte zones. Bij het verdere onderzoek in gezoneerde vegetaties zijn daarom alleen steekproeven genomen uit de zones, waarin *S.media* optimaal voorkomt.

Op grond van het onderzoek aan de individuele planten zijn de zaaddozen ingedeeld in 3 categorieën: BZ-, S- en OR-zaaddozen met resp. meer dan 70% bz-, s- en or-zaden. Niet alle zaaddozen konden op deze wijze ingedeeld worden. Bij verreweg de meeste populaties is het percentage niet-ingedeelde zaaddozen minder dan 5. Bij enkele populaties

is dit percentage wat hoger; doch het gehele beeld van de variatie wordt door de niet-ingedeelde zaaddozen niet beïnvloed.

In de tabellen 3 en 4 wordt een overzicht gegeven van de relatieve frequentieverdelingen van de onderzochte steekproeven van Zuidwest- en Noord-Nederland (vgl. bijlagen 1 en 2).

Tabel 3
Table 3

Vindplaats populatie <i>Locality of population</i>	Aantal zaaddozen <i>Number of capsules</i>	Percentage zaaddozen <i>Percentage of capsules</i>		
		<i>Zaaddoostype Capsuletype</i>		
		OR URW	S NW	BZ BVW
Zwin, Z.-Vl.	140		1	99
Verdronken Zwarte Polder, Z.-Vl.	157			100
Savoijaardsplaat, Z.-Vl.	144		1	99
Kaloot bij Borssele, Z-Bev.	147	1	3	96
Inlaag 1887, Ellewoutsdijk, Z-Bev.	125		1	99
bij Waarde, Z-Bev.	65	2	3	95
ten W. van Bath, Z-Bev.	100			100
ten Z. van Bergen op Zoom	84		2	98
Middelplaten, Veerse Meer	150	1	9	90
V.s. vóór W.p., Z-Bev.	100		11	89
Spieringschor, N-Bev.	139			100
Onrustpolder, N-Bev.	148	1	3	96
Wissekerke, N-Bev.	127	1	9	90
Westenschouwse Inlaag, S. en D.	145			100
Zonnemaire, S. en D.	138	3	23	74
Slikken van de Heene, St. P.	148	3	12	85
ten N. Steenbergse Vliet, N-Brabant	150	3	18	79
Springersgors, Ouddorp, Goeree	150	10	69	21
Kwade Hoek, Goeree, duinvallei	150	21	30	49
Kwade Hoek, Goeree, schor	150		16	84
Groene Strand, Oostvoorne	147	28	59	13

S.media. De relatieve frequentieverdelingen van de zaaddoostypen van de populatiesteekproeven van Zuidwest-Nederland.

N-Bev. = Noord-Beveland, S. en D. = Schouwen en Duiveland, St. P. = Sint Philipsland, v.s. vóór w. p. = voormalig schor vóór de Westerlandpolder (Veerse Meer), Z.-Vl. = Zeeuws-Vlaanderen, Z-Bev. = Zuid-Beveland.

The relative frequency distributions of the capsuletypes of the population samples of the southwestern part of the Netherlands.

Tabel 4
Table 4

Vindplaats populatie <i>Locality of population</i>	Aantal zaaddozen <i>Number of capsules</i>	Percentage zaaddozen <i>Percentage of capsules</i>		
		Zaaddoostype <i>Capsuletype</i>		
		OR <i>URW</i>	S <i>NW</i>	BZ <i>BVW</i>
Slufter, Texel	184	71	17	12
Schorren, Texel	105	18	9	73
Grie, Ter.	150		2	98
Groede, Ter.	150	3	8	89
Bos. bij paal 23 t.Z.d., Ter.	150	11	12	77
Bos. bij paal 25 t.Z.d., Ter.	150	17	5	78
Bos. bij paal 23 t.N.d., Ter.	150	20	21	59
Bos. bij paal 26 t.N.d., Ter.	150	30	16	54
kw. bij Hollum, Ameland	148	76	13	11
Nieuwlandsrijd, Ameland	148	35	18	47
de Hon bij paal 23a, Ameland	141	48	19	33
Westerkwelder, Schier.	150	8	18	74
O.kw. bij paal T, Schier.	150	13	16	71
O.kw. tussen paal R-S, Schier.	150	32	22	46
O.kw. bij paal P, Schier.	150	44	22	34
Oterdum, ten Z. Delfzijl	149	24	16	60
kw. bij Warfum, Groningen	164	20	19	61
kw. bij Nieuw-Biltzijl, Friesland	144	10	9	81
Balgzand, ten ZO. den Helder	145	5	10	85

S.media. De relatieve frequentieverdelingen van de zaaddoostypen van de populatiesteekproeven van Noord-Nederland.
 Bos. = Boschplaat, kw. = kwelder, O.kw. = Oosterkwelder, Schier. = Schiermonnikoog, Ter. = Terschelling, t.N.d. = ten Noorden van de duintjes, t.Z.d. = ten Zuiden van de duintjes.

The relative frequency distributions of the capsuletypes of the population samples of the northern part of the Netherlands.
t.N.d. = north of the dunes, t.Z.d. = south of the dunes.

Wat direct opvalt is de grote variatie die optreedt in de mate van gevleugeldheid van het zaad. In de meeste steekproeven komen BZ-, S- en OR-zaaddozen voor. Vervolgens blijkt dat er grote verschillen bestaan tussen de steekproeven van Noord-Nederland en Zuidwest-Nederland. Globaal kan vastgesteld worden dat in het populatiecomplex van Noord-Nederland OR-zaaddozen algemeen voorkomen, terwijl deze in Zuidwest-Nederland zeldzaam zijn.

In Noord-Nederland komen de laagste percentages OR-zaaddozen

voor op kleiige kwelders zoals de Grie en de Groede (Terschelling), de Westerkwelder (Schiermonnikoog) en het Balgzand ten Zuidoosten van den Helder. De hoogste percentages OR-zaaddozen worden gevonden op zandige strandvlakten zoals de Slufter (Texel), de Boschplaat ten Noorden van de duintjes (Terschelling) of op zandige terreinen bij de overgang van kwelder naar strand zoals bij Hollum op Ameland, de Hon op Ameland en de Oosterkwelder bij paal P op Schiermonnikoog.

In Zuidwest-Nederland komen de hoogste frequenties OR-zaaddozen voor in de populatiesteekproeven van het Groene Strand (Oostvoorne), de Kwade Hoek (Goeree) en het Springersgors (Goeree). Deze gebieden vertonen in oecologisch opzicht o.m. door hun zandige bodem en open vegetatie enige overeenkomst met de strandvlakten en overgangen van kwelder naar strand van Noord-Nederland, waar ook betrekkelijk hoge percentages OR-zaaddozen voorkomen.

De voorlopige conclusie is dat er een correlatie bestaat tussen het percentage BZ- en OR-zaaddozen en het milieu.

Een correlatie tussen het percentage S-zaaddozen en het milieu is minder duidelijk vgl. hiervoor de steekproeven van de Slufter (Texel), de Boschplaat ten Noorden van de duintjes (Terschelling), de kwelder bij Hollum (Ameland), Nieuwlandsrijd (Ameland), de Hon (Ameland), Oosterkwelder tussen paal R-S (Schiermonnikoog), Oosterkwelder bij paal P (Schiermonnikoog) met de steekproeven van Westerkwelder (Schiermonnikoog), Oosterkwelder bij paal T (Schiermonnikoog), Zonnemaire (Schouwen en Duiveland), de Steenbergse Vliet (Noord-Brabant) en het schor van de Kwade Hoek (Goeree). Bij deze twee groepen steekproeven is het percentage S-zaaddozen van dezelfde grootteorde; het percentage OR-zaaddozen is bij de eerste groep hoog en bij de tweede groep laag. In Zuidwest-Nederland is over het algemeen het percentage OR-zaaddozen laag en ook het percentage S-zaaddozen; een zeker verband tussen de percentages OR- en S-zaaddozen is dus wel aanwezig althans onder bepaalde omstandigheden.

Een gedetailleerde bespreking van de correlatie tussen de variatie, de geografische verspreiding en het milieu wordt gegeven in hoofdstuk III.

Al de verschillen tussen de populatiesteekproeven uit de tabellen 3 en 4 zijn phenotypisch van aard. Onbekend is of het hier standplaatsmodificaties betreft dan wel of de verschillen terug te voeren zijn op genetische verschillen. Dit probleem wordt in de volgende paragraaf besproken.

De variatie in de mate van gevleugeldheid der zaden is veel groter dan in HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) en in de meeste andere publicaties wordt opgegeven. Gezien het gedetailleerde onderzoek kan dit verwacht worden. De planten met de ongevleugelde zaden zijn door verschillende auteurs o.a. door HOLKEMA (1870) en BUCHENAU (1894) beschouwd als tussenvormen tussen *S.media* en *S.marina*.

De invloed van de erfelijke aanleg en het milieu op de ontwikkeling van de zaadvleugel

Om inzicht te verkrijgen in de vraag naar de invloed van de erfelijke aanleg en het milieu bij de vorming van de zaadvleugel zijn in de proeftuin onder gelijke omstandigheden nakomelingen gekweekt uit zaden van BZ-, S- en OR-zaaddozen, afkomstig van natuurlijke populaties. Per experiment is het zaad afkomstig van 30-50 zaaddozen. De bz- en de or-zaden van de Slufter (Texel) zijn afkomstig van dezelfde populatiesteekproef; hetzelfde geldt voor de s- en or-zaden van de Boschplaat ten Noorden van de duintjes (Terschelling). De gekweekte planten zijn ingedeeld in de klassen BZ-, S- en OR-planten op grond van de resultaten van het onderzoek van 3 proximale zaaddozen (vgl. pag. 21). In tabel 5 worden de resultaten van het onderzoek weergegeven.

Tabel 5
Table 5

Type zaad- dozen <i>Type of capsules</i>	Vindplaats <i>Locality</i>	Nakomelingschap <i>Offspring</i>			
		Totaal aan- tal planten <i>Total number of plants</i>	Aantal planten <i>Number of plants</i>		
			Planttype <i>Planttype</i>		
			OR <i>URW</i>	S <i>NW</i>	BZ <i>BVW</i>
BZ <i>BVW</i>	Slufter, Texel	59	3(5%)	3(5%)	53(90%)
OR <i>URW</i>	Slufter, Texel	79	70(88%)	8(11%)	1(1%)
BZ <i>BVW</i>	De Grie, Ter.	66	1(2%)	2(3%)	63(95%)
OR <i>URW</i>	Boschplaat paal 23 t.Z.d., Ter.	76	51(67%)	17(23%)	8(10%)
S <i>NW</i>	Boschplaat paal 26 t.N.d., Ter.	56	2(4%)	54(96%)	
OR <i>URW</i>	Boschplaat paal 26 t.N.d., Ter.	76	58(76%)	17 (22%)	1(1%)
OR <i>URW</i>	Oosterkwelder (R-S) Schiermonnikoog	58	42(71%)	10(18%)	6(11%)
BZ <i>BVW</i>	Spieringschor Noord-Beveland	43			43(100%)

S.media. De erfelijkheid der zaadtypen.
Ter. = Terschelling, t.N.d. = ten Noorden van de duintjes, t.Z.d. = ten Zuiden van de duintjes.

The heredity of the various seedtypes.
t.N.d. = north of the dunes, t.Z.d. = south of the dunes.

Uit tabel 5 blijkt overtuigend, dat de mate van gevleugeldheid der zaden door erfelijke factoren wordt bepaald. Dit resultaat was te verwachten gezien het feit dat BZ-, S- en OR-planten op veel standplaatsen door elkaar voorkwamen.

Een verklaring van de verhouding van de aantallen BZ-, S- en OR-planten in de nakomelingschappen is in de meeste gevallen niet te geven. Deze verhouding wordt bepaald door:

a. Genetische factoren

In de onderzochte populaties is de wijze van voortplanting niet bekend; de erfelijke aanleg van het onderzochte kenmerk evenmin. Omdat BZ-, S- en OR-planten in de meeste populaties door elkaar groeien is kruisbestuiving mogelijk. Dat kruisbestuiving en heterozygotie inderdaad voorkomt heeft het onderzoek van de nakomelingschap van enkele individuele planten aangetoond. Hierbij ontstonden uit S-planten BZ-, S- en OR-planten. De verhouding van de BZ-, S- en OR-planten in de steekproeven zal althans ten dele verklaard moeten worden uit de heterozygotie der ouderplanten.

b. Milieufactoren

Uit het onderzoek van de variabiliteit van de individuele planten is gebleken dat S-planten en in mindere mate BZ-planten zaaddozen met uitsluitend of overwegend or-zaden kunnen geven. Dit geldt voornamelijk voor de distale zaaddozen. Het is dus mogelijk dat bijv. bij de verzamelde OR-zaaddozen van de Boschplaat bij paal 23 er één of enkele waren die niet afkomstig waren van OR-planten, maar van S- of BZ-planten. De zaden uit deze zaaddozen zullen S- of BZ-planten geven. Bij de verklaring van de verhoudingen der OR-, S- en BZ-planten in de nakomelingschappen zal met dit en overeenkomstige feiten rekening moeten worden gehouden.

Dat behalve het inwendig milieu ook het uitwendig milieu directe invloed uitoefent op het percentage or-zaden is aangetoond door een vergelijkend onderzoek, waarbij BZ-planten gekweekt zijn in voedselrijke grond (klei bemest met anorganische stikstof) en in voedselarme grond (1 deel klei op 10 delen zand). Uit dit onderzoek bleek dat in de voedselrijke grond in 11% van de 328 onderzochte BZ-zaaddozen or-zaden voorkwamen. Het percentage or-zaden was 0,43 en het gemiddeld aantal zaden per zaaddoos bedroeg 83,8. In de voedselarme grond kwamen in 16% van de 243 onderzochte zaaddozen or-zaden voor. Het percentage or-zaden was 0,76, terwijl het gemiddeld aantal zaden per zaaddoos 72,5 bedroeg. Gebleken is dat het aantal or-zaden uit het eerste experiment significant verschillend is van het aantal or-zaden uit het

tweede experiment. In voedselarme grond worden dus meer or-zaden gevormd dan in voedselrijke.*

De invloed van milieufactoren op de vorming van de zaadvleugel is bij S-planten groter dan bij BZ- en OR-planten. Dit bleek uit een onderzoek naar het aantal zaadtypen (o-, r-, s-, b- en z-zaden) dat in zaaddozen van BZ-, S- en OR-planten voorkwam. In de zaaddozen van de S-planten werden de meeste zaadtypen aangetroffen. In tabel 6 worden de resultaten van het onderzoek weergegeven.

Tabel 6
Table 6

Planttype <i>Planttype</i>	Percentage zaaddozen <i>Percentage of capsules</i>					Aantal zaaddozen <i>Number of capsules</i>
	Aantal zaadtypen per zaaddoos <i>Number of seedtypes per capsule</i>					
	1	2	3	4	5	
BZ	80	19	1			199
BVW						
S	12	44	40	4		108
NW						
OR	75	20	4	1		192
URW						

S.media. Het aantal zaadtypen in de zaaddozen van BZ-, S- en OR-planten.

The number of seedtypes in the capsules of BVW-, NW- and URW plants.

Uit tabel 6 blijkt, dat bij de S-planten in 40% van de zaaddozen 3 typen zaden aanwezig zijn; bij de BZ- en de OR-planten komen 3 typen zaden voor in resp. 1% en 4% van de zaaddozen. Dit gegeven demonstreert duidelijk het verschil dat er in dit opzicht tussen de planten bestaat.

Uit tabel 5 pag. 27 blijkt dus dat uit zaden van BZ-, S- en OR-zaaddozen overwegend resp. BZ-, S- en OR-planten ontstaan. De verschillen tussen de onderzochte populaties van de Slufter (Texel), Terschel-

* Het trekken van een or-zaadje mag beschouwd worden als een trekking uit een binomiale verdeling. Voor deze binomiale verdeling is $\mu = 135,7$; $\sigma^2 = 59,96$, $\sigma = 7,7$. In normale benadering is $Z = 4,6 \rightarrow P < 0,05$. In voedselrijke grond vormen de planten dus significant minder or-zaden dan in voedselarme grond.

ling, Schiermonnikoog en het Spieringschor (zie tabel 5) worden dus voor een belangrijk deel veroorzaakt door genetische verschillen. De uniforme nakomelingschap van de populatie van het Spieringschor kan verklaard worden uit het feit dat deze populatie blijkens de steekproef (tabel 3, pag. 24) voor 100% uit BZ-planten bestond die blijkbaar homozygoot voor dit kenmerk waren.

Uit de tabellen 3 en 4, resp. pag. 24 en pag. 25, blijkt dat de populatiesteekproeven wat betreft de variatie zeer uiteenlopend zijn. Het milieu van deze steekproeven is gekarakteriseerd door middel van de beschrijving van vegetatie en bodem. Voor het inzicht in de samenhang van variatie en milieu zijn daarom vooral die steekproeven van betekenis waarvan de variatie gecorreleerd kan worden met duidelijke verschillen in vegetatie en bodem (zie Hoofdstuk III).

Experimenten in de natuur, waarbij zaden van OR-planten werden uitgezaaid op plaatsen waar geen OR-planten voorkomen zijn mislukt. Ook uit het uitgezaaide zaad van de op die plaatsen groeiende BZ-planten zijn geen nakomelingen ontstaan. Deze experimenten dienen te worden herhaald met een overvloed aan zaad. Dit wordt duidelijk uit het volgende. Op de Grie komen ongeveer 9 volwassen planten per m² voor (zie tabel 27, pag. 91). Deze planten produceren naar schatting gezamenlijk 10.000—15.000 zaden. Aangezien de populatiedichtheid constant is moet de mortaliteit van de kiemplanten en de zaden zeer hoog zijn. Voor andere standplaatsen gelden overeenkomstige overwegingen. Zaaiproeven dienen derhalve steeds met een overvloed aan zaden gedaan te worden, zeker onder omstandigheden van sterke concurrentie.

Transplantatieproeven waarbij OR-kiemplanten zijn uitgepoot op plaatsen waar alleen BZ-planten voorkomen hebben evenmin tot resultaten geleid. Ook de uitgepote kiemplanten van de BZ-planten die er thuis horen zijn alle dood gegaan. Het doen van experimenten door middel van zaaiproeven en het uitpoten van kiemplanten of juveniele planten op natuurlijke standplaatsen stuit dus op veel moeilijkheden; dit geldt in het bijzonder voor de standplaatsen langs onze kust, die binnen het bereik van de getijden liggen, waar de levensomstandigheden zeer wisselvallig zijn.

De breedte van de zaadvleugel en de grootte van het zaad

Bij het onderzoek naar de gevleugeldheid van het zaad zijn de zaden ingedeeld op grond van de breedte van de zaadvleugel. De vraag kan gesteld worden hoe het verband is tussen de breedte van de zaadvleugel en de grootte van het zaadlichaam. Om dit te onderzoeken zijn van een aantal populatiesteekproeven de afmetingen van het zaadlichaam van bz-, s- en or-zaden bepaald.

De „grootte” van deze zaden is vastgelegd door de afmetingen a en b volgens onderstaande figuur te meten.

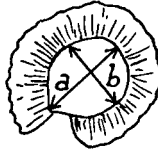


Fig. 5. *S.media*. De „grootte” van het zaad gemeten volgens a en b.

The „size” of the seed measured according to a and b.

Bij verwerking van de gegevens zijn de afmetingen a en b opgeteld. De zaden zijn ingedeeld in grootteklassen volgens (a + b). In klasse 1 varieert a + b van 0,98 mm - 1,10 mm, in klasse 2 van 1,10 mm - 1,22 mm enz.

In fig. 6 is aangegeven hoe de „grootte” van het zaadlichaam per zaadtype varieert. Op de abcis zijn de gemiddelden van de grootteklassen der zaden aangegeven, op de ordinaat het percentage zaden per klasse.

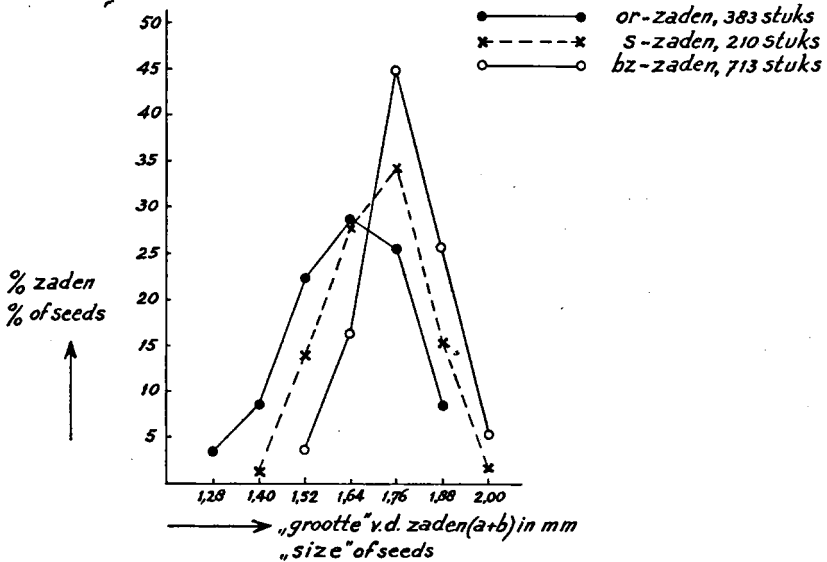


Fig. 6. *S.media*. Verband tussen de „grootte” van het zaadlichaam en de breedte van de zaadvleugel.

Relation between the „size” of the seed body and the width of the seedwing.

Uit de grafiek blijkt dat er een verband bestaat tussen de „grootte” van het zaadlichaam en de breedte van de zaadvleugel. De or-zaden zijn over het algemeen kleiner dan de s-zaden en deze zijn weer kleiner dan de bz-zaden.*

Wanneer het gewicht van de or-zaden en de bz-zaden wordt onderzocht dan blijkt dat het gemiddeld gewicht van 1000 or-zaden 0,088 gram is en het gemiddeld gewicht van 1000 bz-zaden 0,107 gram. De or-zaden zijn dus lichter in gewicht dan de bz-zaden.

Uit pag. 21 e.v. is gebleken dat bij individuele planten de zaden aan het distale einde van de bloeiwijze smallere vleugels hebben, dan aan het proximale einde; bovendien neemt het percentage ongevleugelde zaden sterk toe. Bij vergelijking met figuur 6 blijkt dus dat aan het distale einde de zaden kleiner en lichter worden. Ook bij andere soorten, o.a. bij *Rumex crispus* en *R. obtusifolius*, is dit verschijnsel geconstateerd (CAVERS & HARPER, 1966).

Wanneer de tabellen 3 en 4 resp. pag. 24 en pag. 25 worden gezien in samenhang met het geconstateerde verband tussen „grootte” van het zaad en breedte der zaadvleugel, dan blijken de populaties zeer uiteenlopende grootteverhoudingen der zaden te hebben. In het populatie-complex van Noord-Nederland is het percentage kleine zaden veel groter dan in Zuidwest-Nederland.

b. De grootte van de kiemplant in verband met de grootte van het zaad

Uit het onderzoek is gebleken, dat de or-zaden over het algemeen kleiner zijn dan de bz-zaden. Deze or-zaden hebben ook een lager gewicht dan de bz-zaden. Het ligt voor de hand om te veronderstellen, dat uit de kleinere en lichtere or-zaden kleinere kiemplanten zullen ontstaan dan uit de grotere en zwaardere bz-zaden. Om het verband tussen de grootte van het zaad en de grootte van de kiemplant te onderzoeken zijn de afmetingen van hypocotyl en cotylen bepaald van 50 kiemplanten afkomstig van or-zaden en van 50 kiemplanten afkomstig van bz-zaden.

In figuur 7 zijn op grond van de gemiddelde waarden van lengte en dikte van hypocotyl en van lengte en breedte der cotylen de kiemplanten uit de bz-zaden en or-zaden schematisch weergegeven.

* De gemiddelde grootte van het zaadlichaam is: or-zaden: 1,636; s-zaden: 1,711; bz-zaden: 1,777. De 0,95 betrouwbaarheidsintervallen voor deze gemiddelden zijn: or-zaden: 1,622 - 1,650; s-zaden: 1,694 - 1,728; bz-zaden 1,769 - 1,785. Hieruit blijkt duidelijk dat de gemiddelden significant verschillend zijn.

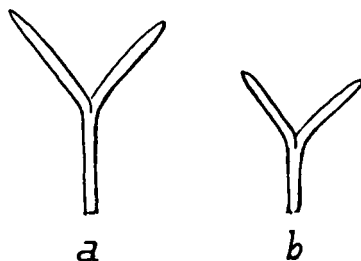


Fig. 7. *S. media*. De verhouding van de grootte van het bovengrondse deel van de kiemplanten van bvz-zaden (a) en or-zaden (b).

The relative size of the overground part of the seedlings of bvz-seeds (a) and orw-seeds (b).

Duidelijk blijkt, dat de kiemplanten uit de bvz-zaden over het algemeen veel groter zijn dan die uit de or-zaden. In het populatiecomplex van Noord-Nederland is het percentage kleine or-zaden veel groter dan in Zuidwest-Nederland; het percentage kleine kiemplanten is in het eerste gebied dus ook veel groter dan in het tweede. Voor de oecologische betekenis van dit verschijnsel wordt verwezen naar pag. 106 e.v.

c. *De sculptuur van de zaadhuid*

De zaadhuid van de zaden van *S. media* kan glad zijn of bezet met fijne of grove korrels. Bij een vergroting van ca. 40 x ziet men dat de korrels vanaf de micropyle meestal in concentrische rijtjes over het boogvormig verdikte deel van het zaad lopen, waaronder het embryo ligt. In één zaaddoos kunnen alle overgangen van glad tot grof gekorrelt voorkomen. In totaal zijn 17 populatiestekproeven op de sculptuur van de zaadhuid onderzocht. Zaaddozen met grof gekorrelde zaden zijn in alle populaties zeldzaam. Duidelijk papilleuze zaden zijn niet waargenomen. Er zijn geen correlaties gevonden tussen de sculptuur enerzijds en de geografische verspreiding en/of het milieu anderzijds.

De versiering van de zaadhuid is alleen bij sterke vergroting waar te nemen, doch is ook dan moeilijk te omschrijven en zeer variabel. Als diagnostisch kenmerk is ze daarom van weinig waarde.

De kleur van de zaadhuid varieert van lichtbruin tot zwartbruin.

2. De vrucht

a. *De lengte van de vrucht en de kelk*

De verhouding van de lengte van de vrucht en de lengte van de kelk wordt veel gebruikt als kenmerk ter onderscheiding van *S. media* en *S. marina*. De Flora van HEIMANS, HEINSIUS en THUISSE (1965) ver-

meldt voor *S.marginata* (= *S.media* Presl) dat de vrucht ver buiten de kelk uitsteekt. Bij *S.salina* (= *S.marina*) en *S.media* Fr. (= *S.marina*) zou de doosvrucht weinig langer zijn dan de kelk.

De lengte van de vrucht en de kelk en de verhouding van vruchtlengte en kelklengte zijn onderzocht bij 8 populatiesteekproeven. Uit dit onderzoek is gebleken, dat de onderlinge verschillen in frequentieverdelingen samenhangen met het percentage OR-zaaddozen in de steekproef. De afzonderlijke populatiesteekproeven zullen niet behandeld worden, maar er zal een overzicht gegeven worden van de vruchtlengte en de kelklengte van BZ-, S- en OR-zaaddozen. In tabel 7 worden de resultaten samengevat.

Tabel 7
Table 7

Orgaan <i>Organ</i>	Type zaaddoos <i>Capsule</i> type	Aantal onderz. organen <i>Number</i> <i>of organs</i> <i>examined</i>	Percentage <i>Percentage</i> Lengte in mm <i>Length in mm</i>								
			2	3	4	5	6	7	8	9	10
vrucht <i>fruit</i>	BZ	979				6,1	22,6	38,3	28,2	4,3	0,5
	BVW										
	S	303			5,3	22,1	37,6	27,1	7,6	0,3	
	NW										
kelk <i>calyx</i>	OR	351		0,3	18,8	46,2	23,6	9,7	1,4		
	URW										
	BZ	979	0,6	9,2	39,6	43,4	7,1	0,1			
	BVW										
	S	303	0,3	8,7	51,4	35,9	3,7				
OR											
	URW	351	0,6	10,7	62,3	22,8	3,6				

S.media. De vruchtlengte en kelklengte van BZ-, S- en OR zaaddozen. onderz. = onderzochte.

The length of fruit and calyx of BVW-, NW- and URW-capsules.

Uit tabel 7 blijkt, dat de BZ-zaaddozen over het algemeen langer zijn dan de OR-zaaddozen, terwijl de S-zaaddozen een intermediaire positie innemen.

Het gemiddelde van de lengte der kelk van BZ-zaaddozen verschilt significant van die der OR-zaaddozen.*

* De gemiddelde lengte van de kelk van de OR-zaaddozen is 4,18 mm, die van de BZ-zaaddozen is 4,47 mm. Het 0,95 betrouwbaarheids interval is voor het gemiddelde van de kelklengte van de OR-zaaddozen 4,11 - 4,25 en van de BZ-zaaddozen 4,43 - 4,51. Hieruit blijkt dat de gemiddelde kelklengte van OR- en BZ-zaaddozen significant verschillend is.

De verhouding vruchtlengthe/kelklengte is berekend uit bovengenoemde gegevens, zie tabel 8.

Tabel 8
Table 8

Ratio vruchtlengthe/kelklengte <i>Ratio length of fruit/length of calyx</i>	Percentage <i>Percentage</i> Zaaddoostype <i>Capsuletype</i>		
	OR <i>URW</i>	S <i>NW</i>	BZ <i>BVW</i>
1,0 — 1,3	74,9	55,2	33,0
1,4 — 1,7	25,1	41,9	56,6
1,8 — 2,1		2,9	9,9
2,2 — 2,5			0,5

S.media. De ratio vruchtlengthe/kelklengte bij 979 BZ-, 303 S- en 351 OR-zaaddozen.

The ratio of the length of fruit/length of calyx of 979 BVW-, 303 NW- and 351 URW-capsules.

Zoals te verwachten is levert het merendeel der BZ-zaaddozen een hoger verhoudingsgetal op dan de OR-zaaddozen, terwijl de S-zaaddozen een intermediaire positie innemen. De BZ-zaaddozen steken over het algemeen verder buiten de kelk uit dan de OR-zaaddozen.

Uit het onderzoek blijkt dus, dat ook bij *S.media* veel zaaddozen worden gevonden, die weinig langer zijn dan de kelk. Door de grote overlappende variatie heeft de verhouding van vruchtlengthe en kelklengte geen diagnostische betekenis met betrekking tot *S.marina* (zie pag. 52 e.v.).

b. Het aantal zaden per vrucht

Om het aantal zaden per zaaddoos van OR- en BZ-planten te kunnen vergelijken zijn planten uit bz-zaden van de Grie (Terschelling) en planten uit or-zaden van de Boschplaat onder dezelfde omstandigheden in de proeftuin gekweekt. In tabel 9 wordt het aantal zaden per zaaddoos weergegeven voor 163 OR-zaaddozen en 272 BZ-zaaddozen.

Tabel 9
Table 9

Aantal zaden per zaaddoos <i>Number of seeds per capsule</i>	Percentage zaaddozen <i>Percentage of capsules</i>	
	Zaaddoostype <i>Capsuletype</i>	
	OR <i>URW</i>	BZ <i>BVW</i>
0—20		1,4
21—40	7,4	8,5
41—60	12,3	16,1
61—80	20,9	19,1
81—100	22,1	18,8
101—120	16,5	22,4
121—140	12,8	10,3
141—160	6,1	3,3
161—180	1,8	

S.media. Het aantal zaden per zaaddoos bij 163 OR- en 272 BZ-zaaddozen van gekweekte planten.
Het gemiddeld aantal zaden per zaaddoos is voor de OR-zaaddozen 90 en voor de BZ-zaaddozen 86.

The number of seeds per capsule of 163 URW- and 272 BVW-capsules of cultivated plants.

The mean number of seeds per capsule is for the URW-capsules 90 and for the BVW-capsules 86.

Uit tabel 9 blijkt, dat de frequentieverdelingen vrijwel samenvallen; de verschillen zijn niet significant. De BZ-planten van de Grie en de OR-planten van de Boschplaat vormen onder overeenkomstige omstandigheden overeenkomstige aantallen zaden per zaaddoos. Er bestaan geen genetische verschillen in dit opzicht tussen BZ- en OR-planten.

3. De bloem

a. Het aantal meeldraden per bloem

De variabiliteit van de individuele planten

Het aantal meeldraden per bloem wordt in veel determinatiewerken beschouwd als een belangrijk kenmerk om *S.media* en *S.marina* te onderscheiden. Volgens HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) heeft *S.media* 10 meeldraden per bloem en *S.marina* 3-5(-8).

Na een uitvoerige voorstudie van enkele populaties is bij 30 planten de variatie van het aantal meeldraden per bloem nauwkeurig onderzocht. De bloemen zijn daarbij ingedeeld in 10 klassen op grond van

het aantal meeldraden per bloem. In tabel 10 wordt van 5 representatieve planten de variatie in het aantal meeldraden per bloem weergegeven.

Tabel 10
Table 10

Plant <i>Plant</i>	Percentage bloemen <i>Percentage of flowers</i>										Aantal bloemen <i>Number of flowers</i>	
	Aantal meeldraden per bloem <i>Number of stamens per flower</i>											
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9		10
M 205										2,0	98,0	51
M 216				2,3		2,3			2,3	6,8	86,3	44
M 217	7,0	1,8	1,8	3,4		1,8			7,0	7,0	70,2	57
M 209	79,5	5,4	1,1	4,3	1,1		1,1		1,1		6,4	93
M 207	99,0			1,0								101

S. media. Het aantal meeldraden per bloem bij 5 kenmerkende planten.

The number of stamens per flower of 5 characteristic plants.

Uit tabel 10 blijkt dat er tussen de planten grote verschillen kunnen bestaan voor wat betreft de variabiliteit van het androecium. Deze verschillen berusten op een verschillende mate van reductie van het androecium. Deze reductie is zodanig dat het aantal meeldraden per bloem en/of staminodia steeds 10 is, zelden 9. De reductie kan zover gaan dat de planten geen enkele bloem met 2 kransen van 5 fertiele meeldraden meer vormen; een voorbeeld hiervan is plant M 207. Ook bij het meest voorkomende type planten zoals plant M 205 worden soms enkele bloemen gevonden waarbij één meeldraad gereduceerd is tot een staminodium of waarbij de meeldraad geheel verdwenen is.

Opvallend is dat de planten óf overwegend normale bloemen vormen óf overwegend bloemen met staminodia. Planten die overwegend 4, 5 of 6 meeldraden per bloem vormen en voor het overige staminodia zijn niet gevonden.

Bij kweekproeven zijn enkele bloemen gevonden met 11 fertiele meeldraden.

De variabiliteit van de populaties

In Noord-Nederland zijn 10 populaties van *S. media* onderzocht en in Zuidwest-Nederland 9. Per populatie zijn 100-150 bloemen onderzocht. De steekproeven zijn genomen in 1959, 1963, 1964 en 1965. De

vindplaatsen der populaties zijn aangegeven op de kaarten van Noord-Nederland en Zuidwest Nederland (resp. fig. 2 en 3, bijlage 1) en op de detailkaart van Oost-Terschelling (fig. 4, bijlage 2).

In tabel 11 worden 2 relatieve frequentieverdelingen gegeven, die representatief zijn voor de onderzochte steekproeven.

Tabel 11
Table 11

Vindplaats <i>Locality</i>	Percentage bloemen <i>Percentage of flowers</i>										Aantal bloemen <i>Number of flowers</i>	
	Aantal meeldraden per bloem <i>Number of stamens per flower</i>											
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9		10
Spieringschor, N-Beveland						1		1	3	9	86	100
Boschplaat bij paal 26	5	1	1	1		1	2	3	3	13	70	100

S. media. De relatieve frequentieverdelingen van het aantal meeldraden per bloem van 2 representatieve populatiesteekproeven.

The relative frequency distributions of the number of stamens per flower of 2 representative population samples.

Van de onderzochte steekproeven zijn die van de volgende vindplaatsen van het type van het Spieringschor: het Zwin (Z.-Vlaanderen); de Kaloot (Z-Beveland); de Inlaag 1887, Ellewoutsdijk (Z-Beveland); het schor bij Waarde (Z-Beveland); het schor bij Bath (Z-Beveland); het schor bij Bergen op Zoom (N-Brabant); de Suzanna Inlaag (Schouwen en Duiveland); het Springersgors, Ouddorp (Goeree); de Slufter (Texel); de Grie (Terschelling); de Westerkwelder (Schiermonnikoog); de Oosterkwelder tussen paal R-S, (Schiermonnikoog); de Oosterkwelder bij paal P.

Van het type van de Boschplaat zijn de volgende steekproeven: de Groede; de Boschplaat bij paal 23 ten Zuiden van de duintjes; de Boschplaat bij paal 25 ten Zuiden van de duintjes en de Boschplaat bij paal 23 ten Noorden van de duintjes.

Uit tabel 11 blijkt, dat bloemen met 10 meeldraden in alle steekproeven verreweg het meest voorkomen. Bloemen met 9 meeldraden komen in de meeste steekproeven veel voor; bij 11 van de 19 steekproeven met meer dan 10%. Bloemen met 8 meeldraden zijn zeldzaam. Naarmate het aantal meeldraden per bloem lager wordt worden de bloemen zeldzamer.

Binnen de onderzochte populatiesteekproeven nemen die van de

Groede en van de Boschplaat een bijzondere positie in door het betrekkelijk hoge percentage bloemen met uitsluitend staminodia. (zie tabel 11). Deze bloemen zijn afkomstig van planten zoals M 209 en M 207 tabel 10, pag. 37). Deze typen van planten zijn op deze plaatsen betrekkelijk veel aangetroffen.

De invloed van de erfelijke aanleg en het milieu op het aantal meeldraden per bloem

Om na te gaan of de reductie van het androecium, zoals dit voorkomt bij planten van het type M 207, genotypisch wordt bepaald dan wel of deze het gevolg is van milieu-invloeden, zijn planten gekweekt uit zaad van plant M 207. Ter vergelijking zijn nakomelingen van plant M 205 gekweekt, welke plant een normaal ontwikkeld androecium bezit. De bestuiving van de ouderplanten heeft in de natuur plaats gevonden. Bij de meeste bloemen van M 207 zal tegengevolge van de reductie van het androecium kruisbestuiving opgetreden zijn.

Van de 38 planten van de nakomelingschap van M 207 hadden 14 planten in hoofdzaak bloemen met uitsluitend staminodia, 7 planten hadden gemiddeld 5 staminodia per bloem en 17 planten hadden normale bloemen. In de nakomelingschap van plant M 205 zijn geen bloemen met staminodia waargenomen. Hieruit blijkt, dat de reductie genotypisch wordt bepaald.

Bloemen met een gereduceerd androecium hebben vrijwel steeds een goed ontwikkelde stamper, waarin zaden met levenskrachtige embryonen ontstaan.

Bij *S.media* komen ook bloemen voor, waarbij de stamper gereduceerd is. Deze bloemen komen zeer zelden tussen normaal ontwikkelde bloemen aan dezelfde plant voor.

b. De grootte van de bloem, de stand der stempels en de kleur van de bloem

Uit populatieonderzoek is gebleken, dat de diameter van de bloem bij volledige opening varieert van (7-)10-12(-13) mm. Bloemen met 8-10 meeldraden hebben een diameter van 10-13 mm. Bloemen met 1-8 meeldraden zijn meestal iets kleiner nl. 9-10 mm. Bloemen met uitsluitend staminodia zijn duidelijk kleiner en hebben een diameter van slechts 7-9 mm (zie fig. 1 g,h,k,l en m, pag. 19). De reductie in bloemgrootte blijkt dus samen te gaan met de reductie van het androecium.

De lengte der sepalen varieert van (2-) 4-5 (-7) mm, de petalen zijn even lang of iets korter dan de sepalen. De episepale meeldraden zijn groter dan de epipetale (fig. 1 g). De lengte van het filament van de

episepale meeldraden varieert van (1,9-)2,6-3,3(-3,8) mm; de lengte van de antheren van deze meeldraden van (0,7-)0,9-1,3(-1,5) mm. Het overium is 0,2-0,4 mm korter dan het filament van de episepale meeldraad. De lengte van het filament van de epipetale meeldraden varieert van (1,4-)2,1-2,7(-2,9) mm; die van de antheren van deze meeldraden van (0,6-)0,8-1,0(-1,3) mm.

Bij bloemen, waarin staminodia voorkomen, kunnen alle overgangen gevonden worden van goed uitgegroeide fertiele meeldraden tot zeer kleine staminodia, waaraan filament en anthere vaak nog te herkennen zijn.

De lengte van de stijl en de stempel is tezamen 0,6-0,8(-1,0) mm.

Uit het onderzoek naar de lengte der kelk (tabel 7, pag. 34) is gebleken, dat er kleine verschillen bestaan in de lengte der kelkbladeren van de BZ-, S- en OR-planten. De bloemen van de BZ-planten zijn over het algemeen iets groter dan die van de OR-planten. Deze verschillen zijn alleen bij een groot aantal bloemen vast te stellen en hebben dan ook geen diagnostische betekenis. De kelk wordt bij het uitgroeien van de vrucht niet langer.

Een kenmerk met diagnostische waarde is de stand der stempels. Wanneer bij *S.media* de bloemen voor de eerste maal opengaan zijn de stempels rechtopstaand of schuin omhoog gericht en aan de top omgebogen. Het binnenste receptieve deel van de stempel waarop de papillen staan is naar binnen gericht. Later in de bloeitijd (de bloemen bloeien onder gunstige omstandigheden meestal 2-3 achtereenvolgende dagen) buigen de stempels naar buiten in een verticaal vlak, waardoor het papilleuze deel van de stempel naar de antheren wordt gewend (zie fig. 1 k en l (pag. 19). De stand der stempels is bij *S.media* meestal anders (zie fig. 8f, pag. 43).

De kleur der bloemen varieert van volkomen wit tot donker paars; steeds hebben de gekleurde bloemen een wit hartje. Planten met uitsluitend witte bloemen zijn zeldzaam. De gehele plant is dan bleekgroen gekleurd. Bij de planten met gekleurde bloemen zijn de basale stengeldelen vaak paars gekleurd.

4. De beharing en de bracteae

Bij *S.media* zijn in de populaties alleen behaarde planten aangetroffen. De haren zijn uitsluitend klierharen bestaande uit (3-)4-6(-8) cilindrische cellen en een bolvormige topcel, met een totale lengte van 0,16-0,40 mm (zie fig. 1 n, pag. 19). Deze topcel scheidt een kleverige substantie af. Soms ontbreekt de bolvormige topcel.

Alleen de bloeiwijze is behaard, bovenaan meestal dichter dan onderaan. De internodia zijn bovenaan behaard, onderaan kaal; bij dichtbehaarde planten zijn zij ook onderaan behaard. De bloemsteeltjes en de kelkbladeren zijn meestal het dichtst behaard. Een enkele maal zijn aan één bloeiwijze bloemen met onbehaarde kelkbladeren en bloemsteeltjes aangetroffen, (de onderste aan de bloeiwijze), naast bloemen met behaarde kelkbladeren en bloemsteeltjes (de hogere aan de bloeiwijze). Ook de bracteae zijn vaak behaard; een enkele maal komen enige haren op de stipulae voor.

Bij dichtbehaarde planten wordt de overgang van het vegetatieve stengeldeel door de beharing scherp afgegrensd tegen het generatieve deel (de bloeiwijze); deze overgang is eveneens duidelijk vast te stellen aan het snel korter worden der bracteae. Bij deze overgang wordt meestal een plotseling korter worden der bracteae aangetroffen in verhouding tot de gewone bladeren. Deze verkorting gaat tot $1/3$ van de lengte der gewone bladeren (zie fig. 1 a, pag. 19). Dit kenmerk is van betekenis voor het onderscheid tussen *S.media* en *S.marina*. (vgl. fig. 1a, pag. 19 en fig. 8a, pag. 43).

5. De groeivorm en de lengte van bladeren en internodia

De wijze van vertakking, de lengte van stengels, internodia en bladeren is bij *S.media* zeer variabel. De groeivorm van de planten wordt grotendeels bepaald door de dichtheid der vegetatie. Op open terreinen komen sterk vertakte, liggende tot opstijgende planten voor. De hoofdvertakkingen worden bij deze planten aan de basale stengelleden gevonden. Deze takken spreiden zich min of meer straalsgewijs van het vertakkingscentrum uit. De internodia zijn evenals de bladeren betrekkelijk kort.

Bij regelmatige inundatie en bij overstuiving ontstaan vertakkingswijzen, die veel overeenkomst vertonen met die van planten uit gesloten vegetaties. Op terreinen met een gesloten vegetatie zijn de planten opgericht en zijn hun basale stengelleden weinig vertakt. De stengels zijn langer dan die van de planten van open terreinen, terwijl ook de internodia en de bladeren langer zijn. (zie fig. 1a, pag. 19). Tussen de groeivormen van terreinen met ijle en met gesloten vegetaties komen alle overgangen voor.

Wanneer de nakomelingschap van planten met de groeivormen van terreinen met ijle en met gesloten vegetaties onder dezelfde omstandigheden worden opgekweekt, dan verdwijnen de verschillen. De verschillen in groeivorm worden dus door het milieu veroorzaakt. De factor licht is hierbij van zeer grote betekenis, hetgeen uit kweekproeven gebleken is.

S.media is een overjarige soort. De planten sterven in het najaar en de winter bovengronds grotendeels af en alleen de basale stengeldelen blijven in leven. Deze basale stengeldelen vormen periderm onder de epidermis en krijgen hierdoor een bruin en houtig uiterlijk.

S.media is een soort die een bedekking door zand en klei tengevolge van sedimentatie goed kan verdragen. Op de kwelderwal van de Grie (Terschelling) zijn planten gevonden, waarbij de overgang van wortel naar stengel zich ongeveer 15 cm onder het maaiveld bevond. Deze ondergrondse takken dragen vaak adventiefwortels. Een enkele maal zijn planten gevonden waarbij de hoofdwortel afgestorven was, terwijl de bovenste delen der plant nog groen waren en vrucht droegen. De functie van de hoofdwortel is bij deze planten geheel overgenomen door de adventiefwortels. De aanpassing aan bedekking door zand en klei is noodzakelijk voor de levenskansen van soorten in gebieden waar sedimentatie herhaaldelijk plaats vindt.

Op zandige bodem vormen de planten van *S.media* grote lichtbruin-gekleurde en sterk vertakte wortelstelsels, op kleiige bodem is deze vertakking minder sterk en dan is meestal de hoofdwortel duidelijk te herkennen.

Door de zeer grote variabiliteit van vorm en afmeting van de stengel en het blad zijn deze voor de classificatie van weinig betekenis.

Onderzocht is of er kleine verschillen bestaan in lengte van internodia en bladeren van BZ- en OR-planten van één standplaats. Dit kon niet worden aangetoond. Vervolgens zijn de afmetingen van internodia en bladeren bepaald bij planten, die onder gelijke omstandigheden zijn opgekweekt uit zaad van OR-planten van de Boschplaat en van BZ-planten van de Grie (Terschelling). Beide standplaatsen verschillen sterk van elkaar in vegetatie, bodem, waterhuishouding etc. (zie Hoofdstuk III, pag. 80 e.v.). Door het biometrisch onderzoek konden geen significante verschillen worden aangetoond.

C. S.MARINA

1. Het zaad

a. *De zaadrand*

De variabiliteit van de individuele planten

Algemeen geldt de mate van gevleugeldheid van het zaad in de literatuur als een zeer belangrijk diagnostisch kenmerk van *S.marina*. Volgens HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) zijn de zaden van *S.marina* meestal alle ongevleugeld; soms echter komen onderin een zaaddoos bovendien enkele gevleugelde zaden voor.

Bij *S.marina* worden in de literatuur evenals bij *S.media* de zaden onderscheiden in „geveleugelde” en „ongeveleugelde”. Ook bij *S.marina* komen echter alle overgangen voor van ongeveleugelde tot zeer breed geveleugelde zaden, wanneer de zaden bij een voldoende vergroting bekeken worden. Aangezien de zaden van *S.marina* wat betreft vorm en grootte zeer veel overeenkomst vertonen met die van *S.media* zijn ze op dezelfde wijze ingedeeld als bij *S.media* (zie tabel 1, pag. 18).

In fig. 8 b,c,d en e, pag. 43, zijn enkele zaadtypen afgebeeld. De

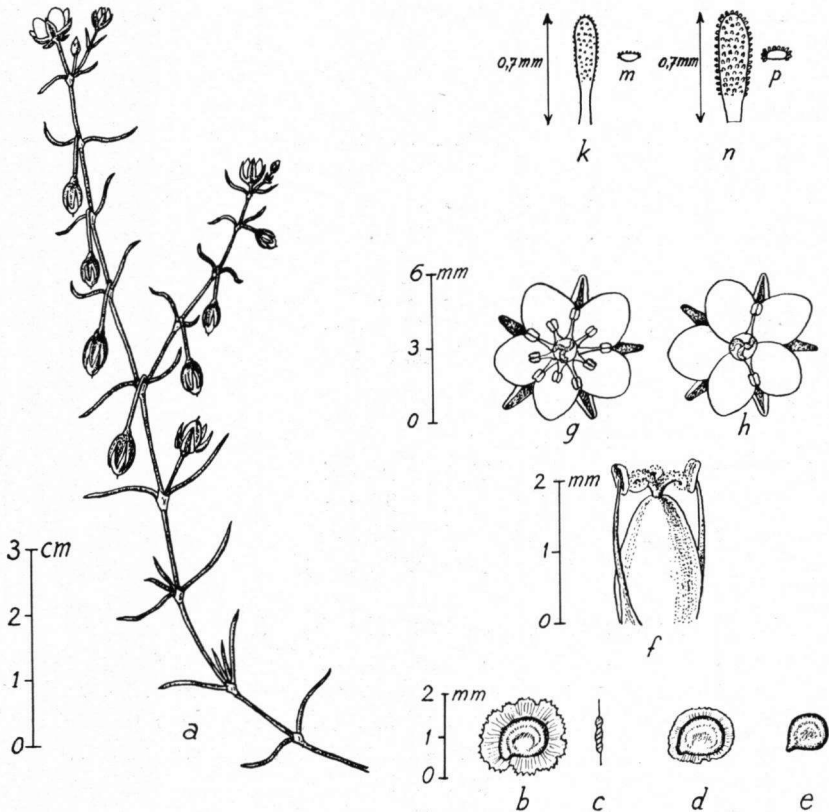


Fig. 8. *S.marina*. a. habitus; b. en c. breedgeveleugeld zaad; d. smalgeveleugeld zaad; e. ongeveleugeld zaad; f. stamper met gekrulde stempels; g. bloem met 10 fertiele meeldraden; h. bloem met 2 fertiele meeldraden, deze meeldraden zijn gelegen tegenover de kelkbladeren 4 en 5, d.i. het meest voorkomende geval; k. en m. stempel van *S.media*; n. en p. stempel van *S.marina*.

a. habit; b. and c. broadly winged seed; d. narrowly winged seed; e. unwinged seed; f. pistil with strongly recurved and twisted stigmas; g. flower with 10 fertile stamens; h. flower with 2 fertile stamens; k. and m. stigma of *S.media*; n. and p. stigma of *S.marina*.

vleugel van de bz-zaden is bij *S.marina* over het algemeen verder ingesneden dan de vleugel van de bz-zaden van *S.media* (vgl. fig. 8 b, pag. 43 met fig. 1 b, pag. 19).

Bij *S.marina* zijn, in tegenstelling tot *S.media*, s-zaden betrekkelijk zeldzaam, doch dit geldt niet voor de BZ-planten. In de zaaddozen, waarin slechts enkele bz-zaden voorkomen, is de overgang van or- naar bz-zaden meestal abrupt, dus zonder een geleidelijke overgang via s-zaden.

De zaaddozen van *S.marina* zijn evenals bij *S.media* ingedeeld in BZ-, S- en OR-zaaddozen; deze zaaddozen hebben resp. meer dan 70% bz-, s- en or-zaden.

De variatie in de mate van gevleugeldheid der zaden is bij 30 planten nauwkeurig bestudeerd. Dit onderzoek heeft plaats gevonden aan de proximale zaaddozen en bij een deel der planten ook aan de distale zaaddozen. Het percentage or-, s- en bz-zaden, dat in de afzonderlijke zaaddozen wordt aangetroffen is geschat volgens de elfdelige schaal, genoemd op pag. 20. De resultaten van het onderzoek worden op dezelfde wijze weergegeven als bij *S.media* (zie pag. 20).

Omdat de variatie der zaden bij veel planten hetzelfde beeld vertoont wordt deze alleen van de karakteristieke planten weergegeven.

De variatie van deze planten is als volgt:

- S 3 , proximaal : 30(or 10)
 .. , distaal : 27(or 10)
 S 2 , proximaal : 23(or 10); 7(or 9 bz +)
 .. , distaal : 36(or 10); 5(or 9 bz +)
 S 1 , proximaal : 11(or 10); 10(or 9 bz +); 1(bz 9 or +)
 .. , distaal : 37(or 10); 3(or 9 bz +)
- S 221, proximaal : 10(bz 10); 3(bz 10 s +); 2(bz 10 or +)
 .. , distaal : 1(bz 10); 1 (bz 9 s +); 1(bz 9 s + or +); 1(bz 8 s 1); 1(bz 5 s 5); 1(bz 5 s 3 or +); 1(bz 4 s 4 or +); 1(bz 2 s 4 or 3); 1(bz 1 or 8); 1(bz + s 1 or 7); 1(bz + s 1 or 8); 1(bz + s + or 9); 1(bz + or 9); 1(s + or 9)
- S 226, proximaal : 7(bz 10); 4(bz 9 s + or +); 2(bz 9 s +); 2(bz 9 or +)
 .. , distaal : 2(bz 10); 1(bz 9 s +); 1(bz 9 or +); 1(bz 8 s 1); 1(bz 8 s + or 1); 1(bz 6 s 2 or 1); 1(bz 5 s + or 3); 1(bz 3 s 3 or 3); 1(bz 2 s 7 or +); 1(bz 2 s 3 or 5); 1(s 8 or 1); 1(s 7 or 2); 1(s 2 or 7)

De planten kunnen in twee groepen ingedeeld worden.

In de eerste groep worden planten aangetroffen, die uitsluitend or-

zaden produceren én planten, die behalve or-zaden ook een laag percentage bz-zaden voortbrengen. Representanten uit deze groep zijn de planten S 1, S 2 en S 3.

Plant S 1 heeft in één proximale zaaddoos overwegend bz-zaden. Deze ene doos heeft totaal 19 zaden waaronder 18 bz-zaden en 1 or-zaadje. Dit aantal ligt ver onder het gemiddeld aantal zaden per zaaddoos van deze plant, dat 73 bedraagt. Hieruit kan worden afgeleid dat de zaaddoos met de 19 zaden een armelijk ontwikkelde zaaddoos is, waarin de bovenste zaden niet tot ontwikkeling zijn gekomen. Plant S 1 behoort duidelijk tot hetzelfde type als plant S 2.

In de tweede groep worden planten gevonden die in de proximale zaaddoos overwegend bz-zaden produceren. Vertegenwoordigers uit deze groep zijn de planten S 221 en S 226. Deze planten zijn in ons land alleen op Terschelling gevonden.

Bij vergelijking van de proximale met de distale zaaddoos blijkt dat bij alle in aanmerking komende planten in de distale zaaddoos minder bz-zaden voorkomen, terwijl bij de BZ-planten de zaden in de distale zaaddoos veelal smallere vleugels hebben.

Bij 4 planten is de inhoud der zaaddoos nog nauwkeuriger onderzocht. Hierbij is ook het aantal zaden per zaaddoos geteld en de lengte der zaaddoos gemeten. In tabel 12 worden de resultaten van het onderzoek weergegeven.

Tabel 12
Table 12

Plant <i>Plant</i>	Plaats <i>Situation</i>	Aantal zdd. <i>Number of cp.</i>	Percentage zaden <i>Percentage of seeds</i>				Gemiddeld aantal zaden per zaaddoos <i>Mean number of seeds per cp.</i>	Gemiddelde lengte van de zdd. in mm <i>Mean length of the capsule in mm</i>
			Zaadtype <i>Seedtype</i>					
			o uw	r rw	s nw	bz bv		
S 3	proximaal	30	100			73	4,6	
„	distaal	27	100			67	4,4	
S 1	proximaal	22	98		2	91	4,8	
„	distaal	40	99,2		0,8	83	4,4	
S 221	proximaal	15	0,4		0,9	98,7	64	5,0
„	distaal	15	21,1	12,0	19,3	47,6	51	4,2
S 226	proximaal	15	1,3	0,2	1,3	97,2	68	5,6
„	distaal	14	12,8	12,2	24,7	50,3	42	4,3

S.marina. De variabiliteit van de zaden in de proximale en de distale zaaddoos.

zdd. = zaaddoos (zaaddoos).

The variability of the seeds in the proximal and the distal capsules.
cp. = capsule(s).

· Uit tabel 12 blijkt eveneens duidelijk dat in de distale zaaddozen het percentage bz-zaden afneemt. Bij de planten S 221 en S 226 hebben de distale zaaddozen een hoger percentage zaden met smallere vleugels. De distale zaaddozen hebben bij alle planten een lager gemiddeld aantal zaden per zaaddoos terwijl de lengte van deze zaaddozen kleiner is. Al deze gegevens wijzen er dus op, dat evenals bij *S.media* ook bij *S.marina* de omstandigheden aan het einde van de bloeiwijze minder gunstig zijn voor de vorming van zaden en vruchten dan aan het begin ervan en dat derhalve de zaden smallere vleugels krijgen.

Evenals bij *S.media* komen in één zaaddoos de bz-zaden onderaan de centrale placenta voor en de or-zaden bovenaan.

Samenvattend blijkt, dat de variabiliteit van de eerstgevormde zaaddozen klein is en dat deze bij de planten met bz-zaden later groter wordt door de vorming van zaden met smallere vleugels. De planten kunnen op grond van de inhoud van de eerstgevormde zaaddozen ingedeeld worden in OR-planten en BZ-planten. S-planten zijn bij het onderzoek niet waargenomen.

De variabiliteit van de populaties

In Zuidwest-Nederland zijn 19 populaties onderzocht, in Noord-Nederland eveneens 19 en in Midden-Nederland is 1 populatie onderzocht (bij Lelystad in Oostelijk Flevoland). De vindplaatsen der populaties zijn aangegeven op de kaarten van Noord-Nederland en Zuidwest-Nederland (resp. fig. 2 en 3, bijlage 1) en op de detailkaart van Oost-Terschelling (fig. 4, bijlage 2). De steekproeven zijn genomen in de jaren 1959, 1963, 1964 en 1965.

Per populatie zijn zaaddozen verzameld van planten die regelmatig verspreid in het terrein stonden.

Tabel 13
Table 13

Vindplaats <i>Locality</i>	Percentage zaaddozen <i>Percentage of capsules</i>		Aantal zaaddozen <i>Number of capsules</i>
	Zaaddoostype <i>Capsuletype</i>		
	OR <i>URW</i>	BZ <i>BVW</i>	
Zwin, Zeeuws-Vlaanderen	100		100
de Grie, Terschelling	27	73	169

S.marina. De relatieve frequentieverdelingen van de zaaddoostypen van 2 representatieve populatiesteekproeven.

The relative frequency distributions of the capsuletypes of 2 representative population samples.

Op grond van het onderzoek aan de individuele planten zijn de zaaddozen ingedeeld in BZ- en OR-zaaddozen met resp. meer dan 70% bz- en or-zaden.

De onderzochte steekproeven kunnen in twee groepen worden verdeeld. In tabel 13 wordt van ieder der twee groepen een representatieve steekproef weergegeven.

Steekproeven genomen in de populaties van de volgende vindplaatsen hebben de samenstelling als die van het Zwin: Westkapelle (Walcheren); de Quarlespolder (Walcheren); de Kaloot (Z-Beveland); de Inlaag 1887 bij Ellewoutsdijk (Z-Beveland); Hoedekenskerke (Z-Beveland); Ossendrecht (N-Brabant); St.-Philippe (langs Zeeschelde, België); Veere (Walcheren); de Middelpaten (Veerse Meer); Wissekerke (N-Beveland); de Westenschouwse Inlaag (Schouwen en Duiveland); Zierikzee (Schouwen en Duiveland); Zonnemaire (Schouwen en Duiveland); de Kwade Hoek, schor (Goeree); de Kwade Hoek, duinvallei (Goeree); den Bommel (Overflakkee); Hellevoetsluis (Voorne en Putten); Willemstad (N-Brabant); bij Lelystad (Oostelijk Flevoland); de schorren (Texel); Oude Schild (Texel); de Grie, kwelderwal bij Horrekooi (Terschelling); de Grie, ten Oosten Horrekooi; de Groede (Terschelling); de Boschplaat bij paal 27 (Terschelling); Hollum (Ameland); Nieuwlandsrijd, langs stuifdijk (Ameland); Nieuwlandsrijd bij Zinkesloot; Nieuwlandsrijd bij Oordersloot; Strandvlakte bij paal 8 (Schiermonnikoog); langs zuidrand Kobbeduinen (Schiermonnikoog); ten Oosten Herdershut, Oosterkwelder (Schiermonnikoog); Warfum (Groningen); het Klaarkammermeer bij Dokkum (Friesland); Nieuw-Biltzijl (Friesland); Zurich (Friesland); het Balgzand (N-Holland).

De steekproef van de Grie, gevonden tussen de Horrekooi en de Jan Willemskooi is de enige waarbij een hoog percentage BZ-zaaddozen werd gevonden. Deze steekproef zal in het vervolg de BZ-steekproef worden genoemd.

Samenvattend kan vastgesteld worden, dat van de 39 steekproeven er 38 uitsluitend OR-zaaddozen hebben. Bij één steekproef komt een zeer hoog percentage BZ-zaaddozen voor nl. 73%. Tussen de populatiesteekproeven van Noord-Nederland en Zuidwest-Nederland bestaan dus, met uitzondering van de BZ-steekproef van de Grie, geen verschillen.

In de steekproeven met OR-zaaddozen komen zaaddozen voor met uitsluitend or-zaden en zaaddozen waarin naast or-zaden ook bz-zaden worden aangetroffen (minder dan 70%). Voor een nader inzicht in het voorkomen van deze bz-zaden in OR-zaaddozen wordt in tabel 14 een gedetailleerd overzicht gegeven van de inhoud van 1837 zaaddozen van 16 populaties uit Zuidwest-Nederland, Midden-Nederland en Noord-Nederland.

Tabel 14
Table 14

Aant. zdd. N. of cp.	Aant. stpr. N. of sa.	OR-zdd. zonder bz-zd. URW-cp. without bv-w-se.	Percentage zaaddozen Percentage of capsules						
			OR-zaaddozen met bz-zaden URW-capsules with bv-w-seeds Percentage bz-zaden Percentage of bv-w-seeds						
			1-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70
1837	16	89,5	9,2	0,6	0,4	0,2	0,1		

S.marina. Het overzicht van de inhoud van 1837 zaaddozen van 16 populatie-steekproeven.
Aant. = aantal, stpr. = steekproeven, zd. = zaden, zdd. = zaaddozen.

The survey of the content of 1837 capsules of 16 population samples.
cp. = capsules, N. = number, sa. = sample, se. = seeds.

Uit tabel 14 blijkt, dat OR-zaaddozen met bz-zaden betrekkelijk zeldzaam zijn. Ze komen in ca. 11% van de onderzochte gevallen voor. Het percentage bz-zaden in deze zaaddozen bedraagt op enkele uitzonderingen na steeds minder dan 10. Zaaddozen met een ongeveer gelijke verhouding van or- en bz-zaden komen zeer zelden voor. In OR-zaaddozen met een betrekkelijk hoog percentage bz-zaden is het totaal aantal zaden per zaaddoos steeds veel lager dan het gemiddelde aantal zaden per zaaddoos van de steekproef (vgl. tabel 17, pag. 54). Het betreft hier zeer waarschijnlijk armelijk ontwikkelde zaaddozen, waarbij de or-zaden, die normaliter boven in de zaaddozen aanwezig zijn, niet tot ontwikkeling zijn gekomen.

In de BZ-steekproef van de Grie komt ook een betrekkelijk hoog percentage OR-zaaddozen voor. Zaaddozen met ongeveer gelijke verhouding van or- en bz-zaden ontbreken ook hier. De frequentiecurve van de BZ-steekproef is tweetoppig. Dit wijst er op, dat deze steekproef uit 2 verschillende groepen bestaat. Omdat deze 2 groepen op één standplaats voorkomen zijn ze naar alle waarschijnlijkheid in erfelijk opzicht verschillend.

De invloed van de erfelijke aanleg en het milieu op de ontwikkeling van de zaadvleugel

Om de invloed van de erfelijke aanleg en het milieu bij de vorming van de zaadvleugel te onderzoeken zijn in de proeftuin onder gelijke omstandigheden nakomelingen gekweekt uit:

1. or-zaden van 5 steekproeven; van iedere steekproef zijn de zaden afkomstig van 30 zaaddozen. Per steekproef zijn 150 planten gekweekt.
2. bz-zaden van de BZ-steekproef van de Grie; de zaden zijn afkomstig van 50 BZ-zaaddozen. Van de steekproef zijn 150 planten gekweekt.

De nakomelingen van de or-zaden van de 5 steekproeven waren alle OR-planten, de nakomelingen van de bz-zaden waren alle BZ-planten. Overtuigend blijkt uit deze resultaten, dat de mate van gevleugeldheid door erfelijke factoren wordt bepaald.

Opvallend is de uniforme nakomelingschap van de BZ-planten, omdat deze planten samen met OR-planten op één standplaats dóór elkaar voorkomen. Deze uniformiteit kan verklaard worden door aan te nemen, dat de bestuiving bij *S.marina* zelfbestuiving is, waardoor populaties met homozygote biotypen ontstaan, die een genetisch uniforme nakomelingschap geven. Ook andere argumenten pleiten hiervoor (zie pag. 51, 58 en 61).

Over de invloed van het milieu op de vorming der zaadvleugel het volgende. Gebleken was reeds bij de bespreking van de individuele variabiliteit dat de eerstgevormde zaaddozen meer en breder gevleugelde zaden hebben dan de laatstgevormde; bovendien dat de breedte der zaadvleugels bij de zaden van één zaaddoos onderaan de centrale placenta groter is dan bovenaan. Hieruit blijkt dus duidelijk dat er een invloed is van het interne milieu op de vorming van de zaadvleugel. Vervolgens is komen vast te staan dat onder ongunstige uitwendige omstandigheden, schaduw in de proeftuin, het percentage gevleugelde zaden bij OR-planten lager is dan onder gunstiger uitwendige omstandigheden, volle zon in de proeftuin.

De samenvattende conclusie is dus dat er een duidelijke invloed uitgaat van het interne en het externe milieu op de vorming van de zaadvleugel.

De breedte van de zaadvleugel en de grootte van het zaad

Het verband tussen de breedte van de zaadvleugel en de grootte van het zaadlichaam is onderzocht bij or- en bz-zaden van een aantal steekproeven. De afmetingen van het zaadlichaam, a en b, zijn op dezelfde wijze bepaald als bij *S.media* (zie fig. 5, pag. 31). Vervolgens zijn dezelfde „grootteklassen” onderscheiden (zie pag. 31).

In figuur 9 wordt de „grootte” van or- en bz-zaden weergegeven. Op de abcis zijn de gemiddelden van de grootteklassen der zaden aangegeven; op de ordinaat het percentage zaden per klasse.

Uit figuur 9 blijkt duidelijk, dat de bz-zaden over het algemeen groter zijn dan de or-zaden.

Het gewicht van bz-zaden is over het algemeen hoger dan dat van

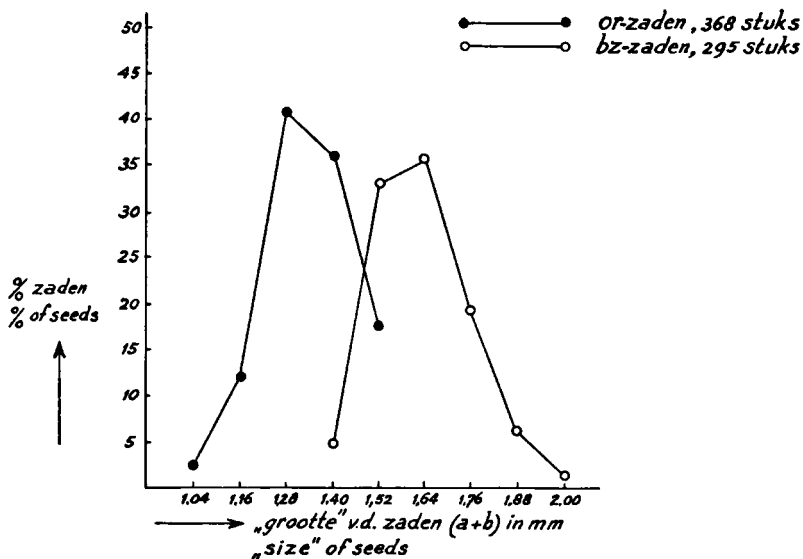


Fig. 9. *S.marina*. Verband tussen de „grootte” van het zaadlichaam en de breedte van de zaadvleugel.

Relation between the „size” of the seed body and the width of the seed wing.

or-zaden, hetgeen blijkt uit de volgende gewichtsbepalingen. Het gemiddeld gewicht van 1000 bz-zaden bedraagt 0,070 gram en het gemiddeld gewicht van 1000 or-zaden 0,059 gram.

De slotconclusie is dus dat bz-zaden over het algemeen groter en zwaarder zijn dan or-zaden.

b. De grootte van de kiemplant in verband met de grootte van het zaad

Evenals bij *S.media* is gebleken, dat de kiemplanten van de or-zaden gemiddeld kleiner zijn dan die van de bz-zaden. De verhouding in grootte van de kiemplanten uit beide zaadtypen is overeenkomstig aan die van *S.media* (zie fig. 7, pag. 33).

c. De sculptuur van de zaadhuid

De zaden van *S.marina* vertonen een grote variabiliteit wat betreft de sculptuur van de zaadhuid. Om deze goed te kunnen bestuderen is een vergroting van 40 maal noodzakelijk.

Het is mogelijk de zaden in te delen in de volgende 3 typen:

1. zaden met gladde zaadhuid; op de zaadhuid bevinden zich geen duidelijke korrels of papillen.
2. zaden met gekorrelde zaadhuid: op de zaadhuid bevinden zich langwerpige korrels. Deze komen voornamelijk voor op de rug en op de aangrenzende zijanten, d.i. op het verdikte boogvormige deel van het zaad waaronder het embryo gelegen is. Deze korrels verlopen langs concentrische lijnen te beginnen bij het hilum en vandaar licht divergerend min of meer evenwijdig aan de rand van het zaad. Op de zijanten van het zaad (op het deel waar het perisperm te zien is) is deze oriëntatie soms ook aanwezig, vaak echter is deze hier niet waar te nemen.
3. zaden met papilleuze zaadhuid; op de zaadhuid bevinden zich duidelijke, op doorsnede cirkelronde, soms enigszins ovaalvormige papillen. Deze komen op dezelfde plaats voor en met dezelfde oriëntatie als de korrels (vgl. 2.).

Deze indeling is niet streng door te voeren daar alle overgangen tussen de 3 typen voorkomen.

Binnen één zaaddoos is er een vrij grote variatie tussen de zaden, maar globaal gezien behoren ze toch tot eenzelfde type en zijn zij òf overwegend glad met enige onduidelijk gekorrelde òf overwegend gekorrelde met enige bijna gladde òf bijna papilleuze enz. Wanneer in dezelfde zaaddoos ongeveugelde en enige gevleugelde zaden voorkomen zijn de gevleugelde meestal minder gesculptureerd dan de ongeveugelde zaden.

Wanneer de zaaddozen van één plant worden bekeken dan blijkt, dat de zaaddozen van hetzelfde deel van de bloeiwijze alle hetzelfde type zaden bevatten. Wanneer de zaden uit de proximale en de distale zaaddozen worden vergeleken, dan zijn de zaden uit de distale zaaddozen minder duidelijk gekorrelde of minder papilleus dan die van de proximale zaaddozen. Het interne milieu heeft dus invloed op de sculptuur der zaden.

Er zijn totaal 24 populatiesteekproeven op de sculptuur van de zaadhuid onderzocht. In alle steekproeven komen zaaddozen voor met gladde, met gekorrelde en met papilleuze zaden. De relatieve frequentieverdelingen van de verschillende steekproeven wisselen sterk. Er zijn geen oecologische of geografische correlaties gevonden.

Van 3 planten, waarvan de zaden resp. duidelijk glad, gekorrelde en papilleus waren, is de nakomelingschap op dit kenmerk onderzocht. De planten van deze afzonderlijke F1- generaties waren alle uniform; de sculptuur van de zaden bleek overeen te komen met die van de ouderplanten. Hieruit kan geconcludeerd worden, dat de sculptuur in hoofd-

zaak genotypisch bepaald is en tevens, dat de ouderplanten homozygoot zijn voor dit kenmerk.

De sculptuur van het zaad is moeilijk met het blote oog te zien en is zeer variabel; zij is daardoor niet bruikbaar als diagnostisch kenmerk.

De zaadhuid is okerbruin tot donkerbruin.

2. De vrucht

a. De lengte van de vrucht en de kelk

De lengte van de vrucht en de kelk en de verhouding van vruchtlengte en kelklengte zijn onderzocht bij 9 steekproeven, waaronder de BZ-steekproef van de Grie. De steekproeven worden niet afzonderlijk besproken.

In tabel 15 wordt een overzicht gegeven van de lengte van de vrucht en de kelk van de onderzochte OR- en BZ-zaaddozen.

Tabel 15
Table 15

Orgaan <i>Organ</i>	Type zaaddozen <i>Type of capsules</i>	Aantal onder- zochte organen <i>Number of organs examined</i>	Percentage <i>Percentage</i>					
			Lengte in mm <i>Length in mm</i>					
			2	3	4	5	6	7
vrucht <i>fruit</i>	BZ	121		0,8	3,4	76,0	19,8	
	BVW							
	OR	1029		2,4	33,1	55,2	9,2	
kelk <i>calyx</i>	URW							
	BZ	121		71,9	26,5	1,6		
	BVW							
	OR	1029	1,5	58,8	37,0	2,7		
	URW							

S.marina. De vruchtlengte en kelklengte van BZ- en OR-zaaddozen.

The length of fruit and the length of calyx of BVW- and URW-capsules.

Uit de relatieve frequentieverdelingen blijkt, dat BZ-zaaddozen over het algemeen iets langer zijn dan OR-zaaddozen. De gemiddelde lengte der BZ-zaaddozen is significant verschillend van die der OR-zaaddozen.* De lengte van de kelk is niet significant verschillend.

*) De gemiddelde lengte van de OR-zaaddozen is 4.71 mm en die van de BZ-zaaddozen is 5.15 mm. Het 0.95 betrouwbaarheidsinterval voor de gemiddelde lengte der OR-zaaddozen is 4.67-4.75, voor de gemiddelde lengte van de BZ-zaaddozen is dit 5.06-5.24. Hieruit blijkt dat de gemiddelde lengte van de OR- en de BZ-zaaddozen significant verschillend is.

De ratio vruchtlenge/kelklenge is berekend uit bovengenoemde gegevens en wordt in tabel 16 weergegeven.

Tabel 16
Table 16

Ratio vruchtlenge/kelklenge <i>Ratio length of fruit/length of calyx</i>	Percentage <i>Percentage</i>	
	Zaaddoostype <i>Type of capsule</i>	
	OR <i>URW</i>	BZ <i>BVW</i>
1,0 — 1,3	61,1	21,5
1,4 — 1,7	35,9	71,1
1,8 — 2,1	3,0	7,4

S.marina. De ratio vruchtlenge/kelklenge van 1029 OR- en 121 BZ-zaaddozen.
The ratio length of fruit/length of calyx of 1029 URW- and 121 BVW-capsules.

Zoals te verwachten was steken de BZ-zaaddozen dus over het algemeen iets verder buiten de kelk uit dan de OR-zaaddozen.

De verhouding van de vruchtlenge en de kelklenge kan tengevolge van de overlappende variabiliteit niet gelden als diagnostisch kenmerk ten opzichte van *S.media* (vgl. pag. 35).

b. Het aantal zaden per vrucht

Het aantal zaden per zaaddoos is bepaald bij 11 populatiesteekproeven, waaronder de BZ-steekproef van de Grie. Deze steekproeven worden niet apart besproken.

In tabel 17 wordt een overzicht gegeven van het aantal zaden per zaaddoos van 968 onderzochte OR-zaaddozen en van 121 onderzochte BZ-zaaddozen.

Uit tabel 17 blijkt, dat het gemiddeld aantal zaden per zaaddoos bij OR-zaaddozen met uitsluitend or-zaden en bij OR-zaaddozen met 1-5% bz-zaden nagenoeg gelijk is. Bij de OR-zaaddozen met meer dan 6% bz-zaden is het gemiddeld aantal zaden per zaaddoos echter significant lager. Bij BZ-zaaddozen is het gemiddeld aantal zaden per zaaddoos eveneens significant lager dan bij zaaddozen met uitsluitend or-zaden.

Tabel 17
Table 17

Steekproef Sample	Perc. bz-za. Perc. bv-w-se.	Percentage zaaddozen Percentage of capsules Aantal zaden per zaaddoos Number of seeds per capsule							Gemidd. a.za. per zdd. Mean n. of se. per cp.	Aantal zdd. Number of cp.
		1-20	21-40	41-60	61-80	81-100	101-120	121-140		
OR-zdd. URW-cp.	0	0,9	10,9	37,7	32,5	14,6	3,0	0,4	61,9	767
	1-5	0,7	10,8	35,2	32,4	18,9	2,0		62,8	148
	m.d. 6	3,7	32,1	41,5	20,8	1,9			46,9	53
BZ-zdd. BVW-cp.	100	0,8	14,0	74,3	10,7				49,0	121

S.marina. Het aantal zaden per zaaddoos van 968 OR- en van 121 BZ-zaaddozen.
a. = aantal, gemidd. = gemiddeld, m.d. = meer dan, perc. = percentage, za. = zaden, zdd. = zaaddoos.

The number of seeds per capsule of 968 URW- and 121 BVW-capsules.
cp. = capsule, m.d. = more than, n. = number, perc. = percentage, se. = seeds.

Van 23 OR-planten en 25 BZ-planten, die in de proeftuin onder gelijke omstandigheden zijn opgegroeid, zijn resp. 72 en 75 zaaddozen onderzocht op het aantal zaden. Het gemiddeld aantal zaden per zaaddoos bedroeg bij de OR-planten 90 en bij de BZ-planten 69. Duidelijk blijkt ook in dit geval, dat BZ-zaaddozen minder zaden bevatten dan OR-zaaddozen. De aantallen zaden per zaaddoos uit dit experiment zijn aanmerkelijk hoger dan in de natuur (zie tabel 17, pag. 54). Dit zal toe te schrijven zijn aan de gunstige omstandigheden waaronder de planten in de proeftuin gekweekt zijn.

De slotconclusie is, dat BZ-planten over het algemeen een lager aantal zaden per zaaddoos produceren dan OR-planten.

3. De bloem

a. Het aantal meeldraden per bloem

De variabiliteit van de individuele planten

Het aantal meeldraden per bloem wordt als een belangrijk kenmerk beschouwd om *S.marina* te onderscheiden van *S.media*. *S.marina* heeft

volgens HEUKELS-VAN OOSTSTROOM 3-5(-8) meeldraden per bloem en *S.media* heeft 10 meeldraden per bloem.

De variabiliteit van de individuele planten is na uitvoerige voorstudie bij 15 planten nauwkeurig onderzocht. In tabel 18 wordt de variatie bij 3 karakteristieke planten weergegeven.

Tabel 18
Table 18

Plant <i>Plant</i>	Plaats <i>Situation</i>	Aantal bloemen <i>Number of flowers</i>										Gemidd. a.me. <i>Mean n.</i>	Totaal aan- tal bloemen <i>Total number of flowers</i>	
		Aantal meeldraden per bloem <i>Number of stamens per flower</i>												
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
S 111	proximaal						2	11	12	5	5		8,0	35
"	distaal				4	6	3	12	9	6			6,9	40
S 104	proximaal			5	6	12	3	4					4,8	30
"	midden		2	10	15	6	2	1					4,0	36
"	distaal		1	23	19	2							3,5	45
S 231	proximaal	2	26	5	1								2,1	34
"	distaal	1	31	6	2								2,2	40

S.marina. Het aantal meeldraden per bloem van 3 karakteristieke planten.
a. = aantal, me. = meeldraden.

The number of stamens per flower of 3 characteristic plants.
n. = number, st. = stamens.

Uit tabel 18 blijkt:

1. dat er tussen de planten grote verschillen kunnen bestaan in de variabiliteit van het androecium,
2. dat bij één plant het aantal meeldraden per bloem bij de proximale of de distale bloemen aan de bloeiwijze niet gelijk is, maar dat er een ruime variatiespreiding optreedt. De frequentieverdelingen suggereren, dat toevallige factoren hierbij van betekenis zijn.
3. dat er een verschuiving optreedt in de frequentieverdelingen in de richting van de bloemklassen met lagere aantallen meeldraden, wanneer de distale bloemen vergeleken worden met de proximale. Deze verschuiving wordt niet gevonden bij planten, waarvan de proximale bloemen al lage aantallen meeldraden hebben.

De verschuiving kan verklaard worden uit de minder gunstige omstandigheden voor de vorming van de bloemen (voedseltoevoer!) aan het distale einde van de bloeiwijze in vergelijking tot die aan het

proximale einde. Dit resulteert blijkbaar in een lager aantal meeldraden per bloem (vgl. pag. 45 e.v.).

De 3 planten zijn onder dezelfde omstandigheden in de proeftuin gekweekt, de verschillen zijn dus ook tot op zekere hoogte erfelijk bepaald.

De variabiliteit van de populaties

In Zuidwest-Nederland zijn 11 populaties van *S.marina* onderzocht en langs de Schelde in België is 1 populatie onderzocht. In Noord-Nederland zijn 9 populaties bestudeerd. De vindplaatsen der populaties zijn aangegeven op de kaarten van Noord-Nederland en Zuidwest-Nederland (resp. fig. 2 en 3, bijlage 1) en op de detailkaart van Oost-Terschelling (fig. 4, bijlage 2).

Per populatie zijn ca. 100 bloemen onderzocht. De steekproeven zijn genomen in de jaren 1959 tot en met 1965.

In tabel 19 worden twee relatieve frequentieverdelingen gegeven, die representatief zijn voor de onderzochte steekproeven.

Tabel 19
Table 19

Vindplaats <i>Locality</i>	Percentage bloemen <i>Percentage of flowers</i>										Aantal bloemen <i>Number of flowers</i>	
	Aantal meeldraden per bloem <i>Number of stamens per flower</i>											
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Ellewoutsdijk, Z-Beveland	1,7	7,4	50,8	27,7	9,6	1,1	0,6	1,1				150
de Grie, ten O. Horrekooi, Ter.	2,7	6,5	38,4	14,4	11,0	6,8	9,5	4,2	4,2	1,9	0,4	150

S.marina. Relatieve frequentieverdelingen van het aantal meeldraden per bloem van twee representatieve populatiesteekproeven.

Relative frequency distributions of the number of stamens per flower of two representative population samples.
Ter. = Terschelling.

Uit tabel 19 blijkt, dat het aantal meeldraden per bloem kan variëren van 0-10. Bloemen met 9 en 10 meeldraden zijn in 3 van de 20 steek-

proeven met lage frequenties gevonden. In alle steekproeven komen bloemen met 2, 3 en 4 meeldraden het meest voor. Planten van het type van S 111 (zie tabel 18, pag. 55) zijn in Nederland zeer zeldzaam, planten van het type van S 104 en vooral van het type van S 231 worden in ons land algemeen gevonden.

Er zijn geen verschillen gevonden tussen de steekproeven van Noord-Nederland en Zuidwest-Nederland. Ook zijn er geen oecologische correlaties gevonden. De onderlinge verschillen moeten worden toegeschreven aan toevallige oorzaken.

Alle frequentieverdelingen der populaties zijn in meerdere of mindere mate asymmetrisch. De verdeling berust blijkbaar niet geheel op toevallige factoren. Bij *S.marina* treedt een reductie van het androecium op die bij 2 meeldraden per bloem haar eindpunt bereikt. Blijkbaar wordt bij verder gaande reductie de levenskans ongunstig beïnvloed (zie pag. 126 e.v.). De asymmetrische frequentieverdeling is het gevolg van deze reductie, die binnen de meeste populaties al ver is gevorderd, maar die nog niet tot het eindpunt is gekomen.

Bovenstaande gegevens hebben betrekking op fertiele meeldraden. In de bloemen van *S.marina* komen ook staminodia voor. Bij 1209 onderzochte bloemen bezat 78,8% uitsluitend fertiele meeldraden, 15,2% had 1 staminodium per bloem, 4,9% had 2 staminodia en 1,1% had 3 staminodia. Bij bloemen met 0 en 1 meeldraad worden de meeste staminodia gevonden.

Bloemen met onvolledig ontwikkelde stamper komen zeer zelden voor; hiernaar is geen apart onderzoek ingesteld.

Opmerkelijk is, dat de variatie van het aantal meeldraden per bloem bij de Engelse populaties anders is dan bij de Nederlandse (zie pag. 146).

De invloed van de erfelijke aanleg en het milieu op het aantal meeldraden per bloem

Zoals bij de bespreking van de individuele variabiliteit gebleken is, zijn de erfelijke aanleg en het milieu beide van invloed op de vorming van het androecium. Ter nadere analyse van deze invloeden is van een aantal individuele planten met een karakteristiek variatiepatroon de nakomelingschap, onder gelijke omstandigheden opgekweekt, onderzocht. De bestuiving heeft in de natuur plaats gevonden. Per plant zijn gemiddeld 15 van de proximale bloemen onderzocht.

In tabel 20 worden de gegevens samengevat.

Tabel 20
Table 20

Plant	Ouderplanten	Aantal planten	F1-generatie	
	<i>Parentplants</i>		<i>F1-generation</i>	
<i>Plant</i>	Gemidd. aantal meeldraden per bloem	<i>Number of plants</i>	Gemiddeld aantal meeldraden per bloem <i>Mean number of stamens per flower</i>	Uitersten v. d. individuele planten <i>Extremes of the individual plants</i>
	<i>Mean number of stamens per flower</i>		Gehele generatie <i>Whole generation</i>	
S 22	2,1	24	2,4	1,8 — 3,5
S 32	3,5	25	4,1	3,5 — 4,9
S 52	6,5	23	6,2	5,3 — 7,1
S 112	8,1	15	8,9	7,8 — 9,5

S.marina. De variabiliteit van het aantal meeldraden per bloem van 4 ouderplanten en hun F1-generaties. Per plant zijn 15 bloemen onderzocht.

The variability of the number of stamens per flower of 4 parent-plants and their F1-generations. Per plant 15 flowers are examined.

Uit tabel 20 blijkt, dat het aantal meeldraden per bloem door erfelijke factoren wordt bepaald. Vervolgens blijkt, dat het gemiddeld aantal meeldraden per bloem bij ouderplant en F1-generatie grote overeenkomst vertoont. De spreiding in de gemiddelden bij de afzonderlijke planten van de F1-generatie is betrekkelijk klein. Deze spreiding wordt hoogstwaarschijnlijk veroorzaakt door toevallige milieufactoren en niet door erfelijke verschillen. Een argument hiervoor is de grote invloed van het interne milieu op de vorming van het androecium.

Ook de uitwendige omstandigheden beïnvloeden echter de vorming van het androecium. Dit is gebleken uit een experiment, waarbij nakomelingen van dezelfde plant deels in een voedselarm en deels in een voedselrijk grondmengsel zijn opgekweekt. Het rijke grondmengsel bestond uit klei van de Grie (Terschelling), het arme uit klei van de Grie, gemengd met zand in verhouding van 1 deel klei op 10 delen zand. In tabel 21 worden de resultaten samengevat.

Uit tabel 21 blijkt, dat de nakomelingschap die opgegroeid is in het rijke grondmengsel zonder uitzondering een hoger gemiddeld aantal meeldraden heeft dan de nakomelingschap gekweekt op het arme grondmengsel. Dit resultaat kan, ondanks het geringe aantal onderzochte planten, alleen verklaard worden door de invloed van de verschillende grondmengsels op de vorming van het androecium.

Tabel 21
Table 21

Ouderplant <i>Parentplant</i>	Grond- mengsel <i>Soil</i>	Aantal planten <i>Number of plants</i>	Nakomelingschap <i>Offspring</i>		
			Gemid. aantal <i>Mean number Per groep Of the group</i>	aantal meeldraden per bloem <i>Mean number of stamens per flower</i>	Gemid. aantal bloemen per plant <i>Mean number of flowers per plant</i>
S 11	rijk <i>rich</i>	13	7,7	6,9 — 8,2	34
S 11	arm <i>poor</i>	8	6,3	5,5 — 7,2	28
S 7	rijk <i>rich</i>	6	5,6	5,2 — 6,1	39
S 7	arm <i>poor</i>	4	4,1	3,7 — 4,7	29
S 10	rijk <i>rich</i>	10	4,6	4,2 — 5,1	33
S 10	arm <i>poor</i>	6	3,4	3,3 — 3,6	30

S.marina. De invloed van het grondbmengsel op de variabiliteit van het aantal meeldraden per bloem.

The influence of the soil on the variability of the number of stamens per flower.

b. De grootte van de bloem, de stand der stempels en de kleur van de bloem

Uit populatieonderzoek is gebleken, dat bij *S.marina* de diameter van de bloem bij volledige opening varieert van (4-)5-7(-8) mm. De lengte der sepalen varieert van (2-)3-4(-5) mm. De petalen zijn meestal iets korter dan de sepalen.

De episepale meeldraden zijn groter dan de epipetale meeldraden (zie fig. 8 g, pag. 43). De lengte van het filament van de episepale meeldraden bedraagt (1,2-)1,5-2,1(-2,4) mm, de lengte van de antheren van deze meeldraden 0,5-0,8 mm. Het ovarium is 0,1-0,2 mm korter dan het filament van de episepale meeldraad. De lengte van het filament van de epipetale meeldraden varieert van (1,2-)1,4-1,8(-2,1) mm, de lengte van de antheren van deze meeldraden van 0,4-0,6(-0,8) mm. De lengte van stijl en stempel tezamen is (0,5-)0,6-0,8(-0,9) mm.

Bij bloemen met staminodia komen alle overgangen voor van goed

uitgegroeide fertiele meeldraden tot zeer kleine staminodia, waaraan filament en anthere nog juist te herkennen zijn.

Wanneer de afmetingen van de bloemen van de nakomelingschappen van de afzonderlijke planten, die onder gelijke omstandigheden opgegroeid zijn onderzocht worden, dan blijkt, dat er kleine erfelijke verschillen bestaan in de afmetingen van de bloemen. Van de nakomelingschap van S 72 was de gemiddelde lengte van het 5e kelkblad (het binnenst gelegen kelkblad van de 2/5 spiraal) 3,5 mm, de lengte van het kroonblad alternerend met de kelkbladeren 2 en 5 was 2,9 mm, de lengte van het filament van de meeldraad gelegen tegenover kelkblad 5 was 1,6 mm en de lengte van de anthere 0,7 mm. Van de nakomelingschap van S 22 waren de afmetingen van dezelfde bloedelen resp. als volgt: 3,8 mm, 3,3 mm, 2,1 mm en 0,7 mm. De waarnemingen hebben in beide gevallen betrekking op een nakomelingschap van 25 planten. Per plant zijn twee proximale bloemen onderzocht. Het gemiddeld aantal meeldraden per bloem van de F1-generatie van S 72 was 4,9 en van S 22 was dit 2,7. De verschillen in bloemgrootte blijken dus niet samen te hangen met het aantal meeldraden per bloem, in die zin, dat grotere bloemen altijd een hoger aantal meeldraden hebben dan kleinere bloemen. Vermoedelijk worden de bloemgrootte en het aantal meeldraden per bloem door verschillende genetische factoren bepaald. Overigens hangt de bloemgrootte ook af van de uitwendige omstandigheden; zijn deze gunstig dan worden de bloemen iets groter, zijn ze ongunstig dan blijven ze iets kleiner. Ook zijn de distale bloemen iets kleiner dan de proximale. Al deze verschillen zijn echter gering.

Tenslotte dient te worden vermeld, dat de grootte van de bloemen van BZ-planten niet significant afwijkt van die van OR-planten.

Een kenmerk, dat diagnostische waarde heeft is de stand der stempels. Wanneer de bloemen van *S.marina* voor het eerst opengaan zijn de stempels gekruld. Het papilleuze deel der stempels is naar de antheren gekeerd. Vaak maken de stempels daarbij contact met de helmknoppen (zie fig. 8 f, pag. 43). De bloemen bloeien slechts één dag. De stand der stempels is bij *S.media* meestal anders (zie fig. 1 k en l, pag. 19).

De kleur der bloemen varieert van volkomen wit tot donkerpaars. De gekleurde bloemen hebben steeds een wit hartje. De planten met witte bloemen zijn evenals bij *S.media* vaak bleek groen gekleurd. Planten met gekleurde bloemen hebben vaak stengels, die naar de basale zijde paars gekleurd zijn. In alle populaties komen zowel planten met witte als gekleurde bloemen door elkaar voor. De planten met witte bloemen zijn niet zeldzaam zoals bij *S.media*.

Er zijn nakomelingen onderzocht van twee planten met witte bloemen, van twee planten met lichtpaars gekleurde bloemen en van één plant met donkerpaars gekleurde bloemen. In alle gevallen was de bloemkleur van de nakomelingschap (30 tot 50 planten groot) uniform en gelijk aan die van de ouderplanten. Dit wijst op homozygotie van de ouderplanten.

4. De beharing en de bracteae

In de populaties van *S.marina* komen zowel onbehaarde planten als behaarde planten voor (ook bij de „gevleugelde” vorm, de BZ-planten). De beharing bestaat uit klierharen. Deze klierharen zijn evenals bij *S.media* opgebouwd uit een wisselend aantal, 3-8, cellen, met een bolvormige topcel, en een totale lengte van 0,15-0,40 mm (zie fig. 1 n, pag. 19). Deze topcel scheidt een kleverige substantie af. Soms ontbreekt deze cel.

De beharing is beperkt tot de bloeiwijze. De klierharen zijn aanwezig op het bovenste deel van de internodia, op de bloem- en de vruchtsteeltjes en op de kelkbladeren. Steeds geldt, dat de beharing van de genoemde organen bovenaan de bloeiwijze dichter is dan onderaan de bloeiwijze. Bovenaan de bloeiwijze zijn vaak ook de bracteae behaard doch uitsluitend in het midden; de basis en de top zijn kaal. De bloem- en vruchtsteeltjes zijn het dichtst behaard. Bij licht behaarde planten worden soms onderaan de bloeiwijze onbehaarde en bovenaan de bloeiwijze licht behaarde bloemsteeltjes en kelkbladeren aangetroffen aan één plant. Per plant kan blijkbaar een vrij grote variatie in de mate van beharing bestaan.

In Zuidwest-Nederland zijn 13 populaties op de beharing onderzocht en in Noord-Nederland 17. De beharing is per steekproef onderzocht aan de kelk en de vruchtsteel van ca. 100 zaaddozen. In iedere onderzochte populatie werden zowel behaarde als onbehaarde planten gevonden. De relatieve frequenties wisselden sterk. Er is geen correlatie gevonden tussen de beharing, de geografische verspreiding en het milieu. De BZ-populatie van de Grie vertoont in dit opzicht geen afwijkende variabiliteit.

Om na te gaan of het verschil tussen onbehaarde planten enerzijds en behaarde planten anderzijds toegeschreven moet worden aan genotypische verschillen dan wel aan een verschillende invloed van het milieu, is de nakomelingschap van twee onbehaarde ouderplanten en van twee behaarde ouderplanten, onder dezelfde omstandigheden opgekweekt, onderzocht. Deze planten waren in de natuur bestoven in populaties waar onbehaarde en behaarde planten door elkaar groeiden. De nakomelingschap van de twee onbehaarde planten was geheel onbe-

haard, die van de twee behaarde planten geheel behaard. Het al of niet behaard zijn wordt dus door erfelijke factoren bepaald.

De uniformiteit van de nakomelingschap wijst op homozygotie van de ouderplanten.

De lengte der bracteae is voor het onderscheid van *S.marina* en *S.media* van betekenis. Bij de overgang van het vegetatieve deel van de stengel naar de bloeiwijze wordt meestal een geleidelijke afname gevonden in de lengte der bracteae vergeleken bij de lengte der gewone bladeren (zie fig. 8 a, pag. 43). Bij *S.media* is deze overgang abrupt (zie fig. 1 a, pag. 19).

5. De groeivorm en de lengte van bladeren en internodia

De groeivorm van *S.marina*, de wijze van vertakking en de lengte van bladeren en internodia zijn zeer variabel. *S.marina* komt voor op terreinen met ijle, niet gesloten begroeiingen. In de meeste gevallen zijn de planten liggend tot opstijgend en sterk vertakt, waarbij de hoofdvertakkingen aan de basale stengelleden optreden. De takken ontspringen bij deze planten min of meer straalsgewijs uit één vertakkingscentrum. Internodia en bladeren zijn relatief kort. Bij herhaalde inundatie der planten en bij overstuiving met zand ontstaat een andere vertakkingswijze; deze vertoont veel overeenkomst met die van individuen die op schaduwrijke plaatsen groeien. Wanneer de planten voorkomen tussen grote planten van een andere soort, die op enige afstand van elkaar staan, bijv. tussen grote planten van *Aster tripolium*, dan ontwikkelen zich ijle vormen, die niet of weinig vertakt zijn, met lange internodia en bladeren. Licht is hierbij de doorslaggevende factor.

In gesloten vegetaties komt *S.marina* niet of weinig voor. De planten zijn hier ook ijl van habitus. Interspecifieke concurrentie verdraagt de soort blijkbaar niet. In drooggevallen plasjes en op afgeplagde plaatsen kunnen zich echter populaties met een zeer hoge dichtheid ontwikkelen. De planten blijven dan meestal klein en bestaan dan soms uit slechts één onvertakt stengeltje van enkele centimeters hoog met één bloempje. Vermoedelijk is de intraspecifieke concurrentie de oorzaak van dit nanisme (cf. SEGAL, 1961).

Wanneer de straalsgewijs vertakte planten met de relatief korte bladeren en internodia, de ijle vormen en de dwergvormen met één bloempje onder dezelfde omstandigheden opgekweekt worden dan verdwijnen de verschillen. De phenotypische verschillen berusten kennelijk op een zeer grote mate van plasticiteit van de soort.

Toch bestaan er in de nakomelingschappen van verschillende ouderplanten, wanneer ze onder dezelfde omstandigheden worden gekweekt,

kleine verschillen in habitus. Sommige nakomelingschappen vertonen een meer gedrongen habitus, terwijl andere veel meer in de lengte uitgegroeid zijn. Hieraan liggen dus erfelijke verschillen ten grondslag.

S.marina is een één- tot tweejarige soort. Bij de overwinterende planten wordt bij de overblijvende basale stengeldelen onder de epidermis kurkachtig peridermwefsel afgezet. Dit geeft aan deze delen een bruin en enigszins houtig uiterlijk. Tweejarigheid komt alleen voor op de oecologisch meest stabiele groeiplaatsen der soort en is in de natuur hoogstwaarschijnlijk een zeldzaam verschijnsel. Op plaatsen waar periodieke inundatie optreedt zijn alle planten eenjarig. Overjarige planten, die meer dan één overwinteringsperiode doormaken, zijn bij het bestudeerde materiaal, mede gelet op de gelaagdheid in het periderm (vgl. pag. 91 e.v.), niet gevonden. Ook bedekking van stengeldelen door zand tengevolge van sedimentatie heeft, evenals bij *S.media*, peridermvorming tot gevolg. Deze ondergrondse stengeldelen dragen soms adventiefwortels.

Uit biometrisch onderzoek van onder dezelfde omstandigheden gekweekte OR- en BZ-planten is gebleken dat er geen significante verschillen tussen de twee groepen bestaan wat betreft de afmetingen van stengel en blad.

Door de zeer grote variabiliteit van vorm en afmeting van stengel en blad zijn deze voor de classificatie van weinig betekenis.

D. VERGELIJKING VAN DE MORFOLOGISCHE VARIABILITEIT VAN *S.MEDIA* EN *S.MARINA*

De mate van gevleugeldheid van het zaad wordt in de literatuur algemeen beschouwd als een zeer belangrijk criterium ter onderscheiding van beide soorten. Volgens HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) zijn bij *S.media* meestal alle zaden breedgevleugeld. Soms echter komen boven in een zaaddoos enkele ongevleugelde zaden voor. De zaden van *S.marina* zijn meestal ongevleugeld. Een enkele maal worden enkele breedgevleugelde zaden onder in een zaaddoos aangetroffen.

HOLKEMA (1870) en WESTHOFF (1947), die beiden in Noord-Nederland onderzoek hebben verricht, vermelden dat beide soorten op grond van de mate van ontwikkeling der zaadvleugels niet gescheiden kunnen worden. HOLKEMA (l.c.) zegt hierover, dat het al of niet gevleugeld zijn der zaden bij beide *Spergularia*-soorten een te onstandvastig kenmerk is om daarop soorten te baseren, daar in een en dezelfde zaaddoos vaak zowel gevleugelde als ongevleugelde zaden voorkomen. Hij verenigt in navolging van MARSSON (1869) alle halophiele *Spergularia*-soorten daarom tot één soort onder de naam: *S.halophila* Marss.

Uit het populatieonderzoek is gebleken, dat van *S.media* exemplaren

voorkomen met breed tot zeer breedgeveugelde zaden, waarbij in een klein deel der doosvruchten bovenin soms enkele ongeveugelde zaden aanwezig zijn. Er komen echter ook individuen voor, die volkomen ongeveugelde zaden voortbrengen. Tussen deze twee uitersten werden alle overgangen van planten met rudimentair geveugelde zaden en met smalgeveugelde zaden aangetroffen. Per zaaddoos kan een aanzienlijke variatie optreden in de mate van ontwikkeling van de zaadvleugels (zie fig. 1 b, d, e en f, pag. 19).

Uit het populatieonderzoek van *S.marina* is gevonden dat er exemplaren voorkomen, die ongeveugelde zaden produceren, waarbij soms in een klein deel der doosvruchten onderin enkele breedgeveugelde zaden voorkomen. Daarnaast worden in ons land uiterst zelden planten van *S.marina* gevonden, die aan het proximale deel der bloeiwijze doosvruchten met uitsluitend breedgeveugelde zaden voortbrengen (zie fig. 8 b, d en e, pag. 43).

De variatie van het zaad is bij beide *Spergularia*-soorten veel groter dan in de literatuur wordt opgegeven. Gezien het gedetailleerde karakter van deze studie is deze uitkomst niet zo verwonderlijk. In HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) staat een goede weergave van de variatie van de meest voorkomende vormen van *S.media* en *S.marina*.

De betrekkelijk zelden voorkomende vormen van *S.media* met ongeveugelde zaden worden op bepaalde standplaatsen (vnl. in Noord-Nederland) aangetroffen. De vormen van *S.marina* met geveugelde zaden komen slechts voor binnen een zeer klein gebied op Terschelling (zie fig. 4, bijlage 2).

De variatie in de mate van geveugeldheid van het zaad, die in hoofdzaak erfelijk is bepaald, is het meest gecompliceerd op de Waddeneilanden met name op Terschelling. Het is dan ook niet verwonderlijk dat HOLKEMA en WESTHOFF, die op deze eilanden hebben gewerkt, maar die geen speciale studie van *Spergularia* hebben gemaakt, de situatie niet hebben kunnen overzien.

Bij beide soorten bestaat er een overeenkomstig verband tussen de grootte van het zaad en de breedte van de zaadvleugel. De ongeveugelde zaden zijn over het algemeen kleiner dan de geveugelde van dezelfde soort (zie fig. 6, pag. 31 en fig. 9, pag. 50). Bij beide soorten is de grootte der zaden gecorreleerd met de grootte der kiemplanten. De kiemplanten van grote geveugelde zaden zijn over het algemeen duidelijk groter dan die van kleinere ongeveugelde (zie fig. 7, pag. 33). Over het algemeen zijn de zaden en de kiemplanten van *S.media* iets groter dan die van *S.marina* (vgl. fig. 6, pag. 31 met fig. 9, pag. 50).

Een verschil tussen de geveugelde zaden van beide soorten is dat de vleugel van de zaden van *S.marina* over het algemeen verder ingesneden is dan de vleugel van de zaden van *S.media* (vgl. fig. 1 b, pag. 19 met

fig. 8 b, pag. 43). Het verschil is kwantitatief en de insnijding van de rand van de zaadvleugel is daarom als onderscheidingskenmerk niet bruikbaar.

De zaden van *S.media* zijn glad of gekorrelt. De zaden van *S.marina* zijn glad, gekorrelt of papilleus. Bij *S.media* zijn geen duidelijk papilleuze zaden gevonden. Bij *S.marina* komen in alle onderzochte populaties planten met gladde, gekorrelde en papilleuze zaden door elkaar voor. Deze sculptuur is erfelijk bepaald.

De kleur der rijpe zaden van *S.media* is licht bruin tot zwartbruin. De kleur van de rijpe zaden van *S.marina* is okerbruin tot donkerbruin. In veel gevallen, doch niet in alle, is het zaad van *S.marina* door zijn iets andere en lichtere kleur te onderscheiden van dat van *S.media*.

De verhouding van de lengte van vrucht en kelk wordt als kenmerk ter onderscheiding van beide soorten gebruikt (HEIMANS, HEINSIUS en THUISSE, 1965). Bij *S.marginata* (= *S.media* Presl) zou de vrucht ver buiten de kelk uitsteken en bij *S.salina* (= *S.marina*) en *S.media* Fr. (= *S.marina*) zou de doosvrucht weinig langer dan de kelk zijn. Gebleken is, dat bij beide soorten vruchten worden gevonden die weinig langer zijn dan de kelk en vruchten die tot 2 x zo lang als de kelk zijn. Als diagnostisch kenmerk heeft de verhouding van kelklengte/vruchtlengte weinig of geen waarde. De vruchten van *S.media* met gevleugelde zaden steken over het algemeen verder buiten de kelk uit dan de vruchten met ongevleugelde zaden. Bij *S.marina* is dit veel minder duidelijk. De verklaring hiervoor wordt gezocht in het feit, dat het aantal zaden per vrucht bij planten van *S.media* met gevleugelde zaden ongeveer even groot is als bij planten met ongevleugelde zaden. Aangezien de gevleugelde zaden groter zijn, zijn ook de vruchten groter. Bij *S.marina* daarentegen is het aantal zaden per vrucht bij planten met gevleugelde zaden kleiner en zijn de vruchten met gevleugelde zaden daardoor maar weinig groter dan bij planten met ongevleugelde zaden. Het gemiddeld aantal zaden per zaaddoos is bij *S.media* ca. 90 en bij *S.marina* ca. 60.

De absolute lengten van vrucht en kelk van de twee soorten overlappen elkaar.

Het aantal meeldraden per bloem geldt als belangrijk kenmerk ter onderscheiding van beide soorten. Volgens HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) heeft *S.media* meestal 10 meeldraden per bloem en *S.marina* 3-5(-8).

Uit het populatieonderzoek van *S.media* is gebleken, dat het aantal meeldraden per bloem varieert van (0-)10. Bloemen met 10 meeldraden komen in alle steekproeven verreweg het meeste voor. Bloemen met 9 meeldraden zijn niet zeldzaam. Bloemen met lagere aantallen meel-

draden zijn zeldzamer naarmate het aantal meeldraden lager is. Op Terschelling worden enkele populaties aangetroffen, waarin planten voorkomen met een betrekkelijk hoog percentage bloemen met uitsluitend staminodia (nl. ca. 5%). Het is gebleken, dat deze reductie van het androecium erfelijk is bepaald. Kenmerkend voor de reductie is dat de som van het aantal meeldraden én de staminodia van elke bloem steeds 10 is.

Uit het populatieonderzoek van *S.marina* is gevonden, dat het aantal meeldraden per bloem varieert van (0-)2-5(-10). Tussen de populatie-steekproeven bestaan kleine verschillen in frequentieverdeling, die vermoedelijk door toevallige factoren worden bepaald. Er is geen geografische of oecologische correlatie gevonden. Tussen de individuen onderling bestaan grote, erfelijk bepaalde, verschillen. Ieder exemplaar kan gekarakteriseerd worden door een gemiddeld aantal meeldraden per bloem.

Er bestaat bij beide soorten een kenmerkend verschil in reductie van het androecium. Bij *S.marina* komen bloemen met staminodia betrekkelijk weinig voor (ca. 20%). Meer dan drie staminodia per bloem zijn nooit gevonden. Bloemen met in totaal 10 meeldraden en/of staminodia zijn dus bij *S.marina* zeer zeldzaam. Bij *S.media* daarentegen bestaat het androecium altijd uit 10 fertiele meeldraden of uit 10 meeldraden en staminodia. Dit verschil tussen beide soorten is zeer karakteristiek.

De diameter van de bloem bij volledige opening varieert bij *S.media* van (7-)10-12(-13) mm. Bloemen met een gereduceerd androecium zijn duidelijk kleiner dan de normale bloemen nl. 7-9 mm (vgl. fig. 1 g, k en l met fig. 1 h en n, pag. 19). De reductie in bloemgrootte hangt blijkbaar samen met de reductie van het androecium.

HOLKEMA (1870) verdeelt in navolging van MARSSON (1869) *S.halophila* γ *media* in twee groepen nl.

1. *micrantha* (een kleinbloemige vorm) en
2. *macrantha* (een grootbloemige vorm).

Vermoedelijk worden tot de groep „*micrantha*” de kleinbloemige planten met gereduceerd androecium gerekend. Het gereduceerde androecium wordt echter in dit verband door HOLKEMA niet vermeld.

Bij *S.marina* varieert de diameter der bloem van (4-)5-7(-8) mm. Hierbij is er geen verband tussen de bloemdiameter en het aantal meeldraden per bloem.

De diameter der bloemen van beide soorten heeft een duidelijk verschillende frequentieverdeling. Er is een klein gebied van overlapping, nl. in de klassen van 7-8 mm. Bloemen met deze diameter, behorende tot *S.media*, hebben steeds een vergaand gereduceerd androecium (zie

boven), waardoor ze zich duidelijk onderscheiden van die van *S.marina*. De diameter van de bloem is in combinatie met de morfologie van het androecium een goed diagnostisch kenmerk.

De lengte der sepalen levert geen goed diagnostisch kenmerk. Bij de onderzochte populatiesteekproeven heeft 19% van de bloemen van *S.media* sepalen langer dan 4 mm en 51% heeft sepalen van 4 mm of korter. Bij *S.marina* heeft 5% van de bloemen sepalen langer dan 4 mm en 37% heeft sepalen van 4 mm. Door de grote mate van overlapping kan dit kenmerk niet als diagnostisch gelden, zoals de Flora Europaea (1964) suggereert.

Een kenmerk dat bij de twee soorten vaak duidelijk verschilt is de stand der stempels. Wanneer bij *S.media* de bloemen voor het eerst opengaan staan ze rechtop of schuin omhoog gericht en zijn zij aan de top omgebogen. Het binnenste met papillen bezette (receptieve) deel van de stempel is naar binnen gericht, dus van de antheren af. Later in de bloeitijd (de bloemen zijn onder gunstige omstandigheden meestal 3 achtereenvolgende dagen open) buigen de stempels om in een verticaal vlak, naar de buitenzijde der bloem (zie fig. 1 k en l, pag. 19). Bij *S.marina* zijn de stempels bij het openen der bloem in een min of meer horizontaal vlak gekruld. Het papilleuze deel der stempels is voor een belangrijk deel naar de antheren toegekeerd. Vaak maken beide groepen van organen, wanneer de bloem zich opent, contact met elkaar (zie fig. 8 f, pag. 43). De bloemen bloeien slechts één dag.

De beharing beperkt zich bij beide soorten tot de bloeiwijze. Bij *S.media* zijn alleen behaarde vormen gevonden; bij *S.marina* zowel behaarde als onbehaarde. Bij *S.marina* komen in alle populaties behaarde en onbehaarde door elkaar voor. Deze beharing is erfelijk bepaald.

Bij de overgang van het vegetatieve deel van de stengel naar de bloeiwijze wordt bij *S.media* meestal een abrupte overgang aangetroffen van de gewone stengelbladeren naar de veel kortere bracteae. De laatste zijn slechts 1/3 van de lengte van de stengelbladeren (zie fig. 1 a, pag. 19). Bij *S.marina* is deze overgang meestal geleidelijk (zie fig. 8 a, pag. 43).

Bij beide soorten is de wijze van vertakking, evenals de lengte der stengels, internodia en bladeren, zeer variabel. In het algemeen is *S.media* forser gebouwd dan *S.marina*. De vegetatieve organen der plant leveren geen diagnostische kenmerken op.

Beide soorten vertonen een variabiliteit, die veel groter is, dan in de literatuur beschreven is. De erfelijk bepaalde variatie, die diagnostisch van betekenis is, heeft vooral betrekking op de kenmerken van bloemen en bracteae. Duidelijke weinig overlappende en dus goede diagnostische

kenmerken zijn: het aantal meeldraden per bloem, de diameter der bloem samen met de reductie van het androecium, de stand der stemfels en de lengte der bracteae. Op grond van een combinatie van deze kenmerken zijn beide soorten steeds goed van elkaar te onderscheiden.

De grote voornamelijk genetisch bepaalde variatie in grootte en mate van gevleugeldheid van het zaad is bij *S.media* gecorreleerd met de grootte van de vrucht. Bij *S.marina* hebben de planten met gevleugelde zaden minder zaden per zaaddoos dan de planten met ongevleugelde zaden. De zaaddozen van deze planten zijn weinig groter en er is geen verband met de bloemgrootte.

Voorts bestaat er een sterke, erfelijk bepaalde variatie in de bloemkleur (en in mindere mate in de kleur der plant), in de sculptuur van het zaad en bij *S.marina* in de mate van beharing. Deze kenmerken zijn niet gecorreleerd. Evenmin is er een correlatie gevonden tussen de vegetatieve ontwikkeling der plant en al de bovengenoemde kenmerken.

HOOFDSTUK III

DE VARIABILITEIT IN VERBAND MET DE GEOGRAFISCHE VERSPREIDING EN HET MILIEU

A. INLEIDING

Een der belangrijkste doelstellingen van het onderzoek is meer inzicht en kennis te vergaren inzake de variabiliteit van het populatiecomplex van *S.media* en *S.marina* in Nederland door deze te correleren met de geografische verspreiding en het milieu. De onderzochte populaties zijn daarom gekozen uit alle delen van het verspreidingsgebied der soorten in Nederland. Verder is de keuze der populaties zodanig geweest, dat de belangrijkste milieutypen waarin de soorten voorkomen in het onderzoek zijn betrokken. Uitgangspunt is hierbij de samenstelling van de vegetatie. Uit synoecologisch onderzoek (BRAUN-BLANQUET, 1964) is gebleken, dat er een nauwe samenhang bestaat tussen de samenstelling der vegetatie en het milieu. Een verandering in milieu zal over het algemeen tot uiting komen in een verandering van de floristische en structurele samenstelling der vegetatie. Wanneer men populaties van *S.media* en *S.marina* uit de voornaamste milieutypen waarin deze soorten voorkomen wil onderzoeken dan kan men dus uitgaan van de voornaamste vegetatietypen, waarin deze voorkomen. Voldoende is dit echter niet. Bij het onderzoek zijn daarom ook populaties onderzocht volgens milieugradiënten, die in de estuariumgebieden van Noord- en Zuidwest-Nederland, waarin beide soorten voorkomen, van veel betekenis zijn.

Van alle onderzochte standplaatsen is het bodemprofiel voor zover aanwezig, bestudeerd tot 30 cm diepte, terwijl van sommige standplaatsen bovendien de bodem is geanalyseerd op enige belangrijke fysische en chemische factoren.

Van enkele populaties van *S.media*, die een karakteristiek variatiepatroon vertonen, zijn voorts de dichtheid en de leeftijdsopbouw in bepaalde milieutypen onderzocht. Ook zijn enkele experimenten verricht betreffende de kieming van de verschillende zaadtypen van *S.media* onder verschillende omstandigheden.

Bij het onderzoek van correlaties tussen variabiliteit en milieu moet rekening worden gehouden met historische en toevallige factoren, waar-

door het verband tussen variabiliteit en milieu niet noodzakelijk en zeker niet altijd van adaptieve aard is. Een aanwijzing voor de adaptieve betekenis van bepaalde kenmerken is dat deze karakteristiek zijn voor bepaalde milieutypen. Het bewijs van de adaptieve betekenis van deze morfologische kenmerken kan alleen worden gegeven door middel van een experimenteel-oecologisch onderzoek. In de toekomst zal dit onderzoek worden ondernomen.

Naast de plantengeografische en oecologische aspecten van het onderzoek is bij de keuze der populaties ook rekening gehouden met mogelijke hybridisatie. Daarom zijn vindplaatsen uitgezocht waar *S.media* en *S.marina* afzonderlijk voorkomen en andere waar ze in elkaars onmiddellijke nabijheid voorkomen en dus hybridisatie en eventueel introgressie verwacht kunnen worden. Het vraagstuk van de hybridisatie wordt besproken in hoofdstuk IV B 4.

Voor de nomenclatuur der hieronder genoemde taxa is (met uitzondering van *S.media* en *S.marina*) HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) gevolgd.

B. DE VEGETATIE

Voor het onderzoek naar de oecotypische differentiatie der populaties zijn steekproeven genomen uit de belangrijkste vegetaties, waarin de *Spergularia*-soorten voorkomen. Hierbij is het een gelukkige omstandigheid, dat de halophiele vegetaties van Nederland uitvoerig zijn onderzocht. Voor een overzicht van deze onderzoeken zie WESTHOFF (1947) en BEEFTINK (1965). De publicatie van BEEFTINK verdient in dit verband bijzondere aandacht, omdat hierin een nieuwe indeling van de Europese zoutplantengezelschappen wordt voorgesteld.

De meeste vegetatiekundige onderzoeken van de zoutplantengezelschappen in Nederland zijn verricht met behulp van de methodiek van de Frans-Zwitserse School. Hiervoor wordt verwezen naar ELLENBERG (1956) en BRAUN-BLANQUET (1964). Bij de beschrijving van de vegetatie in dit onderzoek is eveneens van deze methodiek gebruik gemaakt, terwijl de vegetaties zijn ingedeeld volgens het systeem van BEEFTINK (1965).

Vooraf wordt het systeem van BEEFTINK hier in het kort nader toegelicht, voor zover het van betekenis is voor het onderzoek van *S.media* en *S.marina*.

Bij de vegetatieclassificatie volgens de Frans-Zwitserse School staat de trouw centraal. De trouwgraad is de mate van binding van een taxon aan een bepaald plantengezelschap. Taxa die een voldoende sterke binding hebben aan een bepaalde plantengemeenschap worden kentaxa

genoemd. Bij de recente ontwikkeling van het vegetatiekundig onderzoek blijkt, dat aan de betekenis van kentaxa voor de vegetatieclassificatie steeds minder waarde wordt gehecht. Absolute trouw blijkt nl. zeer zeldzaam te zijn. Veel kentaxa hebben slechts lokaal geografische betekenis. BEEFTINK beschouwt in navolging van TUOMIKOSKI (1942) de kensort als een bijzonder geval van een differentiërende soort. Een differentiërende soort wordt omschreven als een soort, die in een bepaald gebied binnen een groep van verwante plantengemeenschappen trouw is aan een bepaalde plantengemeenschap: associatie, verbond enz. Met behulp van een bepaalde combinatie van differentiërende soorten is het mogelijk een plantengemeenschap t.o.v. alle andere te karakteriseren.

BEEFTINK brengt de gemeenschappen van de Europese schorren en overeenkomstige terreinen langs de kust en in het binnenland van Europa onder in de klasse *Asteretea tripolium* Westhoff et Beeftink 1962.

Deze klasse wordt in 3 regionale orden verdeeld:

1. *Cariceto-Puccinellietalia* Beeftink et Westhoff (in BEEFTINK 1965).
Verspreiding: arctisch, met de zuidgrens nabij de Lofoten (N-Noorwegen).

2. *Glauceto-Puccinellietalia* Beeftink et Westhoff 1962.
Verspreiding: atlantisch en west- tot zuidbaltisch, met de noordgrens nabij de Lofoten en de zuidgrens langs de kust van Portugal. Fragmentair op enkele plaatsen in Midden-Duitsland.

3. *Puccinellietalia* Soó 1940 em. Vicherek 1962.
Verspreiding: pontisch-pannonisch, oostelijk reikend tot de zuidrussische en centraal-aziatische zoutsteppen.

S.media wordt beschouwd als differentiërende soort van de *Glauceto-Puccinellietalia* (tegenover de arctische *Cariceto-Puccinellietalia*) en als differentiërende soort van de pontisch-pannonische *Puccinellietalia* (eveneens tegenover de arctische *Cariceto-Puccinellietalia*). *S.marina* wordt beschouwd als differentiërende soort van een orde binnen de *Glauceto-Puccinellietalia* (zie beneden).

Voor dit onderzoek is alleen de enige inheemse orde van de *Glauceto-Puccinellietalia* van betekenis. De orde omvat de gemeenschappen van de schorren en andere oecologisch aequivalente zilte terreinen in het westeuropese en westbaltische kustgebied en in centraal Europa.

De orde omvat 3 verbonden:

1. *Puccinellion maritimae* R.Tx. 1937.
2. *Armerion maritimae* Br.-Bl. et De Leeuw 1936.
3. *Puccinellion maritimae-Spergularion salinae* Beeftink 1965.

Het *Puccinellion maritimae* is optimaal ontwikkeld binnen de invloedssfeer van de getijdebeweging, op de lagere, meestal kleiige, gedeelten van de schorren en kwelders van ongeveer M(ean) H(igh) W(ater) (de

gemiddelde hoogwaterstand) tot een weinig beneden M(ean H(igh) W(ater) S(pring) (de gemiddelde hoogwaterstand bij springtij).

Het verbond is optimaal ontwikkeld in het Euhalanicum en Polyhalanicum, ook in het α -Mesohalanicum. In het polderland komt het verbond voor op terreinen met euhalien en polyhalien bodemvocht, waarvan het maaiveld dicht boven het niveau ligt waarop in de wintermaanden het water gewoonlijk staat. Op overeenkomstige doch minder zilte standplaatsen worden de gezelschappen vervangen door gemeenschappen van het *Armerion maritimae*.

BEEFTINK (1965) volgt bij de indeling van het open water naar saliniteit het Venice-system, aangenomen op de Final Resolution van het Symposium on the classification of brackish waters, 1959.

Deze indeling is:

Euhalanicum	van gem. 22	tot gem. 16,5	‰	Cl'
Polyhalanicum	van gem. 16,5	tot gem. 10	‰	Cl'
Mesohalanicum	van gem. 10	tot gem. 3	‰	Cl'
α -Mesohalanicum	van gem. 10	tot gem. 5,5	‰	Cl'
β -Mesohalanicum	van gem. 5,5	tot gem. 3	‰	Cl'
Oligohalanicum	van gem. 3	tot gem. 0,3	‰	Cl'
Zoetwaterzone	met maximaal gem.	<0,3	‰	Cl'

Het *Puccinellion maritimae* omvat 2 associaties:

1. *Puccinellietum maritimae* (Warming 1906) Christiansen 1927.
2. *Halimionetum portulacoidis* Kuhnholz-Lordat 1927.

In de zonering komt in Nederland het *Halimionetum* boven (hoger t.o.v. M.H.W.) het *Puccinellietum* voor.

Het *Armerion maritimae* komt optimaal ontwikkeld voor binnen de invloedssfeer van de getijdebeweging op slibhoudende tot zeer zandige gronden van schorren en strandvlakten gelegen in de zone van 10-20 cm beneden M.H.W.S. tot de stormvloedzone. Het niveau van de saliniteit is steeds tamelijk laag en de amplitude in de regel niet groot. Het verbond wordt aangetroffen in het Euhalanicum, in het Polyhalanicum en fragmentair ook in het Mesohalanicum. Ook in het polderland op zilte gronden komt het *Armerion* voor.

Het *Armerion maritimae* omvat 4 associaties:

1. *Artemisietum maritimae* Hocquette 1927.
2. *Juncetum gerardii* Warming 1906.
3. *Junceto-Caricetum extensae* Br.-Bl. et De Leeuw 1936.
4. *Scirpetum rufi* Gillner 1960.

Een associatie, die in de zonering van gemeenschappen met *S.media* ook van betekenis is, is het *Atripliceto-Elytrigietum pungentis* Beeftink et Westhoff 1962. Deze associatie behoort tot het verbond *Angelicion litoralis* R.Tx. (1950) 1961, klasse *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer Preising et R.Tx. 1950. Ze ontwikkelt zich op oeverwallen van krekens uit het *Artemisietum maritimae* en soms ten dele uit het *Halimionetum*

portulacoidis na afzetting van vloedmerk materiaal. De associatie bestaat meestal uit een gesloten begroeiing van *Elytrigia pungens* met verspreide exemplaren van *Atriplex hastata*. De gemeenschap komt voor binnen de directe invloedssfeer van de getijden d.w.z. optimaal in het Polyhalinicum.

Van zeer veel betekenis voor het onderhavige onderzoek zijn de open gemeenschappen op de zandige strandvlakten van Noord- en Zuidwest-Nederland, waarin *S.media* vaak domineert. Deze pioniergezelschappen vormen de initiale stadia van de successie der vegetatie op deze terreinen. Zij zijn niet in een plantengemeenschap ondergebracht. BEEFTINK (1965) spreekt in dit verband van gemeenschappen met dominantie van *S.marginata* of *S.salina*.

Het *Puccinellion maritimae-Spergularion salinae* omvat gemeenschappen van zilte terreinen, al of niet binnen de directe invloed van de getijdebeweging, waarvan het milieu gekenmerkt is door een hoge mate van instabiliteit. De instabiliteit kan worden veroorzaakt door betreding, door kwel, door tijdelijk stagnerend water en/of wisselende waterstand. Er bestaan sterke wisselingen in vocht- en zouthuishouding en het stikstofgehalte is tamelijk hoog. Tengevolge van de instabiliteit van het milieu zijn de vegetaties ephemer en gaan zij na verloop van tijd, nl. als het milieu stabiel wordt, over in gemeenschappen van het *Puccinellion maritimae* of het *Armerion maritimae*, of in gemeenschappen van de orde van de *Plantaginetales*. Deze laatste zijn gemeenschappen van min of meer stikstofrijke oeverstroken, oude vloedmerken en betreden plaatsen. Zij zijn kenmerkend voor instabiele oecologische situaties, die gevonden worden bij contactzones tussen zoet-zout, nat-droog en voedselrijk-voedselarm. Gemeenschappen van deze orde vertonen vaak overgangen naar die van het verbond *Puccinellion maritimae-Spergularion salinae*.

Vaak beslaan de gemeenschappen van het *Spergularion* maar kleine oppervlakten van slechts enkele m² groot.

S.marina (= *S.salina*) is een differentiërende soort van het *Puccinellion maritimae-Spergularion salinae* tegenover het *Puccinellion maritimae* en het *Armerion maritimae*.

Het *Puccinellion maritimae-Spergularion salinae* omvat 3 associaties:

1. *Puccinellietum distantis* Feekes (1934) 1943.
2. *Puccinellietum fasciculatae* Beeftink 1965.
3. *Puccinellietum retroflexae* (Almquist 1929) Beeftink 1965.

Deze 3 associaties vertonen onderling een grote oecologische verwantschap.

Voor de beschrijvingen van de associaties der 3 besproken verbonden wordt verwezen naar BEEFTINK (1965).

Milieugradiënten, waarbij een factor of een factorencomplex min of meer geleidelijk in intensiteit verandert, zijn van veel betekenis voor het onderzoek van oecologische differentiatie. BEEFTINK (1965) onderscheidt daarbij macro- en microgradiënten.

Macrogradiënten worden in groter geografisch verband aangetroffen bijv. van Noord naar Zuid langs de Westeuropese kust en stroomopwaarts in de estuaria. Langs de Nederlandse kust worden macrogradiënten gevonden van Noord naar Zuid in klimaat, in getijdebeweging en in de snelheid van sedimentatie van door het water meegevoerde vaste bestanddelen (WESTHOFF, 1958). In de mondingen der zeearmen komen macrogradiënten voor in chemische eigenschappen van het overstromingswater (voornamelijk in saliniteit) en in de sedimentatiesnelheid van vaste bestanddelen (BEEFTINK, 1965).

Microgradiënten, zoals in vocht- en luchthuishouding en saliniteit van de bodem, worden o.m. aangetroffen op de schorren en de kwelers in de richting van kom naar oeverwal en op de strandvlakten tegen de duintjes aan. Deze gradiënten veroorzaken de zonering der vegetatie.

Macrogradiënten zijn vrijwel steeds gesuperponeerd op microgradiënten, terwijl binnen de macrogradiënt de microgradiënten vaak, in overeenstemming met het reliëf van het landschap, mozaïkvormig verdeeld zijn (zie pag. 86 e.v.). De onderscheiding in twee typen van gradiënten is arbitrair en niet altijd strikt vol te houden.

Een macrogradiënt kan zich in een populatiecomplex uiten in een cline (HUXLEY, 1938): een geleidelijke verandering van een kenmerk of kenmerkencomplex in een doorlopende en aansluitende reeks van populaties. Wanneer de cline gecorreleerd is met een milieugradiënt dan wordt deze een ecocline genoemd (GREGOR, 1939), bestaan er geografische correlaties dan heet deze een topocline (GREGOR, 1939).

Clines zijn kwantitatief van aard. Daarom is het noodzakelijk de nadruk te leggen op kwantitatief populatieonderzoek door middel van steekproeven. Voor een kritische bespreking van het begrip cline zie BÖCHER (1967).

C. *S.MEDIA*

1. De variabiliteit en de geografische verspreiding

S.media is in Nederland langs de kust algemeen. Een verspreidingskaartje van de soort is aanwezig in Ned. Kruidk. Archief 49, 1939,

p. 324. Omdat dit kaartje sterk verouderd is wordt in het volgende een globaal overzicht gegeven van de geografische verspreiding in Nederland.

In Zuidwest-Nederland komt *S.media* voor op enige plaatsen langs de Noordzeekust van Zeeuws-Vlaanderen (o.a. het Zwin, de Verdrongen Zwarte Polder) en vervolgens langs beide oevers van de Westerschelde. Stroomopwaarts bereikt de soort haar grens van voorkomen ter hoogte van het schor ten Westen van Bath. Verder wordt *S.media* overal aangetroffen langs Oosterschelde, Keeten, Krabbekreek en Veerse Meer. Vervolgens langs Grevelingen, Zijpe, Krammer en langs het Volkerak stroomopwaarts tot ongeveer 2 km ten Zuiden van Dintelsas. Langs het Haringvliet wordt *S.media* uitsluitend aangetroffen waar deze overgaat in de Noordzee (Kwade Hoek). Tenslotte komt de soort voor langs het Brielse Gat. Noordwaarts wordt *S.media* gevonden op enkele binnendijkse plaatsen in de provincie Noord-Holland o.a. bij Petten.

In Noord-Nederland komt de soort voor langs de kusten van de Waddenzee en de Lauwerszee en langs de Eems stroomopwaarts tot ongeveer de punt van Reide. Hier en daar ook aan de kust van de Noordzee (Slufter op Texel).

In het beschreven gebied wordt *S.media* aangetroffen op buitendijkse terreinen op schorren en gorzen (benamingen uit Zuidwest-Nederland) of kwelders (benaming uit Noord-Nederland) en op achterduinse strandvlakten, en verder op binnendijkse terreinen met een hoge saliniteit, bijv. op plaatsen waar de dijk enigszins doorlatend is (kwel), zoals bij de „inlagen” in Zuidwest-Nederland en bij Petten (N-Holland).

De verspreiding van *S.media* in Nederland kan gecorreleerd worden met het gemiddeld chloridegehalte bij hoog water. De soort komt voor in het Euhalanicum en het Polyhalanicum. De grens van stroomopwaartse verspreiding langs Westerschelde, langs Krammer en Volkerak en langs het Haringvliet valt samen met de overgang van Polyhalanicum naar Mesohalanicum (zie fig. 3, bijlage 1; zie ook BEEFTINK, 1965). De grens van stroomopwaartse verspreiding langs de Eems ligt bij de punt van Reide, waar eveneens de grens ligt van Polyhalanicum naar Mesohalanicum (zie fig. 2, bijlage 1; zie ook EGGINK, 1965).

De verspreiding van *S.media* komt grotendeels overeen met die van andere euhalobe halofyten: *Artemisia maritima*, *Halimione portulacoides*, *Limonium vulgare* en *Suaeda maritima*.

In het verspreidingsgebied binnen Nederland zijn van *S.media* in Noord-Nederland 19 populaties onderzocht en in Zuidwest-Nederland 21. De ligging der vindplaatsen wordt aangegeven op fig. 2 en fig. 3, bijlage 1, en fig. 4, bijlage 2.

Bij *S.media* zijn op grond van het percentage OR-zaaddozen 7 populatietypen onderscheiden, zie tabel 22.

Tabel 22
Table 22

Populatietype <i>Population type</i>	Percentage OR-zaaddozen <i>Percentage of URW-capsules</i>
1	0
2	0 — 5
3	5 — 25
4	25 — 50
5	50 — 75
6	75 — 100
7	100

S.media. Indeling der populatiesteekproeven volgens het percentage OR-zaaddozen.

Classification of the population samples according to the percentage of URW-capsules.

In tabel 23 wordt een overzicht gegeven van de populatietypen in Zuidwest- en Noord-Nederland (zie ook tabel 25 en 26, resp. bijlage 3 en 4).

Tabel 23
Table 23

Gebied <i>Region</i>	Aantal onder- zochte populaties <i>Number of popu- lations studied</i>	Aantal populaties <i>Number of populations</i>						
		Populatietype <i>Population type</i>						
		1	2	3	4	5	6	7
Zw-Nederland <i>SW-Netherlands</i>	21	10	8	2	1			
N-Nederland <i>N-Netherlands</i>	19	1	2	9	5	1	1	

S.media. Voorkomen van de populatietypen in Zuidwest- en Noord-Nederland.

Occurrence of population types in SW- and N-Netherlands.

Uit tabel 23 blijkt, dat er belangrijke verschillen in variabiliteit bestaan tussen de populatiecomplexen van beide gebieden. In Noord-Nederland zijn de frequenties waarmee OR-planten in de populaties voorkomen over het algemeen veel groter dan in Zuidwest-Nederland.

Een nadere analyse van dit verschijnsel is alleen mogelijk wanneer de

variabiliteit onderzocht wordt in samenhang met het milieu.

2. De variabiliteit en het milieu

a. Het voorkomen in de vegetatie

Alvorens over te gaan tot de bespreking van de correlatie tussen de variatie der populatiesteeekproeven en het milieu eerst enige opmerkingen over het voorkomen van *S.media* in de vegetatie. Zoals uiteengezet is op pag. 71 e.v. is *S.media* een differentiërende soort van de *Glauceto-Puccinellietalia* waartoe het *Puccinellion maritimae* en het *Armerion maritimae* behoren.

In tabel 24 wordt de presentie en de abundantie-dominantie van *S.media* in de associaties van het *Puccinellion maritimae* en *Armerion maritimae* weergegeven.

Tabel 24
Table 24

		Aantal opnamen <i>Number of records</i>	Presentie <i>Presence</i>	Abundantie-Dominantie <i>Abundance-Dominance</i>
Puccinellion maritimae	Puccinellietum maritimae	168	75	+ — 2
	Halimionetum portulacoidis	81	39	+ — 2
Armerion maritimae	Artemisietum maritimae	110	68	+ — 2
	Juncetum gerardii	75	45	+ — 1
	Junceto-Caricetum extensae	40	22	+
	Scirpetum rufi	1	—	—

Het voorkomen van *S.media* in het *Puccinellion maritimae* en het *Armerion maritimae* uitgedrukt in presentie en abundantie dominantie volgens BRAUN-BLANQUET. Naar gegevens van BEEFTINK, 1965.

The occurrence of S.media in the Puccinellion maritimae and the Armerion maritimae expressed in presence and abundance-dominance according to BRAUN-BLANQUET. After data of BEEFTINK, 1965.

Ter toelichting op tabel 24 het volgende:

De presentie geeft aan het percentage van de opnamen, waarin *S.media* voorkomt. De abundantie-dominantie is aangegeven volgens de gecombineerde schatting van BRAUN-BLANQUET (BRAUN-BLANQUET, 1964).

De schaal, die hierbij gebruikt wordt, is de volgende:

- + = weinig (in enkele exemplaren) voorkomend, bedekking gering
- 1 = vrij veel voorkomend, bedekking gering
- 2 = zeer veel voorkomend, 5-25% van de proefvlakte bedekkend
- 3 = aantal individuen willekeurig, 25-50% van de proefvlakte bedekkend
- 4 = aantal individuen willekeurig, 50-75% van de proefvlakte bedekkend
- 5 = aantal individuen willekeurig, 75-100% van de proefvlakte bedekkend

Uit de tabel blijkt, dat *S.media* met de hoogste presentie en abundantie-dominantie voorkomt in het *Puccinellietum maritimae* en het *Artemisietum maritimae*, de associaties van de meest zilte terreinen. Opvallend zijn de kleinere waarden van de frequentie in het *Halimionetum* in vergelijking met het *Puccinellietum* en *Artemisietum*.

De verklaring hiervoor moet gezocht worden in het feit, dat *Halimione portulacoides* een sterk sociale soort is die in optimale ontwikkeling andere soorten verdringt. Bij de onderzochte terreinen is steeds gebleken, dat in de onderzochte zoneringen met een goed ontwikkeld *Halimionetum* de optimale ontwikkeling van *S.media* niet in dit gezelschap valt maar of er beneden in het *Puccinellietum maritimae* of er boven in het *Artemisietum maritimae*.

In de tabellen 25 en 26 (bijlagen 3 en 4) wordt een overzicht gegeven van de oecologische gegevens van resp. de onderzochte populaties van Zuidwest- en Noord-Nederland.

Uit deze gegevens blijkt, dat de optimale ontwikkeling van *S.media* in de zonerings niet steeds op dezelfde plaats aangetroffen wordt. Op de Kaloot (Z-Beveland, zie tabel 25) groeit *S.media* optimaal in het *Puccinellietum maritimae* in de laag gelegen kommen en niet in het *Artemisietum maritimae* op de oeverwallen. Op het Spieringschor (N-Beveland) en de Savoijaardsplaat (Zeeuws-Vlaanderen, zie tabel 25) daarentegen komt *S.media* optimaal voor op de oeverwallen in het *Artemisietum*, in het lager gelegen *Puccinellietum* wordt de soort niet gevonden.

Ook BEEFTINK (1965) wijst op dit verschijnsel. De verklaring voor het feit, dat *S.media* op de Kaloot in de kommen voorkomt en op het Spieringschor op de oeverwallen zoekt BEEFTINK voornamelijk hierin, dat het hoogteverschil tussen de gemiddelde vloedstanden bij springtij en doodtij op de Kaloot langs de Westerschelde 85 cm bedraagt en op

het Spieringschor langs het Veerse Gat (Oosterschelde bekken) slechts 52 cm.

Het voorkomen van *S.media* op de oeverwallen van de Savoijaardsplaat, langs de Westerschelde, kan met het verschil in getijde-amplitude niet verklaard worden, aangezien dit ongeveer gelijk zal zijn aan dat van de Kaloot, dat ongeveer op dezelfde hoogte stroomopwaarts langs de Westerschelde gelegen is. De verschuiving van de optimale groeiplaats is waarschijnlijk een zeer complex verschijnsel en alleen op te lossen door uitvoerig oecologisch onderzoek. Er zijn aanwijzingen dat vocht- en luchthuishouding hierbij van betekenis zijn, hetgeen kan blijken uit het volgende.

Bij vergelijking van de vegetatie van de kommen van de Kaloot en van het Spieringschor wordt duidelijk dat er in het oog lopende verschillen in de samenstelling bestaan. In de kommen van de Kaloot komt *Glaux maritima* vrij veel voor, in die van het Spieringschor wordt de soort niet gevonden. *Triglochin maritima* komt zeer veel voor in de kommen van het Spieringschor (bedekking 10-30%), maar veel minder talrijk (max. bedekking van 10%) op de Kaloot. De kommen van het Spieringschor hebben een minder goede waterafvoer dan die van de Kaloot, waardoor de aeratie van de bodem van het Spieringschor geringer is dan die van de Kaloot. *Triglochin maritima* behoort tot de telmatophyten (IVERSEN, 1936): dit zijn planten die aangepast zijn (o.m. door middel van aerenchym in de onderste stengeldelen en wortels) aan slecht geaereerde zuurstof-arme bodems. *Glaux* behoort tot de mesohygrobe soorten. Deze worden gevonden op vochtige maar niet op natte standplaatsen. Het verschil tussen de kommen van het Spieringschor en de Kaloot, tot uiting komend in het verschil van voorkomen in kwantitatief opzicht van *Triglochin maritima* en *Glaux maritima*, bestaat in een verschil in afwatering en dientengevolge van vocht- en luchthuishouding. Een van de belangrijkste oorzaken van het ontbreken van *S.media* in de kommen van het Spieringschor zal waarschijnlijk de minder gunstige vocht- en luchthuishouding zijn. Op de Kaloot zijn deze veel beter.

S.media vertoont meer affiniteit tot de mesohygrobe soort *Glaux maritima* dan tot de telmatophyt *Triglochin maritima*. Wanneer de presentie en abundantie-dominantie van *S.media* in de *Triglochin*-sociatie en de *Glaux*-sociatie (zie BEEFTINK, 1965) bezien worden, dan blijkt deze in het eerste geval 12(+ - 2) te zijn en in het tweede geval 44(+ - 2). Uit deze gegevens blijkt duidelijk het affiniteitsverschil (zie ook IVERSEN, 1936, tabel 56).

Waarschijnlijk zijn naast de vocht- en luchthuishouding ook de concurrentieverhoudingen der soorten in de verschillende associaties van veel betekenis voor het al of niet voorkomen van *S.media*.

Van zeer veel betekenis voor het populatieonderzoek zijn de ijle vegetaties op zandige strandvlakten waarin *S.media* vaak domineert. Deze pioniergezelschappen vormen de initiale stadia van de successie der vegetatie op deze terreinen. In de zonering komt *S.media* hier nog beneden *Puccinellia maritima* voor.

S.media wordt dus in de vegetatie niet steeds op dezelfde plaats gevonden. De soort vertoont in zekere mate een onafhankelijk individueel gedrag t.o.v. de andere soorten van de orde *Glauceto-Puccinellietalia*. Het individuele gedrag van soorten in plantengemeenschappen is door RAMENSKY in 1924 beschreven en onafhankelijk van hem door GLEASON in 1926 (uit WHITTAKER, 1962). Dit verschijnsel was voor RAMENSKY aanleiding om het beginsel van de individualiteit van soorten te formuleren. Dit beginsel zou in strijd zijn met de opvatting, dat plantengemeenschappen goed-gedefinieerde natuurlijke eenheden zijn (WHITTAKER, 1962).

Uit tabel 24, pag. 77, blijkt, dat *S.media* niet met een presentie van 100 in de opnamen van de orde voorkomt. Een belangrijke oorzaak hiervan is, dat de oecologische amplitude van de soort niet zo ruim is dat de soort in alle associaties van de orde voor kán komen.

b. De variabiliteit en het milieu in Noord-Nederland

Het overzicht van de oecologische gegevens van de onderzochte populaties van Noord-Nederland wordt gegeven in tabel 26, bijlage 4.

Op Terschelling komen zeer uiteenlopende percentages OR-zaaddozen voor in de steekproeven. Het meest verschillend zijn de steekproeven van de Grie en van de Boschplaat bij paal 26 ten Noorden van de duintjes (zie fig. 4, bijlage 2); in de eerste steekproef komen geen OR-zaaddozen voor, terwijl in de laatste steekproef 30% OR-zaaddozen wordt gevonden. Deze verschillen in variabiliteit zijn te correleren met verschillen in milieu. De Grie is een kleiige kwelder, die al eeuwenlang een dicht vegetatiedek heeft gedragen. De levensomstandigheden zijn er betrekkelijk stabiel en niet extreem. Onder deze omstandigheden komen overwegend BZ-planten voor, OR-planten worden er niet gevonden (zie foto 1, pag. 81).

Het milieu van de Boschplaat ten Noorden van de duintjes, de zg. achterduinse strandvlakte, heeft een geheel ander karakter dan het milieu van de Grie vooral in het meer oostelijke deel (WESTHOFF, 1947). De achterduinse strandvlakte, vanaf ongeveer paal 22 in oostwaartse richting, heeft een zandbodem met in de bovenste bodemlaag geen of enige centimeters klei. De vlakte is enigszins komvormig en heeft op de meeste plaatsen geen goede waterafvoer. Hierdoor stagneert bij veel re-



Foto 1. Een overzicht van de standplaats van *S.media* van de Grie (Terschelling). De populatie groeit in een dichte vegetatie op kleiige bodem en bestaat uit planten, die breedgeveugelde zaden produceren.

Photo 1. View of the habitat of S.media of „de Grie” (Terschelling). The population grows in a dense stand on a clayey soil and consists of plants that produce broadly winged seeds.

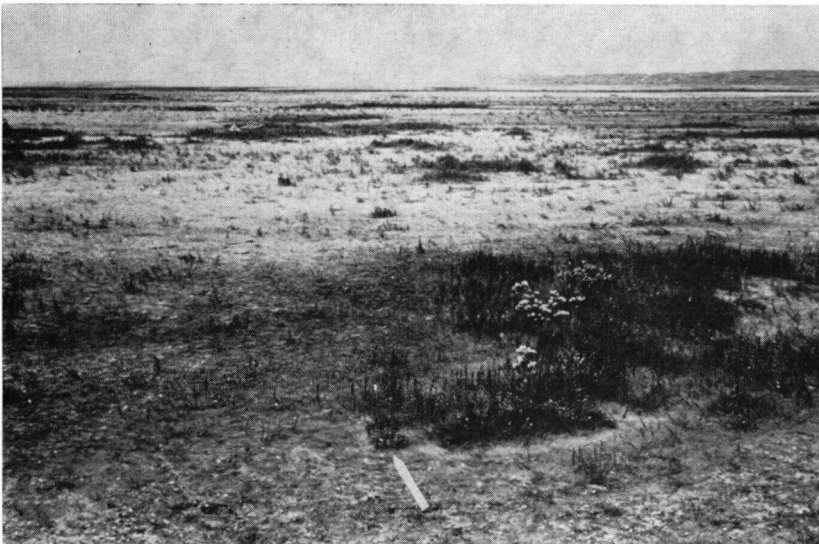


Foto 2. Een overzicht van de standplaats van *S.media* van de Boschplaat ten Noorden van de duintjes (Terschelling). De populatie groeit op de vrijwel kale zandvlakte en in de laagste delen der vegetatie (zie pijl); zij bestaat voor ca. 30% uit planten, die uitsluitend ongevleugelde zaden produceren.

Photo 2. View of the habitat of S.media of „de Boschplaat” north of the dunes (Terschelling). The population grows on the bare sand plain and in the lower parts of the vegetation cover (see arrow); it contains about 30% of plants that produce exclusively unwinged seeds.

genval het regenwater en bij hoge vloed (want de vlakte wordt niet bij ieder hoog water geïnundeerd) het zeewater. Bij langdurige droogte en weinig hoge vloed droogt de bovenste bodemlaag sterk uit. De vocht- en vooral ook de zouthuishouding geven in dit gebied dus sterke wisselingen in intensiteit te zien. De ijle vegetatie is een weerspiegeling van dit extreme milieu (zie foto 2, pag. 81). De concurrentie is van weinig betekenis. Deze beschrijving geldt voor de lagere delen der strandvlakte, waarin *S.media* voorkomt.

Wanneer de situatie op de Westerkwelder en op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog wordt gezien, dan blijkt dat hier een vergelijkbare situatie voorkomt. De Westerkwelder vertoont door zijn kleiige bodem en dichte begroeiing enige overeenkomst met de Grie. Hier komt dan ook een laag percentage OR-zaadsoorten voor, nl. 8. Op het oostelijke deel van de Oosterkwelder, bij paal P, komt het terrein overeen met dat van de achterduinse strandvlakte van de Boschplaat (vgl. tabel 26, bijlage 4). De bodem bestaat uit zand en draagt in de lagere delen een open pioniervegetatie van *S.media* en *Suaeda maritima*. In dit terrein komt het hoogste percentage OR-zaadsoorten van de Oosterkwelder voor nl. 40.

Een overeenkomstig geval uit Zuidwest-Nederland wordt op de Kwa-de Hoek (Goeree) aangetroffen. Op het hooggelegen beweidde schor, waarvan de bodem bestaat uit zandhoudende klei en waarop een vrijwel gesloten vegetatie voorkomt, worden geen OR-zaadsoorten gevonden; in de zandige duinvallei met een open vegetatie met dominantie van *S.media* komt 21% OR-zaadsoorten voor.

Uit deze gegevens blijkt, dat in overeenkomstige milieutypen een overeenkomstige variatie optreedt.

Uit kweekproeven is duidelijk geworden dat de verschillen tussen de populaties in bovengenoemde milieutypen in hoofdzaak terug te voeren zijn op erfelijke factoren.

Er zijn blijkens deze gegevens dus sterke aanwijzingen dat de differentiatie tussen de populaties een oecotypische differentiatie is. In deze gedachtengang is het dus niet zo, dat op de open zandige terreinen tengevolge van de afwezigheid van concurrentie alle genetische varianten, ook die welke or-zaden vormen, hun kans krijgen. Het is veeleer zó dat de biotypen, die ongevlugelde zaden vormen en die met hoge frequentie op deze standplaatsen voorkomen, aan het extreme milieu zijn aangepast. De OR- en BZ-planten hebben zeer waarschijnlijk, althans in bepaalde levensstadia, een verschillende oecologische tolerantie en preferentie.

Op Terschelling worden tussen de extreme percentages OR-zaadsoorten van de steekproeven van de Grie (0%) en van de achterduinse strandvlakte van de Boschplaat (30%), op de kwelders langs de Wad-

denze: gelegen ten Zuiden van de duintjes intermediaire percentages aangetroffen nl. de Groede 3%, bij paal 23 11%, bij paal 25 17%. Hierbij neemt in oostwaartse richting het percentage toe (vgl. kaart Oost-Terschelling fig. 4, bijlage 2).

Ook ten Noorden van de duintjes neemt in oostwaartse richting het percentage OR-zaaddozen toe, immers bij paal 23 is dit 20 en bij paal 26 is dit 30. *

De kwelders langs de Waddenzee ten Zuiden van de duintjes nemen in oecologisch opzicht een tussenpositie in tussen de kwelder van de Grie en de kwelder van het oostelijke deel van de achterduinse strandvlakte. De bodem bestaat uit een kleilaag van wisselende dikte, 8-14 cm, op een onderlaag van zand. De drainering is meestal goed. De vocht- en zouthuishouding vertoont niet die sterke wisselingen in intensiteit als op de achterduinse strandvlakte vooral omdat de klei het snelle uitspoelen van zout tegengaat. Het vegetatiedek is niet geheel gesloten en is minder dicht dan op de Grie, maar de concurrentie speelt toch een belangrijke rol. Het milieu van de kwelders is in vergelijking met de achterduinse strandvlakte dus stabiel met name wat betreft vocht- en zouthuishouding, het is voedselrijker en er is een sterkere concurrentie. De intermediaire waarden van het percentage OR-planten (tussen de Grie — de achterduinse strandvlakte) kunnen dus gecorreleerd worden met het milieu dat in veel opzichten tussen dat van de Grie en dat van de achterduinse strandvlakte in staat.

Opmerkelijk is dat de percentages OR-zaaddozen vanaf de Groede in oostwaartse richting op de Boschplaat toenemen, zowel ten Zuiden als ten Noorden van de duintjes. Er is eveneens een toename op de Boschplaat gaande van Zuid naar Noord.

Er is hier sprake van clinale variatie. Het ontstaan van deze variatie is een complex verschijnsel. Factoren, die hierop van invloed zijn, zijn de volgende:

1. Milieufactoren.

Wanneer de oecologische gegevens van de populaties van de kwelders langs de Waddenzee (exclusief de Grie) vergeleken worden, dan blijkt dat er verschillen bestaan. Deze verschillen betreffen in de eerste plaats

* De aantallen OR-zaaddozen zijn vergeleken met de aantallen S- + BZ-zaaddozen. Alle vergelijkingen zijn gebaseerd op $2 \times 2 \chi^2$ toetsen.

De waarden voor χ^2 zijn:

de Groede — paal 23 t.Z. duintjes: 7.06 $\rightarrow P < 0.01$

paal 23 t.Z. duintjes — paal 25 t.Z. duintjes: 2.20 $\rightarrow P < 0.1 - 0.2$

paal 25 t.Z. duintjes — paal 26 t.N. duintjes: 6.66 $\rightarrow P < 0.01$

paal 23 t.N. duintjes — paal 26 t.N. duintjes: 4.00 $\rightarrow P < 0.01 - 0.05$

De conclusie is dat zowel ten Zuiden van de duintjes als ten Noorden van de duintjes het aantal OR-zaaddozen in de steekproeven van West naar Oost significant toeneemt. Ook het aantal OR-zaaddozen in de steekproef bij paal 25 ten Zuiden van de duintjes verschilt significant van dat van de steekproef bij paal 26 ten Noorden van de duintjes.

de zonering der vegetatie. Op de drie onderzochte plaatsen ten Zuiden van de duintjes wordt het *Puccinellietum maritimae* op hoger niveau gevolgd door de terminale phase van deze associatie met *Halimione portulacoides*. Op de Groede komen in stijgend terrein achtereenvolgens het *Halimionetum portulacoidis* en het *Artemisietum maritimae* voor. Bij paal 23 komt het *Halimionetum* niet meer tot ontwikkeling. In plaats hiervan wordt de terminale phase van het *Puccinellietum* met *Plantago maritima* en *Limonium vulgare* gevonden. Dit is een indicatie voor een hoger zandgehalte en een minder hoge saliniteit van de bodem. Hoger wordt het *Artemisietum* aangetroffen. De zonering ligt aan een duinvoet. Bij paal 25 komt ook het *Artemisietum* niet meer tot ontwikkeling en hier wordt boven de terminale phase van het *Puccinellietum* met *Plantago maritima* en *Limonium vulgare* een dichte vegetatie van *Festuca rubra* aangetroffen.

Deze verschillen in vegetatie geven aan, dat op het oostelijke deel van de Boschplaat de bodem zandiger is en een minder hoog saliniteitsniveau heeft dan in het westelijke deel. Dit geldt in de eerste plaats voor de hoger gelegen zones in de besproken zoneringen. In de lager gelegen zones, waarin *S.media* voorkomt, is het minder duidelijk, het is echter toch nog wel aanwezig. Bij paal 25 is de kleilaag 2 tot 6 cm dunner dan bij paal 23 en op de Groede.

Ter oriëntatie zijn enige van de belangrijkste fysische en chemische bodemeigenschappen bepaald van de zones waarin de populatiesteekproeven genomen zijn en wel op de Groede, op de Boschplaat bij paal 23, en bij paal 25. Deze eigenschappen zijn: het percentage humus, kalk, afslibbaar en zand, de pH-KCl, het magnesium-gehalte (MgO), het fosfor-gehalte (P-getal en P-Al) en het K-gehalte.

Ze zijn bepaald van de kleilaag en van het zand onder deze kleilaag, tot 40 cm diepte. Tussen de verschillende monsters van deze plaatsen bestonden geen duidelijke verschillen die te correleren waren met de clinale variatie. Direct moet hierbij opgemerkt worden, dat dit niet meer is dan een oriëntatie, omdat het een eenmalige analyse geweest is, terwijl geheel andere factoren het voorkomen van de OR-planten kunnen bepalen.

2. Historische factoren.

De Boschplaat is een gebied waar zich de laatste 30 tot 35 jaar snelle veranderingen hebben voltrokken. WESTHOFF (1947) heeft een uitvoerige studie gewijd aan de veranderingen in flora en vegetatie van de Boschplaat van 1937 tot 1948 (zie ook WESTHOFF en BROUWER, 1951).

De Boschplaat was in vroeger tijden van het eiland Terschelling gescheiden door het „Koggediep”, dat in de loop van de laatste twee eeuwen verzand is. De Boschplaat was tot 1929 een onbegroeide zandvlakte, uitgezonderd de duintjes (zie kaart Oost-Terschelling, fig. 4,

bijlage 2). Van 1929 tot 1931 is een korte stuifdijk gelegd van de vaste duinen van Terschelling naar de eerste duintjes (ten Zuidwesten van paal 23). De overblijfselen van deze dijk, die niet lang stand gehouden heeft, zijn in het terrein te zien. In de jaren 1931 tot 1936 is de lange stuifdijk over de lengte van de Boschplaat aangelegd van West naar Oost. Door de rustiger sedimentatieomstandigheden aan de lijszijde (de Zuidzijde) van de stuifdijk werd er uit de Waddenzee klei afgezet. Het eerst in het Westen, later geleidelijk verder naar het Oosten. Tengevolge van veranderde milieumomstandigheden ontstond een begroeiing in het Westen, die zich naar het Oosten uitbreidde. Voor de successie der vegetatie zie WESTHOFF (1947) en WESTHOFF en BROUWER (1951).

Uitgaande van de huidige zonering op de kale zandige strandvlakte van de Boschplaat en van de zonering op de Oosterkwelder kan afgeleid worden dat *S.media* bij de soorten behoorde, die zich het eerst vestigden op de kale zandvlakte in het Westen. De populatie van *S.media* zal waarschijnlijk voor een hoog percentage bestaan hebben uit OR-planten. Deze planten waren afkomstig van zaad van OR-planten, die groeiden op de overgang van de Grie naar de Groede of op één van de andere Waddeneilanden. Deze populatie heeft zich tengevolge van de sedimentatie en de ermee samenhangende successie der vegetatie in oostelijke richting uitgebreid.

Door de sedimentatie van slib en de sluiting van het vegetatiedek veranderde het milieu van *S.media* op het westelijke deel der Boschplaat dus sterk. In de populatie heeft zich hierdoor waarschijnlijk een selectieproces voltrokken ten gunste van de BZ-planten, waarbij het percentage OR-planten daalde. Naarmate het selectieproces langer werkzaam was, daalde ook het percentage OR-planten sterker. In deze gedachten-gang is het begrijpelijk dat op het westelijke deel van de Boschplaat het laagste percentage OR-zaaddozen werd geteld.

3. Verspreiding van zaden en pollen.

Door middel van verspreiding van zaden en pollen komt er een uitwisseling van genetisch materiaal (gene-flow) tot stand tussen naburige populaties. Zowel de verspreiding van de zaden als van het pollen zijn zeer complexe processen en in de natuur moeilijk direct te meten (zie hoofdstuk IV). Het aandeel van de verspreiding van zaden en pollen bij het totstandkomen van de clinale variatie is moeilijk te schatten.

Zaadverspreiding zal in hoofdzaak nivellerend werken op deze clinale variatie. Hierbij is het van betekenis dat de populatie met het laagste percentage OR-planten (die van de Groede) grenst aan een populatie waarin geen OR-planten voorkomen (die van de Grie), terwijl de populatie met het hoogste percentage OR-planten (die van de kwelder bij paal 25) grenst aan een populatie met een hoog percentage OR-planten (die van de strandvlakte bij paal 25-26). In het eerste geval zou er een

belangrijke immigratie van diasporen van BZ-planten kunnen zijn, in het tweede geval van diasporen van OR-planten.

Ook verspreiding van het pollen (kruisbestuiving) werkt nivellerend. Waarschijnlijk is deze nivellerende werking door de vermoedelijk vrij veel voorkomende zelfbestuiving niet van veel betekenis (zie pag. 117 e.v.).

Samenvattend kan geconcludeerd worden dat de clinale variatie ten Zuiden van de duintjes ontstaan is uit een wisselwerking van milieu, historische factoren en verspreiding van zaden en pollen enerzijds en de verschillende oecologische tolerantie en preferentie van OR- en BZ-planten anderzijds. Voor de clinale variatie ten Noorden van de duintjes gelden overeenkomstige overwegingen.

In de loop der tijd zal het percentage OR-planten bij verder gaande verandering van het milieu langs de kwelders van de Waddenzee en op de achterduinse strandvlakte steeds meer afnemen.

Zoals reeds is aangeduid wordt op de Oosterkwelder op Schiermonnikoog een situatie gevonden, die veel overeenkomst vertoont met die van de Boschplaat. Op het oostelijke deel van de Oosterkwelder bij kilometerpaal P in een zandig ijl begroeid terrein komt het hoogste percentage OR-zaaddozen voor nl. 43. Op de Oosterkwelder tussen de kilometerpalen R en S (westelijker gelegen) is de vegetatie dichter en ouder en bevat de bodem klei; het percentage OR-zaaddozen is hier lager nl. 32. Op het meest westelijke deel van de Oosterkwelder bij paal T, waar de kleilaag van de bodem het dikst is, is het percentage het laagst nl. 12. Ook hier komt dus clinale variatie voor, die gecorreleerd kan worden met het milieu. Hierbij komt dat het westelijke deel van de Oosterkwelder het oudste deel is en het oostelijke deel het jongste. Ook historische factoren kunnen dus van betekenis zijn bij het ontstaan der clinale variatie. Voor de geschiedenis van Schiermonnikoog zie ISBARY (1936) en V. D. TOORN (1959).

Dat men zich de clinale variatie niet moet voorstellen als een geleidelijk in Oost-West richting verlopende kenmerken-gradiënt blijkt uit het volgende. De populatie op de Oosterkwelder (Schiermonnikoog) tussen de 2e en de 3e kreek (tussen de palen R en S) is gedetailleerd onderzocht. De 2e en de 3e kreek lopen bij de Waddenzee aanvankelijk ongeveer Noord-Zuid. Ze liggen ongeveer 600 m van elkaar verwijderd en zijn geflankeerd door lage zandige oeverwallen. De zandige oeverwal van de 2e kreek wordt in oostwaartse richting gaande geleidelijk iets lager en het kleigehalte van de bodem neemt in deze richting geleidelijk toe. Halverwege de twee krekken bevat de bodem de meeste klei. Verder oostwaarts gaande in de richting van de zandige oeverwal van de 3e kreek wordt de kleihoudende laag weer dunner. Gecorreleerd met het reliëf van het landschap en de bodemgesteldheid verandert het percen-

tage OR-zaaddozen. Op de oeverwal van de 2e kreek bevat de steekproef 38% OR-zaaddozen, oostwaarts neemt dit percentage geleidelijk af tot het halverwege de twee krekken, waar de bodem de meeste klei bevat, 22% geworden is; verder gaande stijgt het percentage weer tot 40% op de oeverwal van de 3e kreek. Hieruit blijkt, dat de variabiliteit van de populaties van *S.media* samenhangt met het reliëf van het landschap (en daarmee met het milieu). Deze variabiliteit kan over korte afstand sterk variëren. Kwelderlandschappen, die doorsneden worden door krekken, bezitten een gecompliceerd microreliëf en dientengevolge is het variatiepatroon van *S.media* in deze gebieden gecompliceerd.

Het is dus van zeer veel belang voor vergelijkend onderzoek bij de bemonstering te letten op de ligging der populaties in het landschap. BRADSHAW (1959) beschrijft een overeenkomstig verschijnsel voor *Agrostis tenuis*.

Het onderzochte westelijke deel van de Oosterkwelder heeft een kleibodem en draagt een vrijwel gesloten zoutvegetatie, die overeenkomst vertoont met die van het onderzochte deel van de Groede. Het gebied is ouder dan dat van de Groede. Opmerkelijk is daarom, dat het percentage OR-zaaddozen (12%) aanmerkelijk hoger is dan dat van de Groede (3%). Waarschijnlijk is dit het gevolg van de beweiding. Dat intensieve beweiding tot gevolg heeft, dat het percentage OR-zaaddozen relatief hoog is, kan ook geconcludeerd worden uit de steekproeven van Ameland en van de Slufter (Texel). De kwelder bij Hollum op Ameland heeft het hoogst gevonden percentage OR-zaaddozen nl. 75. De bodem bestaat uit zand met een dun sliblaagje. Het gebied wordt zeer intensief beweid door schapen. De vegetatie is tengevolge hiervan niet geheel gesloten en is slechts enkele centimeters hoog; zij bestaat overwegend uit *Puccinellia maritima*. In het iets hoger gelegen *Juncetum gerardii* komt veel *Armeria maritima* voor. De steekproef van de achterduinse strandvlakte van de Slufter heeft ook een zeer hoog percentage OR-zaaddozen nl. 71. De bodem bestaat uit 6-8 cm kleihoudend humeus zand op een onderlaag van zand. De vegetatie is niet geheel gesloten, en wordt tengevolge van intensieve beweiding door schapen eveneens slechts enkele centimeters hoog. Ze bestaat ook overwegend uit *Puccinellia maritima*. In het *Puccinellietum* komen verspreide exemplaren van *Armeria maritima* voor. BEEFTINK (1965) vermeldt dat bij intensieve beweiding *Armeria maritima* zich in *Puccinellia*-vegetaties kan vestigen.

De kwelder Nieuwlandsrijd op Ameland, een oud gebied (ISBARY, 1936), heeft een kleilaag van 15-18 cm dikte. Hier wordt geen of een laag percentage OR-zaaddozen verwacht. Toch is dit percentage hoog, nl. 35. Ook hier is een zeer intensieve beweiding door schapen. De vegetatie is enkele centimeters hoog en bestaat uit een gesloten vegetatie

van *Puccinellia maritima*, waarin *Armeria maritima* wordt aangetroffen. Ook op deze plaats weerspiegelt de vegetatie de intensieve beweiding. Dat het percentage OR-zaaddozen toch nog aanzienlijk lager is dan dat bij Hollum kan verklaard worden uit de dikke voedselrijke kleilaag.

Op zeer intensief door schapen beweidde terreinen is het percentage OR-zaaddozen dus zeer hoog; waarschijnlijk bestaat er tussen intensieve beweiding en het hoge percentage OR-zaaddozen een oorzakelijk verband.

De nakomelingschap van de OR-zaaddozen van de steekproef van de Slufter is in de proeftuin onderzocht (zie tabel 5, pag. 27). Het zou immers mogelijk kunnen zijn dat door de beschadiging tengevolge van vraat de BZ- en S-planten een hoog percentage OR-zaaddozen zouden produceren. Dit zou dan het hoge percentage OR-zaaddozen van de steekproef kunnen verklaren. Uit de kweekproef is echter gebleken dat dit niet het geval is; het hoge percentage OR-zaaddozen is afkomstig van OR-planten en niet van BZ- of S-planten. De intensieve begrazing bepaalt de genetische samenstelling der populatie.

De terreinen in Noord-Nederland waarvan de steekproeven geen of een laag percentage OR-zaaddozen bevatten, worden niet of licht beweid (de Grie, de Groede, de Westerkwelder en het Balgzand).

De andere onderzochte terreinen in Noord-Nederland hebben een zavelbodem en worden meer of minder intensief beweid. De populatiesamenstelling zal de resultante zijn van milieuvloeden, van ouderdom en geschiedenis der standplaats enerzijds en de levenseisen der OR- en BZ-planten anderzijds.

c. De variabiliteit en het milieu in Zuidwest-Nederland

In tabel 25, bijlage 3, wordt een overzicht gegeven van de oecologische gegevens van de onderzochte populaties van Zuidwest-Nederland. In Zuidwest-Nederland komen drie gebieden voor waar het percentage OR-zaaddozen hoog is, nl. het Groene Strand (Oostvoorne), de Kwade Hoek, duinvallei (Goeree) en het Springersgors (Ouddorp). Deze terreinen zijn onbeweide standvlakten of delen ervan. Ze hebben een zandbodem en een open vegetatie, waarin *S.media* domineert. Het hoge percentage OR-zaaddozen op deze terreinen kan in verband worden gebracht met de oecologische overeenkomst van deze terreinen met terreinen zoals de achterduinse strandvlakte van de Boschplaat (Terschelling) waar het percentage OR-zaaddozen eveneens hoog is. Zeer opvallend is dat het percentage OR-zaaddozen in deze gebieden sterk toeneemt. (Zie tabel 29, pag. 93).

Al de overige onderzochte steekproeven van Zuidwest-Nederland zijn

gekenmerkt door het ontbreken van OR-zaaddozen of door het zeer lage percentage hiervan. Het hoogste percentage wordt op de slikken van de Heene (St.-Philipsland) gevonden nl. 3,4. Waarschijnlijk zijn deze lage percentages van OR-zaaddozen afkomstig van BZ- of S-planten (vgl. pag. 20 e.v.)

Het lage percentage OR-zaaddozen van sommige gebieden is opvallend. De Middelpaten, eilanden in het Veerse Meer, die kort geleden tengevolge van afdamming zijn ontstaan, zijn hiervan een voorbeeld. Op de Middelpaten komt een grote recente populatie van *S.media* voor in een open vegetatie op zandbodem. In deze populatie zijn geen OR-zaaddozen aangetroffen. Dit kan verklaard worden uit het recente ontstaan der standplaats en uit het feit dat in de populaties van de omringende schorren geen OR-planten voorkomen, zoals uit de onderzochte steekproeven van het Spieringschor, van het voormalig schor gelegen vóór Westerlandpolder en van de Onrustpolder gebleken is (zie tabel 25, bijlage 3).

Met uitzondering van enkele terreinen, zoals het Springersgors en de Kwade Hoek, geldt voor het gehele gebied van Zuidwest-Nederland dat de bodem meer klei bevat dan in Noord-Nederland. De schorren dragen over het algemeen al gedurende lange tijd een gesloten vegetatiedek en de beweiding is meestal niet intensief. Tengevolge van deze milieuconstellatie hebben zich geen OR-planten in de populaties kunnen vestigen.

Het onderzoek van de populaties volgens macrogradiënten o.m. in saliniteit (van zout en zoet), zoals die gevonden worden langs de Westerschelde en langs Grevelingen, Krammer en Volkerak heeft geen correlatie tussen variabiliteit en milieu opgeleverd.

d. Enige waarnemingen over de dichtheid en de leeftijdsopbouw der populaties en de samenstelling der populaties gedurende verschillende jaren

Inleiding

Uit het onderzoek is gebleken, dat in bepaalde milieutypen een overeenkomstig kenmerkencomplex voorkomt. Er kan geconcludeerd worden, dat dit kenmerkencomplex adaptief van aard is, of dat dit kenmerkencomplex genetisch verbonden is met kenmerken die adaptief zijn. Bij het totstandkomen van de oecotypische differentiatie binnen het populatiecomplex van *S.media* zullen zich in bepaalde standplaatsen selectieprocessen voordoen, die leiden tot bepaalde frequentieverdelingen van biotypen met verschillende oecologische preferenties en toleranties.

Bestudering van de oecologische eigenschappen der verschillende biotypen, alsmede van de aard der werkzame selectieprocessen, vallen buiten het bestek van dit onderzoek. Toch is enig oriënterend oecologisch onderzoek gedaan over deze problematiek en wel door bestudering van de dichtheid en de leeftijdsopbouw van enkele populaties van karakteristieke standplaatsen en van de kiemingsoecologie der verschillende zaadtypen. Dit laatste wordt in een volgend onderdeel van dit hoofdstuk beschreven.

Het inzicht in de samenhang tussen de oecotypische variatie van een populatie of een populatiecomplex van een soort en het milieu kan vaak worden verdiept door de populatie als een levende groep van organismen in de natuur nader te bestuderen. Bepaalde kenmerken der populatie, zoals de structuur, de mortaliteit, de leeftijdsopbouw enz., zijn aanpassingen aan de levensomstandigheden waaronder de populatie binnen de levensgemeenschap leeft. De oecotypische variatie, die ook bepaald wordt door de levensvoorwaarden, kan zodanig samenhangen met bepaalde populatiekenmerken dat het mogelijk wordt om de biologische betekenis van de oecotypische variatie en dus samenhang tussen deze variatie en het milieu beter te begrijpen. Tijdens het onderzoek is daarom enige aandacht besteed aan de dichtheid, de leeftijdsopbouw en de samenstelling van de populaties van *S. media* in verschillende milieutypen gedurende enige achtereenvolgende jaren op Terschelling en Schiermonnikoog en op enkele plaatsen in Zuidwest-Nederland.

Overigens zijn de problemen van het vaststellen van de adaptieve betekenis van morfologische variatie meestal zeer moeilijk en gecompliceerd. Ze vereisen inzicht in de werking van de natuurlijke selectie. Hierbij moet er rekening mee worden gehouden dat de correlatie tussen een bepaald kenmerk(en) en een milieufactor(en) een schijnrelatie kan zijn, doordat het kenmerk genetisch samenhangt met een ander kenmerk, bijv. een fysiologisch, waarmee wel een correlatie bestaat (STEBBINS, 1950; CLAUSEN, 1967).

De populatiedichtheid

Op zes plaatsen op Terschelling, waar ook de populatiesteekproeven genomen zijn, is de populatiedichtheid bepaald. Hiertoe zijn in de gezoneerde vegetatie per zone drie smalle stroken van 10 cm breedte op regelmatige afstanden in de lengterichting der zones afgebakend. In deze stroken zijn alle planten geteld en uitgegraven (dit laatste voor de bepaling van de ouderdom, zie beneden). De bloeiende planten enerzijds en de kiemplanten en niet bloeiende jonge planten anderzijds zijn afzonderlijk geteld. In tabel 27 worden de gegevens samengevat. Alleen de hoogste dichtheden uit de optimale zones zijn vermeld.

Tabel 27
Table 27

Vindplaats <i>Locality</i>	Gemiddeld aantal planten per m ² <i>Mean number of plants per m²</i>		Totaal onderzochte oppervlakte in m ² <i>Total investigated area in m²</i>
	Bloeiende planten <i>Flowering plants</i>	Vegetatieve planten <i>Vegetative plants</i>	
de Grie	9	9	3,0
de Groede	7	7	4,8
Bos.p. 23 Z.	6	8	4,5
Bos.p. 25 Z.	7	11	6,0
Bos.p. 23 N.	19	62	6,0
Bos.p. 26 N.	39	123	3,0

S.media. De dichtheden van de onderzochte populaties van Terschelling.
Bos. = Boschplaat; N. = ten Noorden van de duintjes; p. = paal;
Z. = ten Zuiden van de duintjes.

The densities of the investigated populations of Terschelling.
Bos. = Boschplaat; N. = north of the dunes; Z. = south of the dunes.

Uit tabel 27 blijkt duidelijk, dat de populatiedichtheid in de open vegetaties op de strandvlakte op Terschelling ten Noorden van de duintjes veel hoger is dan in de gesloten begroeiingen ten Zuiden van de duintjes en op de Grie. De hoogste dichtheid wordt gevonden op de Boschplaat bij paal 26 ten Noorden van de duintjes. Opvallend is het hoge percentage niet bloeiende planten bij de steekproeven van de strandvlakte bij paal 23 en paal 26.

De leeftijdsopbouw van de populaties

Naast de populatiedichtheid is ook de leeftijdsopbouw van de populaties bestudeerd. *S.media* is een overjarige soort. Zij behoort in afhankelijkheid van de standplaats tot de hemicryptophyta of tot de chamaephyta (volgens het systeem van RAUNKIAER, zie BRAUN-BLANQUET, 1964). De planten sterven in het najaar en de winter bovengronds grotendeels af en alleen de basale stengeldelen blijven in leven. Deze basale delen zijn bruin en houtig door de afzetting van een kurklaagje (periderm) onder de epidermis. In het voorjaar lopen de basale stengeldelen weer uit. Een bepaling van de leeftijd op grond van uitwendig zichtbare kenmerken, zoals littekens van afgestorven stengeldelen e.d. is niet mogelijk gebleken.

De anatomische bouw van de stengel is onderzocht om te zien of aan anatomische kenmerken de ouderdom van de planten te bepalen is. Het is gebleken, dat het periderm een aanwijzing over de ouderdom kan

geven. Uit kweekproeven bleek, dat de kurkafzetting onder de epidermis begint aan het einde van het eerste jaar als de plant gaat overwinteren. Als de plant voor de tweede maal gaat overwinteren wordt weer een kurklaag afgezet. Deze twee donker gekleurde kurklaagjes zijn door een lichter gekleurd laagje gescheiden. Deze lichter gekleurde cellen zijn in het voorjaar en de zomer gevormd. Het aantal donker gekleurde kurklaagjes, dat geteld kan worden geeft een indruk van de ouderdom der planten. Bij oude planten met een dikke kurklaag wordt het echter moeilijk om de laagjes te onderscheiden en bovendien schilfert het kurk aan de buitenzijde af. Op grond van de dikte en de gelaagdheid van het kurkweefsel is geschat, dat de oudste planten, die op de Grie gevonden zijn 5-6 jaar oud zijn. Met enige zekerheid is uit de gelaagdheid de ouderdom tot en met 3 jaar vast te stellen. In tabel 28 wordt de leeftijdsopbouw gegeven van de steekproeven van 4 vindplaatsen. Kiemplanten zijn niet meegeteld.

Tabel 28
Table 28

Vindplaats <i>Locality</i>	Percentage planten <i>Percentage of plants</i>			
	Leeftijd in jaren <i>Age in years</i>			
	0-1	1-2	2-3	3 en ouder <i>and older</i>
de Grie	1	17	21	61
de Groede	2	14	29	55
Boschplaat p.23 t.N.d.	10	78	11	1
Boschplaat p.26 t.N.d.	51	39	10	0

S.media. Leeftijdsopbouw van 4 populatiesteekproeven van Terschelling van verschillende standplaatsen.

p. = paal, t.N.d. = ten Noorden van de duintjes.

Age classes of 4 population samples of Terschelling from different habitats.

t.N.d. = north of the dunes.

Uit tabel 28 blijkt, dat de populatiesteekproeven van de Grie en de Groede de meeste planten hebben in de leeftijdsklassen van 2-3 jaar en ouder. In de steekproeven van de Boschplaat komen de meeste planten voor in de leeftijdsklassen van 0-1 en 1-2 jaar.

Wanneer de gegevens samengevat worden dan kan vastgesteld worden dat verschillen in standplaats zich duidelijk weerspiegelen in de dichtheid en de leeftijdsopbouw van de populaties. Dit zijn aanpassingen van de populaties aan de gegeven milieuconstellaties. In het instabiele milieu van de strandvlakte van de Boschplaat worden in de open begroeiingen populaties gevonden met relatief hoge dichtheden en een jonge leeftijdsopbouw. De kortere levensduur van de planten in dit ge-

bied is duidelijk een gevolg van de extreme levensomstandigheden. In het meer stabiele milieu van de Grie en de Groede komen in de gesloten begroeiingen populaties voor met veel lagere dichtheden, die een oudere leeftijdsopbouw hebben.

Wanneer deze gegevens in verband gebracht worden met het variabiliteitspatroon der populaties, met name met de grootte en de gevleugeldheid van het zaad, dan wordt duidelijk dat in het extreme milieu van de strandvlakte van de Boschplaat, waar de populatie als pionier optreedt en waar de populatiedichtheid betrekkelijk hoog is en de gemiddelde leeftijd der planten laag, in de populatie een hoog percentage planten voorkomt met kleine ongevleugelde zaden, terwijl op de Grie in het meer stabiele milieu, waar de populatiedichtheid betrekkelijk laag is en de gemiddelde leeftijd der planten hoog, de planten met kleine ongevleugelde zaden niet gevonden worden; hier komen planten voor met grote breedgevleugelde zaden. Op pag. 103 e.v. wordt deze correlatie nader uitgewerkt.

De samenstelling der populaties gedurende verschillende jaren

Van een aantal populaties zijn enkele jaren achtereen steekproeven genomen om een indruk te verkrijgen van de variabiliteit in de tijd. In tabel 29 worden de resultaten samengevat.

Tabel 29
Table 29

Vindplaats <i>Locality</i>	Percentage OR-planten <i>Percentage of URW-plants</i>		
	1963	1964	1965
de Grie, Ter.	0,7	0	0
Boschpl. p.23 t.Z.d., Ter.	10,8	11,0	10,0
Boschpl. p.26 t.N.d., Ter.		30,0	31,0
Westerkwelder, Schier.	4,3	7,7	
Oosterkw. p.R-S, Schier.	32,0	30,2	32,7
Oosterkw. p.P, Schier.	35,0	41,2	43,4
Groene Strand, Oostvoorne	5,1		27,9
Kwade Hoek, Goeree	3,2	8,4	21,0
Springersgors, Ouddorp	4,4		9,8

S.media. Het percentage OR-planten in steekproeven, die in enige achtereenvolgende jaren op dezelfde plaats genomen zijn.

Boschpl. = Boschplaat; Oosterkw. = Oosterkwelder; p. = paal; Schier. = Schiermonnikoog; Ter. = Terschelling; t.N.d. = ten Noorden van de duintjes; t.Z.d. = ten Zuiden van de duintjes.

The percentage of URW-plants in samples taken in successive years in the same locality.

Boschpl. = Boschplaat; Oosterkw. = Oosterkwelder; Schier. = Schiermonnikoog; Ter. = Terschelling; t.N.d. = north of the dunes; t.Z.d. = south of the dunes.

Uit tabel 29 blijkt dat de variabiliteit van de steekproeven van Terschelling en Schiermonnikoog weinig veranderingen heeft ondergaan. Hierbij moet onderscheid gemaakt worden tussen de populaties van de Grie, van de Boschplaat bij paal 23 ten Zuiden van de duintjes, van de Westerkwelder en in mindere mate ook van die van de Oosterkwelder tussen de palen R en S, omdat dit min of meer stabiele milieus zijn met een gesloten vegetatiedek. Hier zijn snelle wisselingen in populatiesamenstelling niet te verwachten. De concurrentie is de belangrijkste regulerende factor.

Anders is het met de populaties van de Boschplaat bij paal 26 ten Noorden van de duintjes en van de Oosterkwelder bij paal P, die op een open zandige strandvlakte groeien. Ook in deze gebieden bestaat blijkbaar toch een zeker evenwicht in de verhouding van OR-, S- en BZ-planten. Het abiotisch milieu, dat in belangrijke mate regulerend werkt, heeft in de onderzochte periode waarschijnlijk geen grote veranderingen ondergaan.

Wanneer de populaties van de open strandvlakten uit Zuidwest-Nederland, Groene Strand, Kwade Hoek en Springersgors, worden gezien, dan blijkt dat hier grote veranderingen zijn opgetreden in de jaren 1963-1965. De oorzaken hiervan zijn onbekend.

e. Enige waarnemingen over de kieming

Inleiding

Zoals uiteengezet zijn er uit het onderzoek naar de correlatie van variabiliteit en milieu argumenten om te veronderstellen, dat de differentiatie binnen het populatiecomplex van *S.media* in belangrijke mate adaptief van karakter is. De vraag is nu op welke fase van de levenscyclus de selectieprocessen aangrijpen die leiden tot de verschillende frequentieverdelingen in de onderscheiden milieutypen. Omdat de verschillen betrekking hebben op de zaden, ligt het voor de hand om te onderzoeken of de selectie aangrijpt op de kieming der heteromorphe zaden. Dit onderzoek is nog niet geheel afgesloten. Toch heeft dit enkele bijzonderheden van de kiemingsoecologie der zaden opgeleverd, die hier zullen worden besproken.

Een tweede belangrijke reden waarom de kieming is onderzocht is de zeer gespreide kieming van de droog bewaarde zaden in de proeftuin, waardoor het soms moeilijk was een voldoende aantal planten voor vergelijkend morfologisch onderzoek synchroon te laten opgroeien.

Kieming is een zeer gecompliceerd proces, waarbij structuur, ouderdom en erfelijke aanleg van het zaad van betekenis zijn naast uitwendige milieufactoren zoals licht, temperatuur, zoutgehalte, watergehalte en

vele andere. De genoemde milieufactoren hangen met elkaar samen en beïnvloeden elkaar wederkerig. Bij dit oriënterend onderzoek is de invloed van de volgende complexe milieufactoren op de kieming van ongevleugelde en breedgevleugelde zaden onderzocht: de invloed van de wijze van bewaren, de invloed van het licht en de invloed van het zoutgehalte.

De invloed van de wijze van bewaren op de kieming

De kieming is een proces, dat begint met de zwelling van de zaadhuid en dat voltooid is als het embryo geheel uit de omhulling van de zaadhuid gekomen is (BAKKER, 1951). Wanneer de radicula door de zaadhuid breekt en zichtbaar wordt, wordt het zaad in deze studie als gekiemd beschouwd. Bij de kieming zullen onderscheiden worden: de kiemkracht (het vermogen van het zaad om te kiemen) en de kiemingsnelheid (de tijd die het zaad nodig heeft voor de kieming onder bepaalde omstandigheden).

Bij het onderzoek naar de invloed van de wijze van bewaren op de kieming is zaad gebruikt dat verzameld is in september 1963 op de Grie (Terschelling). Tot eind april 1964 is het zaad droog, in het donker en bij ca. 20°C bewaard geweest. Het zaad is daarna onder verschillende omstandigheden gedurende 2-28 dagen bewaard. Na afloop van deze tijd is de kiemkracht en de kiemingssnelheid onderzocht. De kieming heeft plaats gevonden in gesloten petrischalen op met gedestilleerd water bevochtigd filtreerpapier bij ca. 20°C in het licht. De belichting geschiedde met TLF 65 W/33 buizen, op een hoogte van 70 cm boven de petrischalen aangebracht. Per petrishaal zijn 100 zaden te kiemen gelegd. In tabel 30 worden de resultaten van het onderzoek weergegeven voor bz-zaden.

Uit tabel 30 blijkt, dat het zaad dat droog bewaard was zowel bij 20°C als bij 2°C zeer slecht kiemde. Het zaad dat bij 20°C in gedestilleerd water bewaard was kiemde aanmerkelijk beter. Het kiemingspercentage is hoger naarmate het langer onder deze omstandigheden bewaard werd. Zaad bij 2°C in gedestilleerd water bewaard kiemde het snelst, vlugger dan het zaad, dat in zeewater bewaard is. Zeewater werkt dus enigszins remmend op de kieming; dit verschil is na een periode van 4 weken echter vrijwel verdwenen.

Ten aanzien van de onderzochte omstandigheden zijn geen verschillen gevonden in de kieming van gevleugelde en ongevleugelde zaden. Uit deze gegevens wordt duidelijk, dat het droog bewaren van het zaad gedurende de wintermaanden de oorzaak is van de zeer gespreide kieming in het voorjaar. Deze kiemingsmoeilijkheden verdwijnen wanneer het zaad enige tijd ondergedompeld in water in de koelkast bij enige graden

Tabel 30
Table 30

Wijze van bewaren <i>Preservation</i>	Aantal dagen van bewaring <i>Number of days of preservation</i>	Percentage gekiemde zaden <i>Percentage of germinated seeds</i>				
		Aantal dagen <i>Number of days</i>				
		2	4	8	12	30
droog bij 20°C <i>dry, 20°C</i>	2	0	0	1,0	1,5	9,0
	7	0	0,5	0,5	1,0	6,0
	14	0	0,5	1,0	3,5	9,0
	28	0	2	5	6,5	10,0
in gedestilleerd water bij 20°C <i>in distilled water, 20°C</i>	2	0	0	0	0	0
	7	3,0	5,0	7,5	11,0	17,5
	14	23,5	56,0	61,0	62,5	64,0
	28	79,0	85,0	86,5	86,5	86,5
droog bij 2°C <i>dry, 2°C</i>	2	0	0	0	0	0
	7	0	0	1	3,5	11,5
	14	0	0	1,5	3,5	11,5
	28	0	1,5	2,5	2,5	8,5
in gedestilleerd water bij 2°C <i>in distilled water, 2°C</i>	2	1,5	3,0	4,5	6,0	20,0
	7	58,0	69,0	70,5	73,0	78,0
	14	73,0	95,0	96,0	96,0	96,0
	28	100	0	0	0	0
in zeewater bij 2°C <i>seawater, 2°C</i>	2	1,0	1,0	1,5	2,0	8,0
	7	9,5	14,5	16,5	19,0	26,5
	14	10,0	46,0	58,0	59,5	63,5
	28	93,0	100	0	0	0

S.media. Invloed van de wijze van bewaren op de kieming van breedgevlugelde zaden. Kieming in petrischalen in gedestilleerd water, in het licht, bij ca. 20°C. Per experiment zijn 3 x 100 zaden onderzocht.

Influence of the method of preservation on the germination of broadly winged seeds. Germination in petridishes in distilled water, in the light, at 20°C. Per experiment 3 x 100 seeds were examined.

boven 0°C of lager bewaard wordt d.w.z. wanneer het zaad dus een periode van „stratificatie” doorgemaakt heeft (KOLLER, 1955).

Uit deze gegevens blijkt vervolgens, dat de gevoeligheid van de zaden voor milieuvloeden zeer uiteenlopend is, want de kieming verloopt „intermitterend”. Wanneer bepaalde milieufactoren langer invloed uitoefenen, bijv. lage temperatuur en vocht (onderdompeling bij 2°C), is het percentage gekiemde zaden hoger. Dit kan niet verklaard worden uit verschillen in kiemkracht, maar wel uit een verschillende gevoeligheid van de zaden voor milieuvloeden. Dit verschijnsel kan berusten op een verschil in gevoeligheid van het embryo óf van de structuren die het embryo omhullen óf van verschillen in concentratie van „germination inhibitors” óf van een combinatie van deze 3 factoren. Om hiervan een indruk te verkrijgen is bij een aantal zaden de zaadhuid doorboord („aangeprikt”) en is daarna de kieming onderzocht. In tabel 31 worden de gegevens samengevat.

Tabel 31
Table 31

Zaadtype <i>Seed type</i>	„Niet-aangeprikt” zaad <i>Control (untreated)</i>				„Aangeprikt” zaad <i>Perforated seed coat</i>			
	Percentage gekiemde zaden <i>Percentage of germ. seeds</i>				Percentage gekiemde zaden <i>Percentage of germ. seeds</i>			
	Aantal dagen <i>Number of days</i>				Aantal dagen <i>Number of days</i>			
	2	4	8	12	2	4	8	12
bz <i>bvw</i>	0	0	1,5	1,5	27,6	81,3	97,6	100
or <i>urw</i>	0	2,5	10,0	15,0	0	67,5	100	100

S.media. Kieming van „niet-aangeprikte” en „aangeprikte” zaden. Zaden 6½ maand droog bewaard, in het donker bij 20°C. Zaden gekiemd in gedestilleerd water in het licht bij 20°C. Per experiment zijn 2 x 100 zaden onderzocht.

Germination of untreated seeds and of seeds with perforated seed coat. Seeds had been stored dry for 6½ months in the dark at 20°C. Germination in distilled water in the light at 20°C. Per experiment 2 x 100 seeds were used.

Uit tabel 31 blijkt, dat het „aangeprikte” zaad veel sneller kiemt dan het „niet aangeprikte” zaad. Het mechanisme dat de kieming reguleert is vermoedelijk voor een belangrijk deel aanwezig in de structuren die het zaad omhullen. Hierin bestaan na 4 dagen geen verschillen tussen ongevleugelde en gevleugelde zaden. Bij deze regulering is blijkbaar de indroging van de zaadhuid van veel betekenis. Deze indroging werkt

sterk remmend op de kieming. Het is gebleken, dat deze remmende invloed weer afneemt als het zaad langer dan één jaar bewaard wordt. Bij oude zaden neemt blijkbaar de permeabiliteit van de zaadhuid weer toe. De zaden behouden lang hun kiemkracht. Zaden, die 3½ jaar droog in het donker bij ca. 20°C bewaard zijn gaven voor 96% kieming. De indroging van de zaadhuid heeft belangrijke oecologische betekenis. Bij nat weer drogen de zaden niet sterk in, bij droog weer wel. Niet ingedroogde zaden kiemen op een vochtig substraat vrij snel. Van een monster van 500 zaden, verzameld in een vochtige tijd, was na één week reeds 57% gekiemd. In een natte zomer en een nat najaar ontkiemt een hoog percentage van de zaden van *S.media*, in een droge zomer en een droog najaar is dit percentage lager.

Gedurende de winter verkeren de zaden bij betrekkelijk lage temperaturen, vaak beneden 0°C, onder natte of vochtige omstandigheden. Om de invloed van deze omstandigheden op de kiemkracht en kiemsnelheid te onderzoeken is or- en bz-zaad gedurende 7½ maand van oktober 1963 tot juni 1964 ondergedompeld in zeewater (25 gr NaCl/1) en in verdund zeewater (10 gr NaCl/1) buiten bewaard. Gedurende deze winter zijn perioden van vorst voorgekomen, waarin de zaden in het ijs zijn ingevroren geweest. De kieming van deze zaden is onderzocht. Tabel 32 vat de gegevens samen.

Tabel 32
Table 32

Zaadtype <i>Seed type</i>	Bewaard in zeewater <i>Kept in seawater</i>		Bewaard in verdund zeewater <i>Kept in diluted seawater</i>	
	Percentage gekiemde zaden <i>Percentage of germ. seeds</i>		Percentage gekiemde zaden <i>Percentage of germ. seeds</i>	
	Aantal dagen <i>Number of days</i>		Aantal dagen <i>Number of days</i>	
	2	4	2	4
bz bvw	96,8	99,4	96,4	97,2
or urw	99,2	100	98,4	99,4

S.media. De kieming van ongevleugelde zaden en breedgevleugelde zaden die van oktober 1963 tot juni 1964 ondergedompeld in zeewater (25 gr NaCl/1) en in verdund zeewater (10 gr NaCl/1) buiten in het donker zijn bewaard.

Kieming in gedestilleerd water bij 20°C in het licht.
Per experiment zijn 4 x 100 zaden onderzocht.

The germination of unwinged and broadly winged seeds kept in seawater (25 gr Na Cl/1) and in diluted seawater (10 gr NaCl/1) outside in the dark from october 1963 - june 1964.

*Germination in distilled water at 20°C in the light.
Per experiment 4 x 100 seeds were examined.*

Uit tabel 32 blijkt, dat de kiemkracht bij lange onderdompeling in zeewater en in verdund zeewater gedurende de winter behouden blijft. In dit opzicht bestaan er tussen de zaadtypen geen verschillen. Het blijkt, dat deze wijze van bewaren een snelle kieming tot gevolg heeft; na 2 dagen zijn bijna alle zaden gekiemd. De onderlinge verschillen der zaden in hun reactie op de onderzochte milieufactoren zijn na de winterperiode verdwenen.

De invloed van het licht op de kieming

De invloed van het licht op de kieming is onderzocht bij zaden die geen en bij zaden die wel een periode van stratificatie hebben doorgeemaakt. Bij beide experimenten is bz- en or-zaad gebruikt. Het bz-zaad is afkomstig van de Grie (Terschelling), het or-zaad van de Boschplaat (Terschelling). Het niet gestratificeerde zaad is gedurende de maanden september tot december droog bewaard in het donker bij 20°C. Het gestratificeerde zaad is gedurende de maanden september en oktober droog bewaard in het donker bij 20°C en gedurende de maanden november en december buiten in het donker ondergedompeld in gedestilleerd water. In deze periode is vorst voorgekomen. Van het niet gestratificeerde zaad zijn van de bz- en de or-zaden in het licht in gedestilleerd water bij 20°C na 2 weken resp. 21% en 25% gekiemd; in dezelfde tijd zijn in het donker in gedestilleerd water bij 20°C resp. 2% en 2% gekiemd. Bij beide experimenten werden 2 groepen van 5 x 100 zaden onderzocht. De reactie van de bz- en de or-zaden is onder deze omstandigheden gelijk. In het licht kiemt een hoger percentage dan in het donker.

Van het gestratificeerde zaad zijn van de bz- en de or-zaden in het licht in gedestilleerd water bij 20°C na één week resp. 95% en 90% gekiemd; in dezelfde tijd zijn in het donker in gedestilleerd water bij 20°C resp. 98% en 87% gekiemd. Bij beide experimenten werden 2 groepen van 5 x 100 zaden onderzocht. Uit deze gegevens blijkt, dat voor beide typen geldt, dat na de stratificatie de kieming in het licht en in het donker ongeveer even snel plaatsvindt.

Samenvattend blijkt, dat licht een gunstige invloed uitoefent op de kieming. Na een periode van stratificatie kiemt het zaad in het donker even snel als in het licht. Er bestaan in dit verband geen verschillen tussen bz- en or-zaden.

De invloed van het zoutgehalte op de kieming

De kieming van bz- en or-zaden in oplossingen van verschillend zoutgehalte is onderzocht. Hiervoor is gestratificeerd zaad gebruikt. Dit zaad

is gedurende de maanden november 1963 tot februari 1964 buiten in gedestilleerd water in het donker bewaard. De oplossingen van verschillend zoutgehalte zijn samengesteld volgens BAKKER (1951). De zaden zijn te kiemen gelegd op kleine „tafeltjes”, die bestonden uit nylongaas, dat gespannen is tussen twee op elkaar gelijkde polyvinylchloride-ringen met een diameter van 6 cm waaronder 3 pootjes zijn bevestigd. Deze „tafeltjes” zijn geplaatst in glazen potten van 0,5 l inhoud. Het niveau van de oplossing is op de hoogte van het gaas gebracht. Op het gaas is filtreerpapier gelegd en hierop werden de zaden geplaatst. De glazen potten waren afgedekt met een glazen deksel. Deze maatregelen waren genomen om schommelingen in het zoutgehalte tijdens de kieming te voorkomen. De verdamping in de potten bleek gering te zijn. Per experiment zijn 2 x 100 zaden onderzocht. In tabel 33 worden de gegevens van de bz-zaden samengevat.

Tabel 33
Table 33

Oplossing (gr NaCl/l) Solution (gr NaCl/l)	Percentage gekiemde zaden Percentage of germinated seeds		
	Aantal dagen Number of days		
	2	8	21
0	98	98	98
5	96	96	96
10	86	92	92
15	68	82	83
25	0	2	3

S.media. Kieming van gestratificeerde breedgeveugelde zaden in oplossingen van verschillend zoutgehalte. Kieming in het licht bij 20°C. Per experiment zijn 2 x 100 zaden onderzocht.

Germination of broadly winged seeds after a period of stratification in solutions of different salinity. Germination in the light at 20°C. Per experiment 2 x 100 seeds were used.

Uit tabel 33 blijkt, dat de kieming het beste plaatsvindt in gedestilleerd water en in de oplossing van 5 gr NaCl/l. Een zeer duidelijk remmende invloed op de kieming heeft de oplossing van 15 gr NaCl/l. In 25 gr NaCl/l (zeewater) vindt nauwelijks kieming plaats. Deze gegevens zijn in overeenstemming met die uit de literatuur (FEEKES, 1936; CHAPMAN, 1960).

Uit de experimenten is gebleken, dat bz-zaden en or-zaden ten aanzien van de kieming in oplossingen van verschillende zoutconcentraties geen verschillen vertonen.

Samenvatting

Uit het kiemingsonderzoek is gebleken, dat de wijze waarop het zaad bewaard is grote invloed uitoefent op de kieming. Zaad dat droog bewaard werd kiemt zeer gespreid. De indroging van de zaadhuid heeft een remmende werking op de kieming. Bij het ouder worden van de zaden (na meer dan 1 jaar) neemt deze remmende invloed af. Onderdompeling in water bij lage temperatuur rond het vriespunt en lager (stratificatie) gedurende 2 weken heeft een zeer snelle kieming tot gevolg. Ook onderdompeling in water bij 20°C geeft een snelle kieming, doch deze verloopt minder snel dan na onderdompeling bij 2°C. Licht vóór een periode van stratificatie werkt bevorderend op de kieming. Na stratificatie heeft licht geen invloed op de kieming.

Deze gegevens wijzen er op, dat vóór en ná de winter de reactie van de zaden op het milieu verschillend is.

In een vochtige zomer en een vochtig najaar krijgt de zaadhuid van de meeste zaden niet de gelegenheid om sterk in te drogen. Deze niet sterk ingedroogde zaden kiemen op een vochtig substraat vrij snel met een hoog percentage. In een droge zomer en een droog najaar kiemt tengevolge van de indroging van de zaadhuid een veel lager percentage.

Planten gegroeid uit zaden die in augustus zijn gekiemd kunnen bij gunstige weersomstandigheden nog in hetzelfde jaar tot bloei komen en vrucht zetten. Zaden die later zijn gekiemd leveren planten op die meestal vegetatief blijven. Uit experimenten in de proeftuin is gebleken, dat de meeste kiemplanten en niet fertiele planten, die in september en oktober uit zaad gegroeid zijn de daaropvolgende winter niet overleven. Nu zijn de omstandigheden in de beschutte proeftuin over het algemeen gunstiger dan op de natuurlijke standplaatsen. In de natuur zal daarom de mortaliteit van de kiemplanten en de jeugdplanten in de winter zeer hoog zijn. Vermoedelijk is voor overwintering de afzetting van kurkachtig weefsel onder de epidermis, zoals dat bij oudere planten plaatsvindt, zeer belangrijk (zie pag. 91 e.v.).

De gespreide kieming van de zaden vóór de winter, deze „dispersal in time” (KOLLER, 1955), is voor de levenskans van de soort van grote betekenis. Dit is ook duidelijk gebleken bij kweekproeven in de proeftuin. Wanneer na sterke uitdroging van de grond in de bloempotten na enkele zonnige dagen al de aanwezige kiemplanten dood waren gegaan, kwamen er na een regenperiode toch weer kiemplanten te voorschijn uit zaad, dat aanvankelijk nog niet gekiemd was. De „dispersal in time” leidt er bovendien toe dat een bepaald percentage zaden in ieder geval de winter door zal maken. Gebleken is, dat deze overwintering zonder verlies van kiemkracht wordt doorgemaakt. Na de winter kiemen onder gunstige omstandigheden alle zaden die overwinterd hebben. De „dispersal in time” is dan grotendeels verdwenen.

In zeewater kiemen gestratificeerde zaden slecht. Bij de oecologische verklaring van de ondergrens van voorkomen in de zonering is deze slechte kieming in zeewater van veel betekenis.

Onder de beschreven omstandigheden zijn geen verschillen aangetoond tussen grote bz-zaden en kleine or-zaden.

De verschillen in kiemingssnelheid, die worden opgegeven door RATTER (1959) waarbij de ongevleugelde zaden in 3-4 weken kiemen en de gevleugelde zaden in 3-8 dagen onder dezelfde omstandigheden zijn door eigen onderzoek niet bevestigd.

CAVERS en HARPER (1966) geven de volgende factoren aan waardoor verschillende onderzoekers verschillende kiemingsresultaten verkrijgen: „a. Difference in the experimental techniques; b. difference between the behaviour of geographically or ecologically distinct populations of the same species; c. variations in the behaviour of seed from individual plants of the same species; d. variations in the behaviour of seeds from different part of the inflorescence; and e. variations in ripeness of seed and conditions of storage before testing”. Het gevonden verschil in kiemingsresultaten met die van RATTER (1959) kan dus veel oorzaken hebben.

Het aantal situaties waarin de kieming is onderzocht was beperkt, zodat conclusies zeer voorzichtig getrokken moeten worden. HARPER en BENTON (1966) hebben de kieming van diverse zaadtypen onderzocht bij verschillende vochtigheidsrelaties. Zij hebben zaden genomen met slijmcellen in de testa (goed contact zaad/substraat bij de kieming), zaden met papillen op de testa (minder goed contact zaad/substraat) en zaden met een gladde testa. Bovendien hebben ze in iedere categorie grote en kleine zaden onderzocht. HARPER en BENTON hebben de zaden laten kiemen onder verschillende vochtspanning van het substraat (resp. 0, 50, 100 en 200 cm water onderdruk) op substraten van verschillende korrelgrootte en bij verschillend watergehalte.

De auteurs konden aantonen dat de hoeveelheid water die beschikbaar is voor het zaad van beslissende betekenis is voor de kieming. Deze beschikbare hoeveelheid water hangt af enerzijds van de toevoer van water uit het substraat, anderzijds van de waterafgifte aan de atmosfeer. Deze beide hangen o.m. weer af van de oppervlakte van het zaad, dat in contact is met het substraat en met de atmosfeer.

De vergelijkende studie van HARPER en BENTON suggereert, dat het probleem van uitdroging voor kleine zaden van minder grote betekenis is dan voor grote zaden. Bij kleine zaden is in vergelijking met grote zaden de verhouding van het oppervlak zaad-substraat/zaad-atmosfeer groter. Grote zaden zullen dus eerder van uitdroging te lijden hebben dan kleine zaden. Volgens HARPER en BENTON zijn daarom de levenskansen van grote zaden op open standplaatsen kleiner dan van kleine zaden. Planten met grote zaden komen daarom meer in gesloten vege-

taties voor en planten met kleine zaden meer in open vegetaties. Ook bij *S.media* worden de planten met grote gevleugelde zaden bij voorkeur in gesloten vegetaties gevonden en de planten met kleine ongevleugelde zaden in open vegetaties. Het moet dus niet uitgesloten worden geacht, dat er bij de kieming een verschil bestaat in vochthuishouding van grote en kleine zaden. Dit verschil zou van grote oecologische betekenis kunnen zijn bij de selectieprocessen, die leiden tot de differentiatie der populaties.

Bij de beschreven eigen kiemingsexperimenten is de factor water niet beperkend geweest. Nader onderzoek op dit punt en met name ook naar de functie van de vleugel hierbij (groter contact zaad-bodem?) is daarom noodzakelijk.

f. Discussie

Uit het onderzoek is gebleken, dat er een correlatie bestaat tussen variabiliteit en milieu. Op standplaatsen met een open vegetatie op zandbodem, met sterke wisselingen in de intensiteit van o.m. de water- en zouthuishouding komt in de populaties een hoog percentage planten voor dat ongevleugelde en betrekkelijk kleine zaden produceert. Een hoog percentage van deze planten komt ook voor op kleigronden, waar de wisselingen in het abiotisch milieu veel minder sterk zijn, maar waar een intensieve begrazing is. Intensieve begrazing heeft op de populatiesamenstelling een overeenkomstig effect als een extreem instabiel abiotisch milieu. De hoogste percentages planten met ongevleugelde zaden worden gevonden in *Puccinellia*-vegetaties op slibhoudend zand, die sterk begraasd worden.

WESTHOFF en VAN LEEUWEN (1961) rekenen de standplaatsen die in de loop van de tijd sterke wisselingen in water- en zouthuishouding vertonen tot de storingsmilieus. Storingsmilieus komen steeds voor op plaatsen waar milieus met tegengestelde levensvoorwaarden aan elkaar raken bijv. natte en droge milieus, zoute en zoete milieus. In deze contactzone treedt een sterke wisseling in intensiteit der milieufactoren op. Volgens de genoemde auteurs is ook begrazing een storingsfactor. Het onderzoek heeft dit bevestigd. In het algemeen kan dus gesteld worden dat in storingsmilieus de populaties van *S.media* een hoog percentage planten met ongevleugelde zaden bevatten.

Op standplaatsen met een gesloten vegetatie op kleibodem, met veel minder sterke wisselingen in intensiteit van water- en zouthuishouding, komt in de populaties geen of slechts een laag percentage planten voor met kleine ongevleugelde zaden. Op deze standplaatsen overwegen planten met relatief grote gevleugelde zaden. Uit experimenten in de proef-

tuin is gebleken dat de kenmerken van de zaden: „klein en ongevleugeld” en „groot en gevleugeld” erfelijk zijn. De verschillen tussen de populaties in dit opzicht berusten dus voornamelijk op verschillen in genetische samenstelling.

Direct rijst de vraag of de hierboven beschreven variatie een oecotypische variatie is, d.w.z. of de erfelijke variatie adaptief van aard is. Uit het feit, dat in de populaties van storingsmilieus steeds veel planten voorkomen met kleine ongevleugelde zaden, kan geconcludeerd worden, dat de waarschijnlijkheid dat dit toevallig is zeer klein is en dat de planten met kleine ongevleugelde zaden hoogstwaarschijnlijk aangepast zijn aan storingsmilieus. De oecotypische differentiatie tussen de populaties van *S.media* zal tot stand gekomen zijn door een selectieproces. Bij dit selectieproces kunnen twee tegengestelde richtingen onderscheiden worden:

1. de selectie verloopt ten gunste van planten met grote bz-zaden;
2. de selectie verloopt ten gunste van planten met kleine or-zaden.

Het eerste selectieproces resulteert in populaties die uitsluitend bestaan uit planten met bz-zaden; deze populaties komen in ons land veelvuldig voor. Het te verwachten resultaat van het tweede selectieproces, populaties die uitsluitend bestaan uit planten die or-zaden vormen, komt in Nederland niet voor.

Uit beschrijvingen van MONNIER (1953, 1962) en indirect uit die van MONNIER en RATTER in Flora Europaea I en van RATTER (1959) kan echter worden afgeleid, dat elders in Europa wel populaties van *S.media* voorkomen, die uitsluitend uit ongevleugelde vormen bestaan. Ook uit eigen onderzoek is dit gebleken. Een populatiesteeekproef van de strandvlakte Nörreland bij Lakolk op het Deense waddeneiland Römö bleek voor 99% te bestaan uit OR-zaaddozen. In deze gevallen heeft het tweede selectieproces haar eindpunt bereikt. De selectiedruk in de Nederlandse populaties is blijkbaar niet sterk genoeg om dit te bewerkstelligen.

Bij *S.media* kan een ecocline worden geconstrueerd waarbij de uitersten van de cline worden gevormd enerzijds uit een populatie bestaande uit BZ-planten, anderzijds uit een populatie bestaande uit OR-planten. Deze cline is echter een abstractie. Misschien komt in NW-Europa iets van deze aard voor op het eiland Römö (Denemarken), waar de populatie van de zandige strandvlakte van de Noordzee, die uit OR-planten bestaat, langs de Noordzijde van het eiland overgaat in de populatie van de kleiige kwelders, die uit BZ-planten bestaat. Geleidelijke overgangen van zandige strandvlakten die begroeid zijn met *Puccinellia*-vegetaties naar kleiige kwelders die eveneens begroeid zijn met *Puccinellia*-vegetaties zijn uiterst zeldzaam en dientengevolge ook de ermee corresponderende ecocline.

Overigens geldt voor alle plaatsen waar een vorm van clinale variatie is gevonden, dat deze clinale variatie niet een geleidelijke verandering in één richting is. De variatie hangt steeds samen met de oecologische gradiënten (micro-gradiënten) in het landschap, die bepaald worden door het microreliëf. Dit microreliëf is in kwelderlandschappen zeer gecompliceerd en in samenhang hiermee is ook het variatiepatroon van de populatie gecompliceerd (zie pag. 86 e.v.). In Nederland komen de populaties meestal op min of meer geïsoleerde standplaatsen voor. De verschillen in variatie tussen deze populaties zijn meestal min of meer abrupt.

In het populatiecomplex van Terschelling bestaat er een bepaalde correlatie tussen de leeftijdsopbouw, de populatiedichtheid en de genetisch bepaalde variabiliteit van gevleugeldheid en zaadgrootte enerzijds en het milieu anderzijds. Naarmate de vegetatie, waarin de populatie van *S.media* voorkomt een meer gesloten structuur krijgt waarin de levensomstandigheden minder extreem en instabiel zijn (vgl. de ijle vegetatie van de achterduinse strandvlakte van de Boschplaat, foto 2, pag. 81, met de gesloten vegetatie van de Grie, foto 1, pag. 81) worden de individuen van de populatie gemiddeld ouder en neemt de genetische variabiliteit met betrekking tot grootte en gevleugeldheid der zaden af. Dit verschijnsel staat niet op zichzelf, hetgeen blijkt uit beschouwingen van MARGALEF (1963). Wanneer populaties van één soort in ecosystemen van verschillende structurele complexiteit voorkomen, dan is volgens MARGALEF de demografische structuur over het algemeen ook verschillend en wel zodanig dat in de meer complexe ecosystemen de organismen gemiddeld ouder worden.

Volgens MARGALEF komen in de meer complexe systemen meer stenöke soorten voor dan in de minder complexe. Blijkbaar is het zo dat in hoger gestructureerde ecosystemen het aantal oecologische niches toeneemt, maar dat deze niches nauwer begrensd zijn; de levensomstandigheden zijn minder ruim. De genetische variabiliteit van de populaties zal afnemen wanneer de niches een nauwere begrenzing krijgen. Van betekenis hierbij is dat toenemende complexiteit samengaat met toenemende stabiliteit (VAN LEEUWEN, 1966). Deze stabiliteit betekent een constante selectiedruk in één richting en dit versterkt een afname van de genetische variabiliteit.

Hiertegenover staat dat wanneer het milieu in sterk toenemende mate extreem en instabiel wordt, de genetische variabiliteit van *S.media* eveneens afneemt. Blijkbaar zijn de levensomstandigheden dan zodanig dat slechts een klein aantal biotypen zich kan handhaven.

Tussen de uitersten van betrekkelijk stabiele en niet extreme standplaatsen en de zeer instabiele en extreme standplaatsen komen dus mi-

lieutypen voor waarin de variabiliteit met betrekking tot grootte en gevleugeldheid van het zaad het grootst is. In deze milietypen worden de gevleugelde en ongevleugelde vorm, die in de betrekkelijk stabiele resp. de zeer instabiele standplaatsen onvermengd voorkomen, samen in één populatie gevonden. In deze situaties geldt de regel van Gause dus niet (zie pag. 142).

De populatiedichtheid van *S.media* neemt af naarmate de vegetatie een meer gesloten karakter krijgt. Deze afname wordt blijkbaar veroorzaakt door een toenemende concurrentie, d.w.z. door een beperking der oecologische niche.

Belangrijk is de vraag naar de werking van het selectieproces, dat in het populatiecomplex van *S.media* optreedt. In welk deel van de levenscyclus is de selectie werkzaam en op welke wijze? Bij het overwegen van deze problemen kan aansluiting gezocht worden bij vroegere onderzoeken.

a. SALISBURY (1942) heeft bij een onderzoek van 240 soorten van verschillende standplaatsen van Engeland aangetoond, dat er een verband bestaat tussen de grootte en het gewicht van het zaad en de geaardheid van de standplaats. Er is over het algemeen een stijging van grootte en gewicht der zaden waar te nemen in de reeks van planten van open standplaatsen, van gesloten kruidenvegetaties, van struwelen en van bossen. Volgens SALISBURY hebben de grotere kiemplanten van grotere zaden meer levenskansen in gesloten vegetaties dan de kleinere kiemplanten uit kleinere zaden. De grotere levenskansen van de grotere zaden in de verder ontwikkelde successiestadia der vegetatie zijn een direct gevolg van het grotere embryo en de grotere hoeveelheid reservevoedsel, die het embryo meekrijgt. De kiemplanten van grote zaden bereiken, voordat ze geheel op zichzelf zijn aangewezen, een veel grotere afmeting dan de kiemplanten van kleine zaden en dit is in gevallen van concurrentie beslissend voor de verschillen in levenskans.

In dit verband is een onderzoek van BLACK (1957) van betekenis. Deze onderzoeker vond, dat bij drie rassen van *Trifolium subterraneum* L. het drooggewicht der juveniele planten en het bladoppervlak lineair verband houden met het gewicht van het zaad. De verschillen tussen de drie rassen in dit opzicht zijn niet terug te voeren op verschillen in groeisnelheid. Des te groter het zaad, des te groter de juveniele planten. Hierbij zijn het grotere embryo en de grotere hoeveelheid reservevoedsel van betekenis, maar ook het groter assimilatorisch oppervlak van de cotylen der grotere kiemplant wanneer het reservevoedsel uit het zaad opgeteerd is. Grote cotylen zijn volgens BLACK van grote selectieve waarde in milieus met veel concurrentie.

Op open standplaatsen zijn volgens SALISBURY (1942) de zaden klei-

ner, omdat licht en concurrentie niet als beperkende factoren optreden. Op zulke standplaatsen kan de zaadproductie groter zijn, omdat de zaden kleiner zijn. Op deze plaatsen komen meestal eenjarigen voor voor wie een hoge zaadproductie van kleine lichte zaden gunstig is om de meestal geïsoleerde open standplaatsen te bereiken. Op gesloten standplaatsen overwegen twee- en meerjarigen.

De gedachten van SALISBURY volgend zou het afwezig zijn der planten met kleine ongevleugelde zaden in gesloten vegetatietypen het directe gevolg zijn van de grotere levenskansen, die kiemplanten van grote zaden hebben onder meer ongunstige omstandigheden wat betreft de hoeveelheid licht en de concurrentie.

b. Onderzoekingen van HARPER en BENTON (1966), zie pag. 102 e.v., hebben aangetoond, dat de vochthuishouding van grote en kleine zaden verschillend is, doordat de verhouding van het oppervlak zaad-substraat/zaad-atmosfeer bij kleine zaden groter is dan bij grote zaden. Grote zaden zullen eerder van uitdroging hebben te lijden dan kleine. Planten met grote zaden komen daarom meer voor in gesloten vegetaties en planten met kleine zaden meer in open vegetaties.

De gedachten van HARPER en BENTON volgend zou de selectie kunnen aangrijpen op de kieming der zaden. In gesloten vegetatietypen zou de vochthuishouding voor de grote gevleugelde zaden gunstiger zijn dan voor de kleine ongevleugelde, terwijl in open vegetaties het omgekeerde het geval is. Dit zou de oorzaak kunnen zijn van het hoge percentage planten met ongevleugelde kleine zaden in open vegetatietypen.

c. De selectie kan ook werkzaam zijn in een geheel ander deel der levenscyclus. Uit het onderzoek van de variabiliteit per plant is gebleken dat aan het distale einde der bloeiwijze aanmerkelijk meer ongevleugelde (en dus kleinere) zaden gevormd worden dan aan het proximale einde. Op een voedselarme bodem produceren de planten meer ongevleugelde kleine zaden dan op voedselrijke grond. Onder ongunstige omstandigheden worden er dus verhoudingsgewijs veel ongevleugelde zaden gevormd. Het is mogelijk dat wanneer er mutaties optreden, die het zaad kleiner en ongevleugeld doen worden, deze gemuteerde planten onder ongunstige omstandigheden betere levenskansen hebben door een economischer gebruik van voedsel en energie bij de opbouw der kleinere zaden dan planten met gevleugelde grote zaden. Dit zou een voorbeeld zijn van de parallele ontwikkeling van een standplaatsmodificatie en een genetische adaptatie, een verschijnsel dat eerder in de literatuur is gesignaleerd.

GREGOR (1946) vond, dat de lage kleine vormen van *Plantago maritima* uit open vegetaties kleinere zaden produceren dan de grote vormen van gesloten standplaatsen. GREGOR veronderstelt dat onder ongunstige omstandigheden de planten met kleine zaden grotere levens-

kansen hebben in voedselarme milieus, omdat de voortplantingscapaciteit er minder onder te lijden heeft.

In het bovenstaande werden enkele mogelijkheden genoemd, die van betekenis zouden kunnen zijn, misschien in combinatie, bij de selectieprocessen. Verder onderzoek op dit punt is gewenst.

Bij alle overwegingen tot nog toe is aangenomen, dat de selectieprocessen direct aangrijpen op de kenmerken die verband houden met de grootte van het zaad. Uit het onderzoek naar de genetische structuur van oecotypen is gebleken dat bepaalde morfologische kenmerken door „interlocking heredity” verbonden zijn met fysiologische kenmerken, die een hoge adaptieve waarde hebben (CLAUSEN, 1967). Het is dus mogelijk dat de selectie aangrijpt op een kenmerk of kenmerkencomplex van bijv. fysiologische aard, dat genetisch verbonden is met de grootte van het zaad. De grootte van het zaad zou dan geen of niet alleen adaptieve betekenis hebben.

In het geval van de correlatie tussen zaadgrootte en vleugelbreedte is het waarschijnlijk de zaadgrootte die adaptief is en niet de afmeting van de zaadvleugel. Hier is dus waarschijnlijk sprake van een geval waarin de morfologische „aanpassing” (de vleugel) niet die betekenis heeft, die er op het eerste gezicht aan toegeschreven wordt.

Overigens is de correlatie tussen variabiliteit en milieu niet in alle gevallen waargenomen. In de gevallen, waar ze tegen de verwachting in niet voorkwam, kon de verklaring worden gevonden in de geringe accessibiliteit en het recente ontstaan der standplaats en het ontbreken van OR-planten in naburige populaties.

D. S.MARINA

1. De variabiliteit en de geografische verspreiding

S.marina wordt in Nederland langs de kust algemeen gevonden. Een verspreidingskaartje van de soort is aanwezig in Ned. Kruidk. Archief, 51, 1941. Op pag. 475 wordt de verspreiding van *S.media* Fr. (= *S.marina*) en op pag. 477 die van *S.marina* Presl (= *S.marina*) aangegeven. Omdat deze kaartjes verouderd zijn wordt een globale beschrijving gegeven van de geografische verspreiding in Nederland.

In Zuidwest-Nederland komt de soort voor langs de Noordzeekust van Zeeuws-Vlaanderen (o.a. in het Zwin) en vervolgens langs de gehele Westerschelde, stroomopwaarts tot Fort Pipe de Tabac (bij Antwerpen), verder langs Oosterschelde, Keeten en Krabbekreek en de oever van het Veerse Meer. Vervolgens langs Grevelingen, Zijpe, Krammer en Volkerak stroomopwaarts tot ten Westen van Willemstad.

S.marina wordt ook gevonden langs het Haringvliet en het Brielse Gat.

In Noord-Nederland komt de soort voor langs de kust van de Waddenzee, de Lauwerszee, de Eems en de Dollard en verder ook langs de kust van de Noordzee (achterduinse strandvlakten). Tenslotte wordt *S.marina* ook aangetroffen in de droogvallende polders van het IJsselmeer en in Noord-Holland (o.m. bij Petten en bij Monnikendam).

In het beschreven gebied komt *S.marina* voor op buitendijkse en binnendijkse terreinen, soms vrij ver in het binnenland (bijv. bij Dokkum).

De grens van het stroomopwaartse voorkomen in de estuaria ligt ongeveer bij de overgang Mesohalanicum-Oligohalanicum (vgl. pag. 72), een enkele maal ligt ze echter in het laatste gebied (zie fig. 3, bijlage 1). Ook in het Polyhalanicum en het Euhalanicum komt de soort voor maar dan op een hoger niveau t.o.v. de gemiddelde hoogwaterstand. Stroomopwaarts gaande in de estuaria neemt dus de soort een steeds lagere positie in t.o.v. de gemiddelde hoogwaterstand, totdat ze bij de overgang van het Polyhalanicum naar het Mesohalanicum op het niveau van gemiddeld hoogwater voorkomt. BEEFTINK (1965) beschrijft dit verschijnsel voor een aantal andere soorten van het Scheldemondingsgebied.

In het verspreidingsgebied van *S.marina* binnen Nederland zijn in Zuidwest-Nederland 24 populaties onderzocht, in Noord-Nederland 20 en in Midden-Nederland 1. De vindplaatsen zijn aangegeven op fig. 2 en 3, bijlage 1, en fig. 4, bijlage 2.

Bij de onderzochte populaties is er één met een duidelijk afwijkende variatie van de zaden. In deze populatie komen planten voor die in hun proximale zaaddozen uitsluitend bz-zaden produceren. Deze populatie is alleen gevonden op de Grie (Terschelling) tussen de eendenkooien, in een overgangsg gebied tussen duinen en kwelder (zie foto 3, pag. 110). Dit zeer beperkte verspreidingsgebied is aangegeven op fig. 4, bijlage 2.

2. De variabiliteit en het milieu

S.marina is een differentiërende soort van het verbond *Puccinellio maritimae* - *Spergularion salinae* Beeftink 1965, (tegenover het *Puccinellion maritimae* en het *Armerion maritimae*).

Dit verbond omvat 3 associaties:

1. *Puccinellietum distantis* Feekes 1943;
2. *Puccinellietum fasciculatae* Beeftink 1965;
3. *Puccinellietum retroflexae* (Almquist 1929) Beeftink 1965.

Deze associaties vertonen onderling een sterke oecologische verwantschap.

Het *Puccinellietum distantis* komt zowel binnen- als buitendijks voor. Het *Puccinellietum fasciculatae* en *Puccinellietum retroflexae* komen

voornamelijk binnendijks voor. Het *Puccinellietum retroflexae* is in Nederland zeldzaam, terwijl het *Puccinellietum fasciculatae* in Noord-Nederland niet is aangetroffen (WESTHOFF, 1947 en BEEFTINK, 1965). *S.marina* komt in de 3 gezelschappen met hoge presentie (90% - 100%) voor.

BEEFTINK (1965) doet de aanbeveling om binnen het verbond nog te onderscheiden een *Spergularietum salinae* of een *Spergularia salina*-sociatie voor gemeenschappen met dominantie van *S.marina*, waarin de *Puccinellia*-soorten ontbreken of zeer schaars zijn. Gemeenschappen van dit type zijn herhaaldelijk aangetroffen in Zuidwest- en Noord-Nederland. Ze worden gevonden o.m. in lage terreindelen, zoals drooggevalven plasjes in *Puccinellion*- of *Armerion*-gemeenschappen. Deze plasjes hebben een sterk wisselende waterstand; in de zomer zijn deze gedurende kortere of langere tijd, afhankelijk van de regenval, meer of minder droog, maar in het najaar, de winter en het voorjaar staan ze onder water. Op deze plaatsen domineert *S.marina* meestal zonder andere soorten. Dit milieu is duidelijk verschillend van dat van de bovengenoemde drie associaties, hetgeen tot uiting komt in het ontbreken van de *Puccinellia*-soorten. *S.marina* heeft in Nederland een ruimere oecolo-

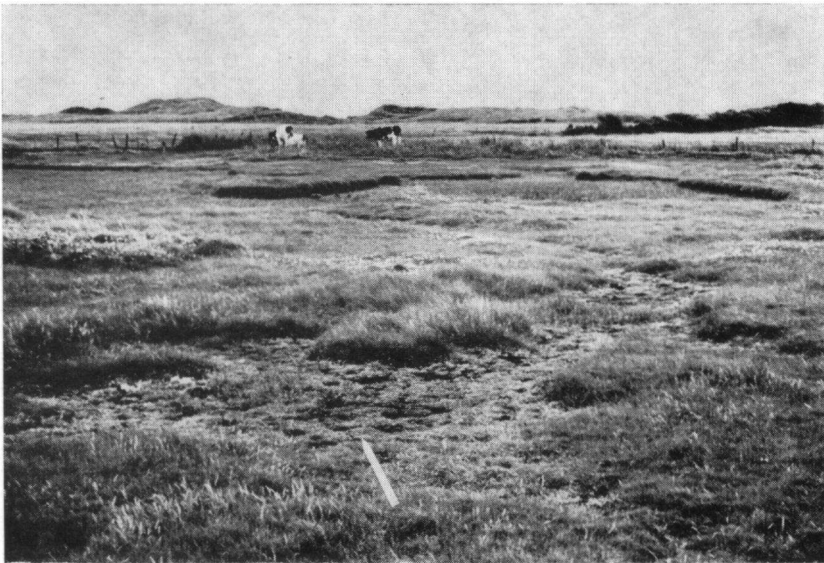


Foto 3. De standplaats van *S.marina* van de Grie (Terschelling) gelegen tussen de eendenkooien. De populatie bestaat voor ongeveer 70% uit planten die breedgeveugelde zaden voortbrengen.

Photo 3. The habitat of *S.marina* of „de Grie” (Terschelling) situated between the duck-ponds. The population contains about 70% of plants that produce broadly winged seeds.

gische amplitude dan de genoemde 3 *Puccinellia*-soorten, terwijl de oecologische amplitudines onderling niet geheel samenvallen. Het opname-materiaal is niet toereikend om een uitspraak te doen over het planten-sociologisch probleem: *Spergularietum salinae* of *S.salina*-sociatie.

In de tabellen 34 en 35 resp. bijlagen 5 en 6, worden de oecologische gegevens van de onderzochte populaties van resp. Zuidwest- en Noord-Nederland vermeld.

De populatie met BZ-planten komt alleen voor op de Grie (Terschelling) in een zwak golvend gebied, dat de overgang vormt van de duinen naar de kwelder (zie fig. 4, bijlage 2, en foto 3, pag. 110). *S.marina* komt hier voor in plasjes of aan de rand van plasjes, die in najaar, winter en voorjaar onder water staan en die in de zomer meestal droogvallen. In deze droge tijd ontwikkelt zich hier een begroeiing van *S.marina*.

Omdat deze vindplaats enig is in Nederland wordt van de standplaats een gedetailleerde beschrijving gegeven. Deze beschrijving is gemaakt op 5 augustus 1964.

Situering: op de Grie ongeveer halverwege tussen Horrekooi en Jan Willemskooi in golvend terrein, dat de overgang vormt tussen duinen en kwelder. De onderzochte *S.marina*-populatie komt voor in een ovaalvormig plasje, dat 's zomers droogvalt. Het plasje is gelegen in een weiland, dat door koeien wordt beweide. In dit weiland kunnen enkele vegetatiezones worden onderscheiden. In de volgende korte vegetatiebeschrijvingen wordt met het symbool achter de soortnaam de dominantie volgens de schatting van BRAUN-BLANQUET (1964) aangegeven.

1. het midden van het plasje

vegetatie: bedekking 50%

S.marina 3, *Suaeda maritima* +, *Atriplex hastata* +, *Agrostis stolonifera* r.

bodem: een laag van 15-17 cm bruin sterk humeus zand geleidelijk overgaand in wit duinzand.

2. iets hoger gelegen deel van het terrein

vegetatie: bedekking 100%

Agrostis stolonifera 4, *Potentilla anserina* 2, *Festuca rubra* 2, *Juncus gerardii* 2, *Triglochin palustris* 1, *Lolium perenne* 1, *Trifolium repens* 1.

bodem: een laag van 10 cm bruin humeus zand geleidelijk overgaand in wit duinzand.

3. iets hoger gelegen dan 2.

vegetatie: bedekking 100%

Trifolium repens 3, *Trifolium fragiferum* 3, *Potentilla anserina* 2, *Festuca rubra* 2, *Poa pratensis* 2, *Lolium perenne* 1, *Leontodon autumnalis* 1, *Juncus gerardii* 1, *Carex nigra* 1, *Triglochin palustris* +.

bodem: een laag van 5-7 cm bruin humeus zand geleidelijk overgaand in wit duinzand.

Uit de vegetatie-opnamen blijkt, dat in het weiland voornamelijk soorten voorkomen, die behoren tot het verbond *Agropyro-Rumicion crispi* Nordhagen. Daarnaast worden elementen gevonden uit de zilte sfeer nl. uit het *Armerion maritimae*. Gezelschappen van het *Agropyro-Rumicion* zijn kenmerkend voor min of meer instabiele contact-zones tussen contrasterende milieuconstellaties, in dit geval tussen zoet-zout. De levenscyclus van *S.marina* is ingepast in dit instabiele milieu op zodanige wijze, dat gedurende de korte tijd, waarin de plasjes droogvallen, zij hun levenscyclus voltooiën. De planten blijven vrijwel steeds klein van stuk. Ze vormen betrekkelijk vlug zaad. Dat de planten klein blijven geldt voor alle standplaatsen van *S.marina*, waar intraspecifieke concurrentie sterk is. Opvallend is dat in sommige plasjes ook groepen planten voorkomen, die uitsluitend uit OR-planten bestaan.

De verklaring voor de beperkte verspreiding van de BZ-planten is in dit stadium van het onderzoek moeilijk te geven. Het is mogelijk dat het genotype „geveugelde zaden” kort geleden is ontstaan door mutatie. De beperkte verspreiding zou dan voornamelijk het gevolg zijn van het recente ontstaan.

Het is ook mogelijk dat het verspreidingsgebied zo beperkt is, omdat de standplaats waaraan de geveugelde vorm is aangepast zo zeldzaam in Nederland is. Overgangsgebieden zoals die op de Grie voorkomen zijn zeldzaam in ons land. Enigszins vergelijkbare terreinen zijn er op Ameland (Nieuwlandsrijd) en op Schiermonnikoog langs de zuidrand der Kobbeduinen. Hier zijn echter alleen OR-planten gevonden.

Een derde mogelijkheid is dat de geveugelde vormen telkens in de natuur ontstaan door recombinatie tengevolge van een betrekkelijk zeldzame kruisbevruchting bij de voornamelijk autogame soort. Zij zouden zich door hun oecologische eigenschappen niet kunnen handhaven in de milieutypen waarin ze ontstaan; hetzij doordat het abiotisch milieu niet voldoende levenskansen biedt, hetzij dat ze door de beter aangepaste ongevleugelde vormen worden verdrongen. Op pag. 141 e.v. wordt hierop nader ingegaan.

Dat toevallige factoren bij het totstandkomen van de genenfrequenties van kleine populaties van grote betekenis zijn is aangetoond door SEWAL WRIGHT. Dat dit ook bij deze soort van betekenis kan zijn is gebleken bij een bezoek aan dezelfde populaties uit het overgangsgebied kwelder-duinen in het volgende jaar. Tengevolge van de vele regenval hadden zich op dezelfde plaats nog geen planten kunnen ontwikkelen. Na ijverig zoeken werd op de plaats waar het jaar daarvoor een grote populatie groeide slechts één plantje gevonden. In dit type standplaats maar ook in andere kunnen geweldige schommelingen in

populatie-dichtheid en omvang voorkomen, die kunnen leiden tot het verdwijnen van genen of allelen („genetic drift”).

Dat toevallige vestiging van enkele diasporen op geïsoleerde plaatsen (het z.g. „founder-principe”) de oorzaak is van een bepaald variatiepatroon is herhaaldelijk gebleken. Zo komen op sommige plaatsen, bijv. op het havenhoofd te Yerseke, kleine populaties voor waarvan de bloemen alle dezelfde kleur hebben en een smal variatietraject wat betreft het aantal meeldraden per bloem.

In het algemeen kan gezegd worden, dat bij *S.marina* door de kleine populaties, die vaak op geïsoleerde plaatsen groeien en mede door de uitgesproken autogamie, toevallige factoren vaak een aanwijsbare rol spelen bij het variatiepatroon in Nederland.

HOOFDSTUK IV

DE VERSPREIDING DER ZADEN EN DE WIJZE VAN VOORTPLANTING

A. DE VERSPREIDING DER ZADEN

1. *S.media*

De verspreiding van zaden en andere diasporen is bij veel soorten moeilijk direct na te gaan. Dit geldt in het bijzonder bij soorten, die polychoor zijn: waarbij de verspreiding door verschillende agentia kan plaatsvinden. Het aandeel, dat ieder der agentia bij het transport heeft is vaak niet te bepalen; bovendien is dit sterk variabel in de tijd. Bij *S.media* wordt het geheel bovendien gecompliceerd door de heteromorphie der zaden. Speciaal onderzoek naar de zaadverspreiding is niet gedaan. In het volgende worden enige gegevens en beschouwingen uit de literatuur opgesomd.

Bij de zaadvleugel is men geneigd te denken aan een orgaan dat zal dienen voor transport door de lucht. Volgens RIDLEY (1930) is echter de vleugel bij *S.media* in het algemeen meer een „floatingorgan” dan een „flight organ”. Volgens PAX & HOFFMANN (1934) zou de zaadvleugel behalve voor de verspreiding ook kunnen dienen om het zaad bij de kieming „in eine feste Lage” te brengen.

FEEKES (1936) vermeldt, dat de zaden van *S.marginata* (= *S.media*) tot het verspreidingstype van de hydatochoren behoren en dat deze enige uren tot dagen drijvend kunnen blijven. De zaden worden ook anemochoor verspreid en kunnen bij stormen over honderden meters worden meegevoerd. Voor *S.salina* (= *S.marina*) vermeldt hij hetzelfde. FEEKES (l.c.) zal, wanneer hij spreekt over „zaden van *S.marginata*” de gevleugelde zaden van deze soort bedoelen en wanneer hij spreekt over „zaden van *S.salina*” de ongevleugelde zaden van deze soort. FEEKES vermeldt dus geen duidelijke verschillen in verspreidingscapaciteit van gevleugelde en ongevleugelde zaden.

DE VRIES (1961) heeft zaden van *S.marginata* (= *S.media*) aangetroffen in eendenmagen en wel in die van *Anas acuta* L. (pijlstaart) en *Anas crecca* L. (taling). Ook heeft hij zaden gevonden in excrementen

van eenden. Onderzoek naar de kiemkracht der zaden na darmpassage heeft hij niet uitgevoerd. Endozoïsche verspreiding der zaden, zowel van gevleugelde als van ongevleugelde moet dus niet uitgesloten worden geacht. Ook epizoïsche verspreiding aan poten en veren is mogelijk.

De verspreiding door de mens geschiedt op velerlei wijze direct en indirect. FEEKES (1936) vermeldt dat hij op 11 wandelingen door de Wieringermeerpolder aan kleren en schoenen 2000 diasporen van 57 uiteenlopende soorten meedroeg. Door het toenemend bezoek van de zilte terreinen zal de verspreiding door de mens van steeds meer betekenis worden, ook voor *S.media* en *S.marina*.

De gegevens uit de literatuur hebben betrekking op gevleugelde en ongevleugelde zaden; deze zijn dus polychoor (hydatochoor, anemochoor, zoöchoor en anthropochoor).

Uit eigen waarnemingen is gebleken, dat de lichte zaden in stil water dagenlang kunnen drijven (oppervlaktespanning). Dit geldt voor droge zaden van beide typen. Met rustig opkomend getijde worden veel op de bodem liggende droge, maar ook vochtige zaden, zowel gevleugelde als ongevleugelde opgenomen, een deel echter blijft op de bodem liggen en het water gaat er overheen. Naarmate het water sneller stroomt blijven meer zaden liggen. Op water dat in turbulentie is blijven veel zaden nog geruime tijd drijven, maar tenslotte zinken zij. Er is geen opvallend verschil gebleken tussen ongevleugelde en gevleugelde zaden. Wanneer de zaden bij afgaand water tegen een vast voorwerp botsen kleven zij daar aan vast.

In tijden die gunstig zijn voor de kieming markeren in oplopend terrein grote aantallen kiemplanten de hoogste stand van het getijde; de zaden die aan deze kiemplanten het aanschijn gaven zijn dus in grote aantallen met het opkomend getijde aangevoerd. Transport der zaden door het water is blijkbaar van veel betekenis.

In tijden van droogte is ook het anemochore transport der zaden van beide typen in de uitgestrekte open terreinen, zoals de Boschplaat, aanzienlijk. De zaden komen zodoende terecht in karresporen e.d. en blijven liggen achter allerlei verhevenheden in het terrein. Bij stormen kunnen de zaden vooral in open terrein over grote afstanden worden vervoerd. In gesloten vegetaties is de verspreiding door de wind gering omdat: 1. de zaaddozen niet of weinig boven de vegetatie uitsteken, 2. de planten sterk zaadvangend werken en 3. de verplaatsing van de lucht in de vegetatie over het algemeen gering is.

Een verschijnsel, dat herhaaldelijk is waargenomen, is aggregatie. Hieronder wordt verstaan de vorming van kolonies zaailingen om de moederplant (FEEKES, 1936). FEEKES vermeldt dat *S.media* sterk tot zwak aggregaatvormend is. Eigen onderzoek heeft dit bevestigd. Dit wijst niet op een grote disseminatie-capaciteit van de zaden.

Bij de verspreiding kan de lokale verspreiding en de verspreiding over grotere afstand onderscheiden worden. Zoals uit het onderzoek van DE VRIES (1961) is gebleken kunnen eenden de zaden van *S.media* over grote afstanden vervoeren. Ook via het water op drijvende planten etc. zullen de zaden zich over grote afstanden kunnen verspreiden. Ook de mens vervoert, vnl. indirect met schepen, ongetwijfeld diasporen; het bijna cosmopolitisch voorkomen van de vnl. aan kusten groeiende soort kan op deze wijze verklaard worden.

Tenslotte kan de vraag gesteld worden in hoeverre eventuele verschillen in de verspreidingsmogelijkheden van gevleugelde en van ongevleugelde zaden van betekenis zijn bij de totstandkoming van de differentiatie van de populaties in Nederland. Deze vraag kan, gezien de stand van het onderzoek en het complexe karakter van de zaadverspreiding, niet met zekerheid beantwoord worden. Er bestaat het vermoeden dat er geen grote verschillen bestaan in verspreidingsmogelijkheden tussen beide zaadtypen, althans niet in die mate, dat dit van grote invloed zou kunnen zijn bij de differentiatie der populaties.

Behalve door de verspreidingscapaciteit der diasporen wordt het voorkomen van een soort op een bepaalde plaats echter door een reeks van andere factoren bepaald. Deze factoren houden enerzijds verband met de oecologische eigenschappen van zaad, kiemplant, juveniele en volwassen plant, anderzijds met de levensvoorwaarden ter plaatse en met de accessibiliteit en ouderdom van de standplaats.

2. *S.marina*

De overeenkomst in vorm en grootte tussen de ongevleugelde en de gevleugelde zaadvormen van *S.media* en *S.marina* is zeer groot. Evenals de zaden van *S.media* worden de zaden van *S.marina* verspreid door het water, door de wind (FEEKES, 1936), door dieren zoals door *Anas crecca* L. (zowel endozoïsch als epizoïsch: DE VRIES, 1961) en door de mens (FEEKES, 1936). De verspreiding is dus, evenals bij *S.media*, polychoor (hydatochoor, anemochoor, zoöchoor en anthropochoor).

S.marina komt meestal op andere standplaatsen voor dan *S.media*. Op buitendijkse terreinen wordt *S.marina* aangetroffen in het Mesohalanicum ter hoogte van M.H.W.; in het Polyhalanicum en Euhalanicum komt de soort hoger voor. In het Mesohalanicum zal de getijdebeweging van invloed zijn op de verspreiding; in het Poly- en Euhalanicum is deze invloed veel kleiner. In de laatstgenoemde gebieden zijn zeer hoge vloed (stormvloed) van betekenis. Droge zaden van *S.marina* kunnen in stil water enige dagen blijven drijven (door de oppervlaktespanning van het water). *S.marina* komt vooral voor op betreden plaatsen, zowel binnen- als buitendijks. Epizoïsche en endozoïsche verspreiding is van veel betekenis voor deze soort.

In de meeste populaties is het percentage gevleugelde zaden zeer laag. Zij zijn voor de verspreiding van de soort van ondergeschikte betekenis. De verspreiding van de gevleugelde vorm op de Grie (Terschelling) is zeer beperkt, bovendien komen binnen dit gebied op dezelfde standplaatsen ook planten voor, die uitsluitend ongeveugelde zaden voortbrengen. De standplaatsen liggen op de Grie geïsoleerd van elkaar en dit isolement zal in combinatie met de geringe verspreidingscapaciteit in belangrijke mate de oorzaak van de niet aaneengesloten verspreiding van de gevleugelde vorm zijn.

B. DE WIJZE VAN VOORTPLANTING

1. *S.media*

Het voortplantingssysteem is van zeer grote invloed op het variatiepatroon van een populatiecomplex. Het bepaalt o.m. in belangrijke mate de mogelijkheid van genenuitwisseling tussen naburige lokale populaties en het is van veel betekenis bij processen van natuurlijke selectie. Het vaststellen van de wijze van voortplanting stelt ons echter vaak voor moeilijke problemen (FRYXELL, 1957). Dit geldt in het bijzonder wanneer verschillende typen van voortplanting voorkomen zoals bijv. zelfbevruchting naast kruisbevruchting. Het aandeel dat ieder heeft bij de voortplanting, het meten van het percentage „natural crossing”, kan in veel gevallen alleen via genetische experimenten (door kunstmatige hybridisatie) worden vastgesteld. Bovendien varieert dit aandeel vaak in de tijd in afhankelijkheid van microklimatologische factoren en van de activiteiten van de bestuivende insecten. Binnen het areaal van de soort kan de wijze van voortplanting aanmerkelijke verschillen vertonen in afhankelijkheid van genetische en milieufactoren (FRYXELL l.c.).

Waardevolle indicaties over het bestuivingsmechanisme geven de studie van bloembouw en bloemoecologie. Zoals uit het onderzoek gebleken is zijn de meeste bloemen van *S.media* hermaphrodit. Deze bloemen hebben 2 kransen van 5 meeldraden. Hierbij zijn de meeldraden van de episepale krans groter dan die van de epipetale krans (zie fig 1 g en k, pag. 19). De antheren van de episepale meeldraadkrans staan ter hoogte van de stempel, die van de epipetale meestal iets lager. De antheren zijn met hun opengesprongen zijde gericht naar de stempel. De stamper heeft 3 stempels, de stijlen zijn zeer kort. De bloemen zijn protandrisch. De antheren springen reeds in de bloemknop open. De stempels zijn dan meestal nog niet rijp. Bij de meeste onderzochte gevallen zijn bij de pas geopende bloemen de stempels naar boven gericht en geleidelijk iets uiteenwijkend, aan de top vaak iets naar achteren gebogen. De receptieve met papillen bezette zijde is naar binnen gekeerd en de ongevoelige zijde naar de antheren (fig. 1 k, pag. 19). Er bevindt

zich in dit stadium bij de meeste bloemen nog geen stuifmeel op de dan functionerende stempel.

De bloemen hebben een diameter van 0,8-1,5 mm, en zijn licht tot vrij donker paars-rose met een wit hartje, zelden wit. In de halofiele vegetatie zijn het opvallende bloemen. Aan de basis van de meeldraden bevindt zich een ring van nectarvormend weefsel. Bij zonnig weer is de nectar als een glinsterend vocht te zien. De bloemen ontvangen dan veel insectenbezoek, waaronder veel vliegen. Dit bezoek zal in veel gevallen, vooral als het nectarzoekende insecten zijn, tot zelfbestuiving leiden, omdat de beweeglijke antheren van de epispale krans bij de geringste beweging tegen de stempels aangedrukt zullen worden.

De volgende vliegsoorten zijn veel op de bloemen waargenomen: *Tethina illota*, *Coenosia mollicula* en *Coenosia humilus* ¹⁾. Volgens Dr. W. J. KABOS is *Tethina illota* een typische bestuiver van planten uit het kweldergebied, in het bijzonder van *Honckenia peploides*. De andere soorten zijn ook min of meer halobiont. Veel is ook op de bloemen gezien het lieveheersbeestje *Tytthaspis sedecimpunctata* ²⁾. Dit insect klimt langs de filamenten omhoog en haalt dan de antheren leeg.

Vervolgens is in zeer veel bloemen de thrips *Franckliniella intonsa* Tryb. ³⁾ aangetroffen. Deze dieren scharrelen in de bloemen rond en dragen zeer waarschijnlijk bij tot de bestuiving, zowel kruis- als zelfbestuiving. De larven van deze thrips worden vaak aangetroffen in de ovaria, waarin ze geweldige verwoestingen aanrichten. De zaden in deze ovaria zijn dan meestal verschrompeld. Sommige populaties hebben van deze thripsaantasting zeer te lijden.

De bloemen bloeien bij gunstig weer meestal 2-3 achtereenvolgende dagen, zelden slechts 1 dag of 4-5 dagen achtereen. Vaak krommen de stempels zich later in de bloeitijd verder naar buiten (fig. 1 I, pag. 19). Door de kromming der stempels en het herhaaldelijk openen en sluiten der kroonbladeren bestaat een grote kans dat de antheren van de epispale krans tegen de stempels gedrukt zullen worden, wat tot zelfbestuiving kan leiden. Tegen het einde van de bloei verschrompelen de petalen en de stempels.

Onder gunstige weersomstandigheden, bij warm en zonnig weer, gaan de bloemen 's morgens open en sluiten zij zich aan het einde van de middag. Om het verloop van het openen en sluiten van de bloemen te onderzoeken zijn van de planten van een bepaalde oppervlakte ieder uur alle geopende bloemen geteld. In figuur 10 zijn de resultaten van het onderzoek weergegeven.

¹⁾ Determinaties verricht door Dr W. J. Kabos, Amsterdam.

²⁾ Determinatie verricht door Dr W. H. Gravestein, Amsterdam.

³⁾ Determinatie verricht door de Plantenziektenkundige Dienst te Wageningen (de Heer H. C. Burger).

De auteur is bovengenoemde personen zeer erkentelijk voor hun medewerking.

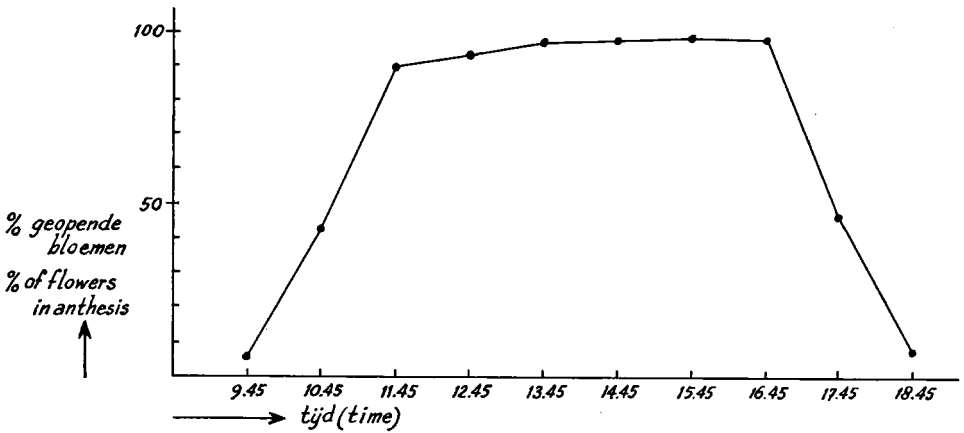


Fig. 10. *S. media*. Openingsduur der bloemen. Onderzocht zijn 148 bloemen van de Grie (Terschelling) op 16-9-1961. Gehele dag volle zon; temperatuur in de vegetatie 19.5-23.0°C.

Time of opening of the flower: Recorded are 148 flowers of "de Grie" (Terschelling) on 16-9-1961. Day sunny throughout; temp. in the vegetation 19.5-23.0°C.

Uit figuur 10 blijkt, dat de eerste bloemen ca. 9.30 uur open gaan. Om ca. 11.45 uur zijn de meeste bloemen (nl. 90%) open. Tot ca. 14.45 uur gaan er nog steeds enkele bloemen open. Om ca. 16.45 uur beginnen de bloemen weer dicht te gaan, terwijl om ca. 19.00 uur alle bloemen gesloten zijn.

Uit oriënterend onderzoek in het veld, waarbij het verloop van het openen en sluiten der bloemen in verband is gebracht met de temperatuur, de luchtvochtigheid en de lichtintensiteit, is gebleken dat vooral de eerste twee factoren van betekenis zijn. Op dagen, waarop de temperatuur niet boven de 15°C komt, gaat geen enkele bloem open, ook niet als er volle zon is. Op bewolkte vochtige dagen zonder regen bij een temperatuur van 16 - 18° C en een relatieve luchtvochtigheid van 70 - 80% gaat geen of slechts een zeer klein aantal bloemen open. Bij bewolkt weer, bij 20 - 25° C, en bij een relatieve luchtvochtigheid van 65 - 75% gaat een groot deel van de bloemen open. Op zonnige dagen bij 20°C of meer en minder dan 65% luchtvochtigheid bloeit *S. media* uitbundig.

Uit deze gegevens, die slechts indicatieve waarde hebben, blijkt, dat niet alle bloemen van *S. media* zich zullen openen. Vooral in regenrijke, koele zomers zal een hoog percentage van de bloemen nooit opengaan en zal er door deze door het microklimaat veroorzaakte pseudo-cleisto-

gamie een hoog percentage zelfbestuiving optreden. In warme, droge zomers is de kans op kruisbestuiving daarentegen veel groter.

Naast hermaphrodiete bloemen komen ook functioneel eenslachtige bloemen voor (fig. 1 h en m, pag. 19). Hierbij worden bloemen aangetroffen waarvan de meeldraden gereduceerd zijn tot staminodia, welke bloemen dus geen fertiel pollen voortbrengen. Overigens bestaan er alle overgangen tussen fertiele meeldraden en tot kleine rudimenten gereduceerde staminodia. Deze functioneel vrouwelijke bloemen komen zelden voor tussen de normale hermaphrodiete bloemen (gynomonoecie, KUGLER, 1955). Er worden ook planten gevonden, die uitsluitend deze eenslachtige bloemen voortbrengen (gynodioecie, KUGLER, l.c.). In de natuur zal de bestuiving van deze bloemen kruisbestuiving zijn. Zij dragen bij tot de verhoging van het percentage „natural crossing”. Het percentage van deze bloemen is in de meeste populaties klein (vgl. pag. 37 e.v.). Naast deze vrouwelijke bloemen komen ook bloemen voor, waarvan de stamper gereduceerd is tot een klein rudiment. Deze bloemen komen zeer zelden tussen hermaphrodiete bloemen voor (andromonoecie, KUGLER, l.c.). Planten met uitsluitend mannelijke bloemen (androdioecie, KUGLER, l.c.) zijn tot nu toe niet gevonden. De eenslachtige bloemen hebben dezelfde bloemoecologische eigenschappen als de hermaphrodiete bloemen.

Tijdens het onderzoek zijn enkele experimenten uitgevoerd met betrekking tot de wijze van voortplanting:

1. Bloemen zijn ingehuld, waardoor zelfbestuiving plaatsgevonden heeft. Deze zelfbestuiving heeft geleid tot fertiel nageslacht. Zelf-incompatibiliteit komt (althans bij de onderzochte bloemen) niet voor.
2. Bloemen zijn gecasteerd en daarna bestoven met stuifmeel van andere planten. Kruisbestuiving leidt eveneens tot de vorming van fertiel nageslacht.
3. Functioneel vrouwelijke bloemen geven na kunstmatige bestuiving met pollen van bloemen van dezelfde plant en na kunstmatige kruisbestuiving fertiel nageslacht.
4. Ingehulde functioneel vrouwelijke bloemen en gecasteerde normale bloemen geven geen nageslacht. Agamospermie komt niet voor (theoretisch is het mogelijk, dat in de experimenten 1 tot 3 het pollen de stimulans is geweest tot agamospermie).

Van een aantal individuele planten zijn nakomelingen gekweekt met het oog op de bestudering van de erfelijkheid van de zaadvleugel en de reductie van het androecium. In de nakomelingschap werd uitsplitsing gevonden in graden van gevleugeldheid der zaden en uitsplitsing in verschillende mate van reductie van het androecium. Dit zijn directe bewijzen voor kruisbestuiving en kruisbevruchting.

Uit kruisingsexperimenten is gebleken, dat er geen reproductieve barrières bestaan tussen de populaties van *S.media* binnen Nederland. De kruisingen tussen planten met or-zaden en bz-zaden gaven in de onderzochte gevallen steeds een fertiel nageslacht.

De conclusie uit het bovenstaande luidt dat bij *S.media* zowel kruisbestuiving als zelfbestuiving voorkomt. De bloemen van *S.media* hebben entomofiele kenmerken en voorzieningen, die kruisbestuiving bevorderen, zoals protandrie en de stand der stempels t.o.v. de antheren. Kruisbestuiving zal zeker voorkomen bij de gynodioecische planten. In veel gevallen echter zal insectenbezoek voornamelijk door nectarzoekende insecten tot zelfbestuiving leiden. Zelfbestuiving wordt bevorderd door somber vochtig weer tengevolge van de dan optredende pseudo-cleistogamie. De indruk bestaat dat zelfbestuiving bij de onderzochte populaties vaker voorkomt dan kruisbestuiving.

Over de bestuiving van *S.media* zijn verder gegevens bekend uit het onderzoek van RATTER (1959) en van MONNIER (1962).

RATTER (l.c.) heeft planten onderzocht van populaties van Engeland, België, Frankrijk, Spanje en Portugal. De bloemen van deze planten zijn homogam, de antheren springen open wanneer de bloem voor het eerst opengaat. De stempels zijn op dit stadium rijp. Het normale bestuivingsmechanisme is, dat de stempels zich naar buiten krommen, zodat hun receptief oppervlak in contact wordt gebracht met de antheren van dezelfde bloem. Na bestuiving verwelken de stempels vlug, maar als bestuiving wordt verhinderd door castratie dan krommen ze verder naar buiten en worden tenslotte lang en gedraaid. Volgens RATTER overweegt zelfbestuiving, maar door veelvuldig insectenbezoek komt ook kruisbestuiving voor.

MONNIER (1962) beschrijft de bestuiving van planten uit het westelijk mediterrane gebied in het bijzonder van N-Afrika. Op veel plaatsen in dit gebied, in het bijzonder in de aride en semi-aride delen, komt het pollen vrij en kiemt het al op de stempels, voordat de bloemen opengaan. Binnen dit gebied bestaat er een grote variatie in bestuiving. In bepaalde delen wordt in hoofdzaak zelfbestuiving gevonden en dit heeft geïsoleerde locale rassen doen ontstaan, doch in andere delen vindt tengevolge van een zekere mate van kruisbestuiving een belangrijke introgressie plaats tussen naburige populaties.

Uit deze gegevens blijkt, dat de wijze van bestuiving van *S.media* binnen het verspreidingsgebied in Europa en N-Afrika belangrijke verschillen kan vertonen, vermoedelijk voor een belangrijk deel met adaptieve betekenis. Hierbij kan o.m. gedacht worden aan de overwegende zelfbestuiving in de aride gebieden van Afrika waar relatief weinig bloembezoekende insecten voorkomen.

2. *S.marina*

Zoals uit het onderzoek gebleken is zijn de meeste bloemen hermafrodit. Het aantal meeldraden per bloem varieert van (0-)2-5(-10). De bloemen met 2 en 3 meeldraden hebben overwegend episepale meeldraden, de bloemen met 4 en 5 meeldraden hebben meestal 3 episepale meeldraden en resp. 1 en 2 epipetale meeldraden. De episepale meeldraden zijn groter dan de epipetale (zie fig. 8 g en h, pag. 43). De antheren zijn met hun opengesprongen zijde naar de stempels toegekeerd. De drie stempels hebben zeer korte stijlen. De stempels zijn meestal gekruld waardoor de receptieve, met papillen bezette zijde naar de antheren is toegewend. De bloemen zijn protandrisch, de antheren springen open in de bloemknop. Bij een hoog percentage van de onderzochte bloemen zijn bij de pas geopende bloemen de antheren aan de stempels vastgekleefd, waardoor zelfbestuiving heeft plaats gehad (zie fig. 8 f, pag. 43).

De bloemen hebben een diameter van 4-8 mm en zijn licht tot vrij donker paars-rose met een wit hartje en niet zelden geheel wit. Aan de basis van de meeldraden bevindt zich een ring van nectarvormend weefsel. Bij nauwkeurige waarneming is bij zonnig weer de nectar als een glinsterend vocht te zien. De bloemen ontvangen insectenbezoek, evenals bij *S.media* voornamelijk van vliegen. In de meeste gevallen heeft al zelfbestuiving plaats gevonden. Veel is op de bloemen waargenomen de vlieg *Tethina illota*¹⁾ en het lieveheersbeestje *Tytthaspis sedecimpunctata*²⁾. Ook de thrips *Franckliniella intonsa* Tryb.³⁾ is herhaaldelijk gezien.

De bloemen bloeien bij gunstig weer gedurende één dag, zelden op 2 achtereenvolgende dagen. Bij het sluiten van de bloem 's avonds is de kans groot, dat de stempels tegen de antheren worden gedrukt.

Onder gunstige weersomstandigheden, bij warm en zonnig weer, gaan de bloemen 's morgens open en in de middag sluiten zij zich weer. Op dezelfde wijze als bij *S.media* is het openen en sluiten der bloemen in de natuur onderzocht. In figuur 11 worden de resultaten van dit onderzoek weergegeven.

¹⁾ Determinatie verricht door Dr W. J. Kabos, Amsterdam.

²⁾ Determinatie verricht door Dr W. H. Gravestein, Amsterdam.

³⁾ Determinatie verricht door de Plantenziektenkundige Dienst te Wageningen (de Heer H. C. Burger).

De auteur is bovengenoemde personen zeer erkentelijk voor hun medewerking.

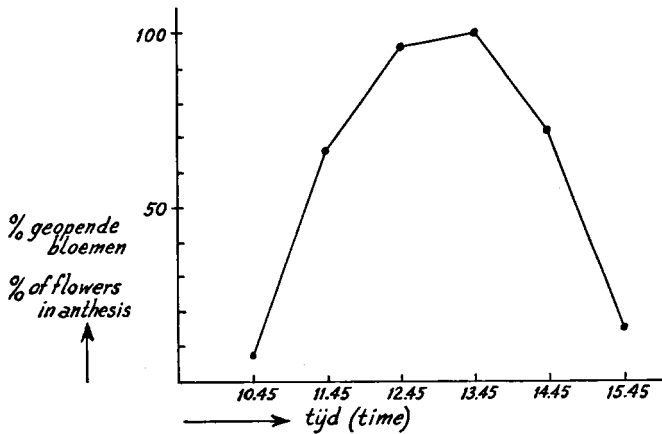


Fig. 11. *S.marina*. Openingsduur der bloemen. Onderzocht zijn 570 bloemen van de Grie (Terschelling) op 16-9-1961. Gehele dag volle zon; temperatuur in de vegetatie 19.5-23.0°C.

Time of opening of the flowers. Recorded are 570 flowers of "de Grie" (Terschelling) on 16-9-1961. Day sunny throughout; temp. in the vegetation 19.5-23.0°C.

Uit figuur 11 blijkt, dat de eerste bloemen om ca. 9.45 uur opengaan. Om ca. 12.30 uur zijn de meeste bloemen open, om ongeveer 14.00 uur beginnen de bloemen zich weer te sluiten en om ongeveer 16.00 uur zijn de bloemen alle weer gesloten.

Uit oriënterend onderzoek in het veld is gebleken, dat evenals bij *S.media* vooral de temperatuur en de luchtvochtigheid invloed uitoefenen op de openings- en sluitingsbewegingen en niet de lichtintensiteit. Op dagen, waarop de temperatuur niet boven de 15-16° C komt gaan geen bloemen open, ook niet bij volle zon. Op bewolkte vochtige dagen zonder regen bij een temperatuur van 16-18° C en een relatieve luchtvochtigheid van 70-80% gaan de bloemen ook niet open. Bij bewolkt weer bij 20-25° C en bij een relatieve luchtvochtigheid van 65-75% gaan weinig bloemen open. Op zonnige dagen bij 20°C of meer en minder dan 65% relatieve luchtvochtigheid bloeit *S.marina* uitbundig.

Uit deze gegevens blijkt, dat niet alle bloemen van *S.marina* zich openen. In regenrijke koele zomers gaat een hoog percentage van de bloemen nooit open. Dit heeft tot gevolg dat door deze geïnduceerde pseudo-cleistogamie bij deze bloemen zeker zelfbestuiving op zal treden.

Naast de hermaphrodiete bloemen komen ook bloemen voor die functioneel vrouwelijk zijn en die geen fertiel pollen voortbrengen. Deze vrouwelijke bloemen worden zelden tussen de normale bloemen aange-

troffen. Ze komen aan het einde van de bloeiwijze het meest voor. Bij deze bloemen zal na insectenbezoek kruisbestuiving optreden. Zeer zelden worden bloemen gevonden, waarbij de stamper gereduceerd is. De eenslachtige bloemen hebben dezelfde bloemoecologische eigenschappen als de tweeslachtige.

Tijdens het onderzoek zijn de volgende experimenten uitgevoerd:

1. Bloemen zijn ingehuld, waardoor zelfbestuiving heeft plaats gevonden. Deze zelfbestuiving heeft geleid tot fertiel nageslacht. Zelfincompatibiliteit komt, althans bij de onderzochte bloemen, blijkbaar niet voor.
2. Bloemen zijn gecasteerd en daarna bestoven met stuifmeel van andere planten en vervolgens ingehuld.

Kruisbestuiving leidt eveneens tot fertiel nageslacht.

3. Functioneel vrouwelijke bloemen geven na kunstmatige bestuiving met pollen van bloemen van dezelfde plant en na kunstmatige kruisbestuiving fertiel nageslacht.

4. Ingehulde functioneel vrouwelijke bloemen en gecasteerde bloemen geven geen nageslacht. Agamospermie komt niet voor.

Bij het onderzoek naar de erfelijkheid van bloemkleur, aantal meeldraden per bloem, gevleugeldheid der zaden, beharing e.a. is steeds gevonden, dat het nageslacht dezelfde kenmerken had als de ouderplanten. Mede in verband met bloembouw en bloemoecologie kan geconcludeerd worden dat bij *S.marina* vrijwel uitsluitend zelfbestuiving en zelfbevruchting voorkomt. Kruisbestuiving zal tot de hoge uitzonderingen behoren, maar komt, gezien de gevonden combinaties van kenmerken, zeker voor. De grote vormenrijkdom binnen de populaties is voor een belangrijk deel terug te voeren op de af en toe voorkomende kruisbevruchting. Vermoedelijk zijn hierbij de functioneel vrouwelijke bloemen van veel betekenis.

Uit kruisingsexperimenten is gebleken, dat er geen reproductieve barrières bestaan tussen de populaties van *S.marina* binnen Nederland. De kruisingen tussen planten met or-zaden en met bz-zaden gaven steeds fertiel nageslacht.

3. Vergelijking van bloembouw en bloemoecologie van *S.media* en *S.marina*

Interessant is de vergelijking van de bloembouw en de bloemoecologie van *S.media* en *S.marina*, omdat deze duidelijk een aantal biologische verschillen tussen beide soorten tot uitdrukking brengt. In tabel 36 zijn de belangrijkste gegevens samengevat.

Tabel 36
Table 36

No. Number	Kenmerk Character	<i>S.media</i>	<i>S.marina</i>
1	diameter bloem <i>diameter of flower</i>	10-13 mm	5-7 mm
2	lengte ovarium (gem.) <i>length of ovarium (mean)</i>	2,5 mm	1,8 mm
3	lengte stijl en stempel (gem.) <i>length of stylus and stigma (mean)</i>	0,7 mm	0,7 mm
4	aantal meeldraden per bloem <i>number of stamens per flower</i>	10	2-5
5	lengte anthere <i>length of anthera</i>	0,8-1,3 mm	0,5-0,8 mm
6	diameter pollen ber.o. 500 pollenkorrels <i>diameter of pollen</i>	(50-)73-103(-125) μ	(68-)88-102(-125) μ
7	bloeitijd der bloemen <i>anthesis</i>	2-3 dagen „ <i>days</i>	1 dag „ <i>day</i>
8	openingsduur der bloemen p.d. <i>anthesis per day</i>	7-8 uur „ <i>hours</i>	4-5 uur „ <i>hours</i>

Vergelijking van bloembouw en bloemoecologie van *S.media* en *S.marina*.
ber.o. = berekend over, p.d. = per dag.

Comparison of flower structure and flower ecology of S.media and S.marina.

Aan de hand van tabel 36 zullen de belangrijkste verschilpunten worden besproken:

a. Uit de kenmerken 1-3 blijkt, dat het pollenvangend oppervlak bij *S.marina* in verhouding tot de grootte der bloem veel groter is dan bij *S.media*. Duidelijk komt dit ook uit bij vergelijking van fig. 8 k en m met fig. 8 n en p, pag. 43.

b. Bij *S.marina* openen de antheren zich reeds in de knop. De stempels zijn dan rijp, terwijl de stand van het receptieve deel van de stempel zodanig is, dat de antheren gemakkelijk in aanraking kunnen komen met de stempels waardoor overdracht van het pollen en zelfbestuiving optreedt (zie fig. 8 f, pag. 43). Ook bij *S.media* springen de antheren in de knop open. Vaak zijn de stempels dan nog niet rijp, maar in ieder

geval zijn de stempels rechtop gericht met de receptieve zijde van de antheren afgekeerd. Deze stand der stempels voorkomt zelfbestuiving in dit stadium (zie fig. 1 k, pag. 19).

c. Uit de kenmerken 4-6 volgt, dat het aantal pollenkorrels, dat per zaadknop voor de bevruchting beschikbaar is bij *S.marina* aanzienlijk kleiner is dan bij *S.media*. Het gemiddeld aantal zaden per zaaddoos is bij *S.media* ca. 90, bij *S.marina* ca. 60.

d. De bloeitijd der bloemen is bij *S.marina* aanzienlijk korter dan bij *S.media* (kenmerk 7).

e. Ook de openingsduur der bloemen per dag is bij *S.marina* aanzienlijk korter dan bij *S.media* (kenmerk 8).

Bij vergelijking van de gegevens omtrent de factoren die van invloed zijn op het openen en sluiten der bloemen blijkt, dat *S.marina* veel gevoeliger is voor microklimatologische factoren dan *S.media*. Het percentage bloemen, dat in hetzelfde seizoen in het geheel niet opengaat is bij *S.marina* veel groter dan bij *S.media*.

Tenslotte zij nog vermeld, dat nectarproductie van de bloemen van *S.media* veel groter is en duidelijker zichtbaar dan van *S.marina*. Bij een vergelijkend oriënterend onderzoek is gebleken dat de bloemen van *S.media* dan ook met veel hogere frequentie door insecten worden bezocht dan die van *S.marina*. *S.media* vertoont in veel sterkere mate entomophile kenmerken dan *S.marina*.

Uit al deze gegevens kan de conclusie worden getrokken dat de bloemen van *S.marina* meer dan die van *S.media* ingericht zijn op zelfbestuiving. Ondanks het betrekkelijk intensief bloembezoek bij *S.media* bestaat het vermoeden dat ook bij deze soort zelfbestuiving van veel betekenis is.

De sterke reductie van het androecium bij *S.marina*, d.w.z. van de hoeveelheid pollen t.o.v. het aantal ovula is naar alle waarschijnlijkheid alleen mogelijk, omdat de plant zich in hoofdzaak door zelfbestuiving voortplant. De levenskansen van *S.marina* worden door de reductie van het androecium blijkbaar niet ongunstig beïnvloed. Het tegendeel kan beweerd worden, omdat er kennelijk een selectie is opgetreden ten gunste van planten met een gereduceerd androecium. Blijkbaar zijn de planten, die zo economisch mogelijk omspringen met voedsel en energie bij de vorming der bloemen, die dus in dit geval zo weinig mogelijk meeldraden maken, in het voordeel boven planten, die minder zuinig met de beschikbare middelen omspringen en die veel meeldraden vormen. Zoals gebleken is vormen ook planten onder ongunstige omstandigheden minder meeldraden dan onder gunstige omstandigheden. Hier is sprake van een parallelle ontwikkeling van een standplaatsmodificatie en een genetische adaptatie. Wanneer het aantal meeldraden per bloem

tot ca. 2 daalt zal er evenwicht bereikt zijn tussen de krachten, die reductie van het androecium bewerkstelligen en de levenskansen, die bij verder gaande reductie ongunstig beïnvloed worden.

Soortgelijke overwegingen kunnen ook gelden voor de reductie van de grootte der bracteae, die bij *S.media* wél en die bij *S.marina* niet optreedt. In het laatste geval is het voor *S.marina* die meestal éénjarig is en die als pioniersoort voorkomt op ephemere standplaatsen noodzakelijk om in korte tijd populaties te kunnen vormen van planten die zaad voortbrengen. Hierbij is een zo groot mogelijk assimilatorisch oppervlak van grote betekenis. Reductie van de bracteae treedt dan ook zelden op. Bij *S.media* die overjarig is en in vergelijkenderwijs meer stabiele standplaatsen voorkomt is dit niet zo van betekenis. Reductie van de bracteae is voor deze soort mogelijk en gunstig in verband met de bloemoecologie.

Uit de vergelijking van de bloembouw en bloemoecologie blijkt dus dat beide soorten in dit opzicht duidelijke verschillen vertonen.

4. Hybridisatie

Veronderstellingen over hybridisatie tussen *S.media* en *S.marina* komen veelvuldig in de literatuur voor. FOCKE (1871) geeft in een bespreking van de indeling van HOLKEMA (1870), waarbij beide *Spergularia*-soorten verenigd worden tot één soort („*S.halophila*”), het volgende commentaar: „Es ist unnatürlich, solche wohl charakterisierte Arten zu vereinigen; da indess an manchen Orten auch zweifelhafte Mittelformen beobachtet werden, so wird man wohl daran thun, sich die *Spergularien* auf fruchtbare Hybride anzusehen”. Ook BUCHENAU (1894) beschouwt de tussenvormen waarvan MARSSON (1869) spreekt als fertiele hybriden van beide *Spergularia*-soorten.

Het voorkomen van hybriden wordt verder vermeld door ASCHERSON & GRAEBNER (1919), ROTHMAHLER (1963) en HEGI (1964), terwijl het vermoeden van hybridisatie wordt uitgesproken door LAWALREE (1952) en CLAPHAM c.s. (1962). ASCHERSON & GRAEBNER (1919) geven een tamelijk uitvoerige beschrijving van deze hybriden. Deze beschrijving wordt bij HEGI (1964) in hoofdzaak teruggevonden. De auteurs verwijzen naar BUCHENAU (1894) en sluiten zich bij diens opvatting aan. Ze vermelden dat de hybriden niet zeldzaam zijn op plaatsen, waar beide oudersoorten voorkomen. Vaak zouden de hybriden niet-kiemkrachtige zaden voortbrengen.

De beschrijving die BUCHENAU (1894) van de hybriden geeft is de volgende: „Starke Pflanzen mit groszen Früchte aber ungeflügelte Samen” en „kleinere kleinfrüchtige Pflanzen mit zum Teil geflügelte Samen”. Naar alle waarschijnlijkheid betreft het in het eerste geval de

ongevleugelde vormen van *S.media* en in het tweede geval vormen van *S.marina*, waarbij in één zaaddoos ook enkele gevleugelde zaden voorkomen.

Uit eigen populatieonderzoek op plaatsen waar beide oudersoorten in elkaars onmiddellijke nabijheid, vaak door elkaar, voorkomen zijn hybriden, of althans morfologisch intermediaire vormen, nooit gevonden.

Uit een aantal kruisingen van *S.media* x *S.marina* (en de reciproke) zijn geen kiemkrachtige zaden ontstaan. Ook RATTER (1959) heeft een groot aantal kruisingsexperimenten tussen beide soorten gedaan, alle met negatief resultaat. RATTER (l.c.) vond soms een embryo dat echter in een zeer jong en onvolgroeid stadium reeds te gronde ging. Er ontwikkelde zich loos zaad (zonder of met onvolgroeid embryo); het perisperm ontwikkelde zich meestal wel.

Er kan geconcludeerd worden, dat de opgaven in de literatuur betreffende het voorkomen van hybriden onjuist zijn.

HOOFDSTUK V

HET AANTAL CHROMOSOMEN VAN *S.MEDIA* EN *S.MARINA*

Cytologische gegevens zoals aantal, grootte en morfologie der chromosomen kunnen van zeer grote betekenis zijn voor de biotaxonomie (DAVIS & HEYWOOD, 1963). Tussen populaties met verschillend chromosoomgetal bestaan meestal reproductieve barrières. Het aantal chromosomen is bij de beide *Spergularia*-soorten onderzocht. Bloemknoppen en worteltoppen, waarvan squashpreparaten zijn gemaakt zijn gefixeerd in Carnoy (3 delen abs.alc.: 1 deel ijsazijn) en bewaard in alcohol 70%. De squashpreparaten zijn gekleurd met basische leuco-fuchsine (Feulgen-kleuring). Worteltoppen, die gesneden zijn, werden vooraf gefixeerd in Karpechenko. Ze zijn ingebed in paraffine en gesneden op de gebruikelijke wijze. De microtoom coupes van 15 μ zijn gekleurd met haematoxyline volgens Heidenhain. In tabel 37 worden de resultaten van het onderzoek samengevat.

Uit tabel 37 blijkt, dat het aantal chromosomen van *S.media* bij de onderzochte populaties, die verspreid over Nederland voorkomen, steeds $2n = 18$ is. Ook de ongevleugelde vormen hebben dit aantal. Deze gegevens zijn in overeenstemming met de opgaven in de literatuur.

Voor *S.media* is $2n = 18$ gevonden voor:

WULF (1937) voor Duitsland; NORDENSKIOLD (1942) voor Scandinavië; CASTRO & FONTES (1946) voor Portugal; RODRIQUEZ (1953) voor Portugal; BLACKBURN & MORTON (1957) voor Engeland en Portugal; REESE (1957) voor Noord-Afrika; MONNIER (1955, 1960b) voor Marocco, Algerië, Tunesië, Corsica, Frankrijk, Spanje, Portugal; RATTER (1959, 1964) voor Tunesië, Spanje, Portugal, Frankrijk, België, Engeland.

Tabel 37
Table 37

Species	n	2n	Vindplaats Locality
<i>S.media</i>		18	Zwin, Zeeuws-Vlaanderen
„	9		Spieringschor, N-Beveland
„		18	Ellewoutsdijk, Z-Beveland
„		18	Kwade Hoek, Goeree
„		18	De Grie, Terschelling
„		18	Boschplaat, Terschelling
„ (ongevleugeld)		18	Boschplaat, Terschelling
„ (ongevleugeld)		18	Oosterkwelder, Schiermonnikoog
<i>S.marina</i>		36	Zwin, Zeeuws-Vlaanderen
„	18		Quarlespolder, Walcheren
„	18		Kaloot, Z-Beveland
„	18		Ellewoutsdijk, Z-Beveland
„	18		Veere, Walcheren
„	18		Ossendrecht, N-Brabant
„		36	Kwade Hoek, Goeree
„	18		De Grie, Terschelling
„ (geveleugeld)		36	De Grie, Terschelling
„		36	Oosterkwelder, Schiermonnikoog
„		36	Oostelijk Flevoland

Het aantal chromosomen van *S.media* en *S.marina* in Nederland.

The number of chromosomes of S.media and S.marina in the Netherlands.

Opmerkelijk is de opgave van een tetraploïde vorm van *S.media* $2n = 36$, door BLACKBURN & MORTON (1957) van Engeland. RATTER (1964) heeft herbariumexemplaren van de populatie, waarvan de tellingen gemaakt zijn onderzocht en heeft bevestigd, dat het exemplaren van *S.media* zijn. Verwarring met de gevleugelde vorm van *S.marina* is daarom niet waarschijnlijk. Planten door RATTER gekweekt uit zaden van deze herbariumexemplaren waren diploïd. RATTER (l.c.) suggereert de mogelijkheid dat de telling verricht is aan een geïsoleerde tetraploïde plant of een deel ervan.

Ook de ongevleugelde vorm van *S.media* van Engeland, „*Lepigonum marinum* Wahl. var. *apterum* Marshall”, heeft $2n = 18$ chromosomen, evenals de ongevleugelde vorm voorkomend in Spanje, Portugal en Frankrijk: *S.marginata* ssp. *angustata* (Clav.) Monnier.

Voor *S.marina* is steeds $2n = 36$ gevonden, ook voor de gevleugelde vorm. Dit aantal chromosomen is ook gevonden door: BLACKBURN (1933) voor Engeland; ROHWEDER (1939) voor Duitsland; LÖVE & LÖVE (1942) voor Scandinavië; NORDENSKIOLD (1942) voor

Scandinavië; BLACKBURN & MORTON (1957) voor Engeland en Portugal; REESE (1957) voor Noord-Afrika; MONNIER (1960a) voor Noord-Afrika, Frankrijk, Italië, Spanje, Portugal, Nederland, Denemarken; RATTER (1959, 1964) voor Engeland, Frankrijk, Spanje, Portugal. De gevleugelde vorm van *S.marina* van Oulu (Finland) heeft eveneens $2n = 36$ chromosomen.

Het geslacht *Spergularia* heeft als basisgetal $x = 9$. *S.media* is een diploïde soort en *S.marina* een tetraploïde (RATTER, 1959, 1964). Uit onderzoek van RATTER (1959) en uit eigen onderzoek is gebleken, dat het maken van hybriden door kruising niet mogelijk is. De reproductieve barrière tussen beide soorten is waarschijnlijk voor een belangrijk deel het gevolg van het verschillend chromosoomgetal (SALISBURY, 1958).

HOOFDSTUK VI

BESCHRIJVING VAN S.MEDIA EN S. MARINA EN DETERMINATIETABEL VOOR DE NEDERLANDSE SPERGULARIA-SOORTEN

A. S.MEDIA

Spergularia media (L.) Presl, Fl.Sicul., p. 161 (1826)

Spergularia marginata (DC.) Kittel, Taschenb.Fl.Deutschl. ed. 2, p. 1003 (1844)

Overblijvende planten (reeds in het eerste jaar bloeiend).

Wortel meestal als penwortel ontwikkeld, weinig tot sterk vertakt.

Stengel overblijvend, de meerjarige stengeldelen kort, bruin, houtig, vaak sterk vertakt; de ondergrondse delen, wanneer aanwezig, voorzien van bijwortels. De niet-overblijvende stengels zijn opstijgend tot rechtopstaand, afhankelijk van het milieu, weinig tot sterk vertakt, met de basale zijtakken vaak ontspringend uit zeer dicht op elkaar gelegen knopen. Bloeiende stengels 4-60 cm lang, weinig tot sterk vertakt; vrijwel steeds is de okselknop van 1 van de 2 tegenover elkaar staande bladeren uitgelopen of ontwikkeld tot een rudimentair zijtakje nog omhuld door stipulae of tot een zijtakje met een of enkele bladparen. Stengel alleen in de bloeiwijze met klierharen bezet. Kleur bleekgroen (de bloemen zijn dan geheel wit) tot donkergroen. Soms zijn de basale stengeldelen paars aangelopen.

Bladeren vliezig, lijnvormig, spits of met een stekelpuntje, met een hoofdnerf en 2 zwakker ontwikkelde nerven langs de bladrand, van onderen meestal bol en van boven vlak of zwak bolvormig gewelfd, 0,5-2,5 mm breed en 5-45 mm lang.

Stipulae vliezig, variabel van vorm, meestal ongeveer deltavormig, voor $\frac{1}{3}$ - $\frac{1}{2}$ met elkaar vergroeid, spits aan de top, soms hier iets ingesneden, 2-6 mm lang.

Bloeiwijzen aan het einde van de stengel of aan het einde van een zijtak. Eerste vertakking meestal dichasiaal en de volgende vertakkingen monochasiaal. Soms zijn bij planten op gunstige standplaatsen ook enige van de volgende vertakkingen dichasiaal, terwijl bij planten op minder

gunstige standplaatsen de eerste vertakking soms monochasiaal is. Er worden tot 15 bloemen per samengesteld monochasium gevormd. De bloemen van deze veelbloemige bloeiwijzen zijn vaak naar één zijde gericht.

Bracteae van de eerste bloem zijn ongeveer even groot als of iets kleiner dan het voorgaande bladpaar, maar het volgende paar bractea is plotseling veel korter en bereikt slechts $\frac{1}{3}$ van de lengte van het vorige paar. Vaak zijn de bractea tot één geheel vergroeid met de stipulae, en de stipulae zijn dan soms duidelijk tweetoppig, 2-5 mm lang. **Bloemen** (7-)10-12(-13) mm diameter, bloemen met staminodia 7-10 mm. Bloemsteeltjes 5-20 mm, naar boven toe in de bloeiwijze geleidelijk korter wordend, meestal bezet met klierharen, zelden kaal. Sepalen (2-)4-5(-7) mm lang, meestal aan de buitenzijde met klierharen bezet, zelden kaal, knopligging quincunciaal, sepalen 1 en 2 zonder vliezige rand, sepaal 3 aan één zijde met vliezige rand (de rand die onder sepaal 1 ligt), sepalen 4 en 5 met vliezige rand. Petalen ongeveer even lang als of iets korter dan sepalen, kleur van volkomen wit (de gehele plant is dan bleek groen, komt zelden voor) tot donkerpaars met witte basis (bloem heeft steeds wit hartje). Meeldraden 0-10, meestal 9-10. Soms komen aan een plant enkele bloemen voor waarbij de meeldraden niet volledig ontwikkeld zijn, met staminodia dus. Zelden worden planten gevonden die overwegend kleine bloemen met uitsluitend staminodia voortbrengen; van de episepale meeldraden is de lengte van het filament (1,9-)2,6-3,3(-3,8) mm en de lengte van de anthere (0,7-)0,9-1,3(-1,5) mm; van de epipetale meeldraden is de lengte van het filament (1,4-)2,1-2,7(-2,9) mm en de lengte van de anthere (0,6-)0,8-1,0(-1,3) mm. Bij bloemen waarin staminodia voorkomen kunnen alle overgangen aangetroffen worden van goed uitgegroeide fertiele meeldraden tot zeer kleine staminodia waaraan filament en anthere nog juist te herkennen zijn. De antheren van de episepale krans reiken tot de hoogte van de stempels. Ovarium op korte gynophoor, met 3 stempels. Stempels recht op staande of aan de top omgebogen, in het begin van de bloei met de met papillen bezette zijde naar binnen gekeerd, van de antheren afgewend. Later in de boei naar buiten gekromd.

V r u c h t (3-)4-8(-10) mm lang, even lang tot meer dan 2 maal zo lang als de kelk. Na de bevruchting buigt de opgerichte vruchtsteel naar beneden en dan weer naar boven. In teruggeslagen toestand maakt de vruchtsteel een scherpe hoek met het eronder gelegen internodium.

Z a d e n ongevleugeld tot zeer breedgevleugeld. Ongevleugelde zaden afgerond driehoekig tot ongeveer cirkelrond; afmetingen (0,7-)0,8-0,9 (-1,0) mm x (0,6-)0,7-0,8(-0,9) mm (gemeten volgens resp. a en b, als in fig. 5, pag. 31). Deze zaden zijn over het algemeen kleiner dan de gevleugelde. Alle overgangen tot zeer breedgevleugelde zaden komen voor.

Zeer breedgeveugelde zaden zijn meestal ongeveer cirkelrond, afmetingen zonder vleugel: (0,8-)0,9-1,0(-1,2) mm x (0,6-)0,8-0,9(-1,0) mm, vleugel 0,4-0,5 mm breed. Deze zaden zijn over het algemeen het grootst. Planten met ongevleugelde zaden zijn betrekkelijk zeldzaam, planten met gevleugelde zaden zijn algemeen. Zaadhuid lichtbruin tot zwartbruin, glad tot gekorrelt.

B. S.MARINA

Spergularia marina (L.) Grisebach Spicil.Fl.Rumel. et Bith., p. 213 (1843)

Spergularia salina J. et C. Presl, Fl. Cech., p. 95 (1819)

Eenjarige planten, zelden tweejarig.

Wortel meestal als penwortel ontwikkeld, weinig tot sterk vertakt. Stengel liggend, opstijgend tot rechtopstaand afhankelijk van het milieu, weinig tot sterk vertakt. Bij de overwinterende planten wordt bij de overwinterende basale stengeldelen onder de epidermis kurkachtige weefsel afgezet; wanneer ondergrondse delen aanwezig zijn, dragen deze soms adventiefwortels. De eerste internodia zijn meestal zeer kort. Vrijwel steeds is de okselknop van 1 van de 2 tegenoverstaande bladeren uitgelopen tot een rudimentair zijtakje dat nog wordt omhuld door de eerste stipulae of tot een kort zijtakje met één of enkele bladparen. Stengelorganen kaal, of in bloeiwijze met klierharen bezet. Kleur bleekgroen (bloemen zijn dan geheel wit) tot donkergroen, vaak zijn in het laatste geval de onderste internodia paars aangelopen.

Bladeren vlezig, lijnvormig, spits of met stekelpuntjes, met hoofdnerf en 2 zwakker ontwikkelde zijnerfen langs de rand, van onderen meestal bol en van boven vlak tot zwak bolvormig gewelfd, 0,5-2,5 mm breed en 5-40 mm lang.

Stipulae vliezig, variabel van vorm, meestal ongeveer deltavormig, voor $\frac{1}{3}$ - $\frac{1}{2}$ met elkaar vergroeid, meestal spits aan de top, vaak iets ingesneden, daardoor 2 toppig, 1,5-4,0 mm lang.

Bloeiwijzen aan het einde van de stengel of aan het einde van een zijtak. Eerste vertakking meestal dichasiaal en de volgende vertakkingen monochasiaal. Soms zijn bij planten van gunstige standplaatsen ook enige van de volgende vertakkingen dichasiaal, terwijl bij planten van minder gunstige standplaatsen de eerste vertakking soms monochasiaal is. De bloeiwijzen zijn ijl met lange internodia tot zeer gedrongen met zeer korte internodia. Er worden tot 20 bloemen per samengesteld monochasium gevormd. De bloemen van deze veelbloemige bloeiwijzen zijn vaak naar één zijde gericht. Bloeiwijze is kaal tot vrij dicht met klierharen bezet.

Bracteae 3-25 mm lang, meestal op gewone bladeren gelijkend en geleidelijk korter wordend. Bij de lange samengestelde monochasia is het α -blaadje tot 3 maal zo lang als het β -blaadje; het α -blaadje lijkt op een blad, het β -blaadje heeft echter vaak een vliezige rand en is soms met de stipulae vergroeid.

Bloemen (4-)5-7(-8) mm in diameter. Bloemsteeltjes 4-18 mm; ze worden geleidelijk korter en naar de top van de bloeiwijze toe kaal of met klierharen bezet. Sepalen (2-)3-4(-5) mm, aan de buitenzijde kaal of met klierharen bezet, knopligging quincunciaal, sepalen 1 en 2 zonder vliezige rand, sepaal 3 aan één zijde met vliezige rand (de rand, die onder sepaal 1 ligt) en sepalen 4 en 5 aan beide zijden met vliezige rand. Petalen ongeveer even lang als de sepalen, kleur variërend van volkomen wit (de gehele plant is dan bleekgroen) tot donker paars met witte basis (de bloem heeft steeds een wit hartje). Meeldraden (0-)2-5(-10); van de episepale meeldraden is de lengte van het filament (1,2-)1,5-2,1(-2,4) mm en de lengte van de anthere 0,5-0,8 mm; van de epipetale meeldraden is de lengte van het filament (1,2-)1,4-1,8(-2,1) mm en de lengte van de anthere 0,4-0,6(-0,8) mm. Bij bloemen waarin staminodia voorkomen kunnen alle overgangen gevonden worden van goed uitgegroeide fertiele meeldraden tot zeer kleine staminodia waaraan filament en anthere meestal nog te herkennen zijn. Ovarium op een korte gynophoor, met 3 stempels. Stempels gekruld. Lengte van stijl met stempels (0,5-)0,6-0,8(-0,9) mm.

Vrucht (3-)4-6(-7) mm lang, even lang tot meer dan 2 maal zolang als de kelk. Na de bevruchting maakt de opgerichte vruchtsteel een beweging naar beneden en dan weer een beweging naar boven. In teruggeslagen toestand maakt de vruchtsteel een scherpe hoek met het eronder gelegen internodium.

Zaden ongevleugeld tot zeer breedgevleugeld. Ongevleugelde zaden afgerond driehoekig tot ongeveer cirkelrond; afmetingen (0,5-)0,7-0,8(-0,9) mm x (0,4-)0,5-0,7(-0,8) mm (gemeten volgens resp. a en b fig. 5, pag. 31). Deze zaden zijn kleiner dan de gevleugelde. Er zijn alle overgangen van ongevleugelde tot zeer breedgevleugelde zaden. Deze overgangen zijn echter zeldzaam, de zaden zijn meestal of geheel ongevleugeld of breed tot zeer breedgevleugeld. Zeer breedgevleugelde zaden zijn meestal ongeveer cirkelrond, afmetingen zonder vleugel: (0,6-)0,8-0,9(-1,1) mm x (0,5-)0,6-0,8(-0,9) mm; vleugel 0,3-0,4 mm breed. Deze zaden zijn over het algemeen het grootst. Planten met ongevleugelde zaden, waarbij in een zaaddoos enkele breedgevleugelde zaden kunnen voorkomen, zijn algemeen; planten met uitsluitend breedgevleugelde zaden zijn uiterst zeldzaam. Zaadhuid okerbruin tot donkerbruin, glad tot papilleus.

C. DETERMINATIETABEL VOOR DE NEDERLANDSE SPERGULARIA-SOORTEN

1 Bloemkroon licht tot donker paars-rose met wit hartje of soms geheel wit, bladen vlezig, toegespitst 2
Bloemkroon geheel paars-rose. Bladen althans de bovenste, lijndraad-
vormig met topnaaldje. Meeldraden 10, vaak minder. Zaden alle onge-
vleugeld 0,4-0,6 mm in diam. Eenjarig of tweejarig, soms overblijvend
Mei-herfst. Op bouwland en aan wegen op zandgrond. Alg.

R o d e s c h i j n s p u r r i e *S.rubra* (L.) J. et C. Presl

2 A Diameter der bloemen 9-13 mm, aantal meeldraden (0-)10. Zelden
komen bloemen voor met een diameter van 7-8 mm; deze bloemen heb-
ben uitsluitend, of een groot aantal, niet volledig ontwikkelde meeldra-
den. Het aantal volledig en onvolledig ontwikkelde meeldraden samen
is steeds (9-)10. Stempels schuin omhoogstaand, aan de top vaak iets
naar buiten gebogen; later in de bloeitijd min of meer duidelijk in een
verticaal vlak naar buiten omgebogen. De overgang van gewone steng-
gelbladen naar schutbladen meestal abrupt. Zaden ongevleugeld tot
breedgevleugeld, zonder vleugel (0,6-)0,8-1,0(-1,2) mm in diam. over-
blijvend Juni-herfst. Op zilte terreinen. Alg. (*S.marginata* (DC.) Kittel).

G e r a n d e s c h i j n s p u r r i e *S.media* (L.) C. Presl

In N-Nederland en op een aantal plaatsen in ZW-Nederland (o.m. Oostvoorne,
Goeree en Ouddorp) komen tussen planten, die gevleugelde zaden voortbrengen,
ook planten met ongevleugelde zaden voor.

2 B Diameter der bloemen 4-8 mm, aantal meeldraden (0-)2-5(-10).
Onvolledig ontwikkelde meeldraden komen betrekkelijk weinig voor
(zeer zelden meer dan 2). Stempels duidelijk gekruld, maar niet in een
verticaal vlak. De overgang van gewone stengelbladen naar schutbladen
meestal geleidelijk. Zaden ongevleugeld, zelden breedgevleugeld. (0,5-)
0,6-0,9(-1,1) mm (zonder vleugel). Eenjarig zelden tweejarig. Mei-
herfst. Op zilte terreinen. Alg. (*S.salina* J. et C. Presl, *S.media* Fr.).

Z i l t e s c h i j n s p u r r i e *S.marina* (L.) Grisebach

Op Terschelling (de Grie) zijn tussen planten, die ongevleugelde zaden voort-
brengen (soms komen bij deze planten in één zaaddoos ook enkele breedgevleu-
gelde zaden voor) individuen gevonden met breedgevleugelde zaden.

HOOFDSTUK VII

ALGEMENE DISCUSSIE

Het onderzoek naar de variabiliteit van beide *Spergularia*-soorten heeft aangetoond, dat in Nederland de soorten morfologisch duidelijk te omgrenzen zijn. De oorzaak van de verwarring die in de literatuur bestaat dient gezocht te worden in de onvolledige kennis van de variabiliteit van beide soorten.

LINNAEUS (1762) noemt in de beschrijving die hij van *Arenaria media* (= *S.media*) geeft als kenmerk dat de zaden duidelijk gevleugeld zijn. In zijn beschrijving (LINNAEUS, 1753) van *Arenaria rubra* β *marina* (= *S.marina*) geeft hij aan, dat de zaden ongevleugeld zijn. Latere beschrijvingen van *S.media* door DE CANDOLLE (1804), PRESL (1826) en KITTEL (1844) en van *S.marina* door PRESL (1819) en GRISEBACH (1843) vermelden eveneens dat *S.media* gevleugelde zaden zou hebben en *S.marina* ongevleugelde.

Later werden vormen van *S.media* gevonden met ongevleugelde zaden waardoor bepaalde moeilijkheden zich voordeden. Dergelijke vormen zijn gevonden in Zweden door LOENNROTH en zijn door hem (LOENNROTH, 1854) als een aparte soort beschreven onder de naam *Lepigonum fasciculare* Loennr. Deze soort is later door KRAUSE (in PRAHL 1890) opnieuw beschreven als een variëteit van *Spergularia marginata* Kittel onder de naam *S.marginata* var. *fascicularis* E.H.L. Krause en wordt als zodanig vermeld door ASCHERSON & GRAEBNER (1919) en door CHRISTIANSEN (1953). CHRISTIANSEN (1961) vermeldt haar als *S.marginata* Kittel forma *fascicularis*.

Ongevleugelde vormen van *S.media* zijn ook gevonden door MARSSON (1869) langs de Oostzeekust van Duitsland (Pommeren). Deze auteur heeft hierin aanleiding gezien om *S.media* en *S.marina* te verenigen tot één soort nl. *S.halophila* Marsson. HOLKEMA (1870), die uitvoerig de flora van de Nederlandse Noordzee-eilanden heeft onderzocht volgt MARSSON hierin op grond van het argument dat het al of niet gevleugeld zijn der zaden een te onstandvastig kenmerk is om daarop soorten te onderscheiden. Hij plaatst hierbij de kanttekening dat „de geleerde MARSSON door deze opgave (nl. van *S.halophila*) aan eene groote verwarring een einde gemaakt heeft”. Ongevleugelde vormen van *S.media* zijn van Engeland beschreven door MARSHALL (1901) onder de naam

Lepigonum marinum Wahl. var. *apterum* (zie RATTER, 1959); van Frankrijk door CLAVAUD (1882) onder de naam *Spergularia marginata* Kittel var. *angustata* Clav.; van Engeland, Ierland en Frankrijk door MONNIER en RATTER (in Tutin c.s. 1964) en van de kust van Frankrijk, Spanje, Portugal en Marocco door MONNIER onder de naam *S.marginata* subsp. *angustata* (Clav.) Monnier.

Door vergelijkend onderzoek is komen vast te staan dat *S.marginata* f. *fascicularis* uit NW-Europa en *S.marginata* var. *apterum* uit Engeland taxonomisch identiek zijn met de ongevleugelde vorm van *S.media* van Nederland *).

Eigen onderzoek heeft aangetoond, dat ook de ongevleugelde vorm van *S.media* voorkomend op Skallingen en Römö (Denemarken) geheel overeenstemt met de ongevleugelde vorm uit Nederland.

Identificatie met *S.marginata* subsp. *angustata* uit Zuidwest-Europa aan de hand van herbariummateriaal heeft nog niet plaats gehad, maar gezien de uitvoerige en nauwkeurige beschrijvingen en afbeeldingen (MONNIER, 1962), is ook deze subspecies taxonomisch identiek met de ongevleugelde vorm uit Nederland.

Er kan geconcludeerd worden, dat langs de kusten van West-Europa en langs de kust van Noord-Afrika een ongevleugelde vorm van *S.media* voorkomt, die onder verschillende namen als infraspecifieke eenheid is beschreven. De ongevleugelde vorm heeft in dit verspreidingsgebied $2n = 18$ chromosomen.

Deze vorm wordt evenwel niet door alle auteurs beschouwd als een infraspecifiek taxon van *S.media*. Veel auteurs beschrijven haar als een hybride van *S.media* en *S.marina*: FOCKE (1871), BUCHENAU (1894), ASCHERSON & GRAEBNER (1919), WESTHOFF (1947), ROTHMAHLER (1963), HEGI (1964), terwijl anderen de mogelijkheid van hybridisatie uitspreken zoals LAWALREE (1952) en CLAPHAM c.s. (1962). De beschouwingen omtrent hybridisatie berusten niet op experimenten of op nauwkeurige populatieanalyse, maar op vermoedens. Door kruisings-experimenten kon hybridisatie niet worden aangetoond. Ook aan RATTER (1959) is het niet gelukt beide soorten te kruisen. Het algemeen voorkomen van bastaarden in de natuur op plaatsen waar beide ouder-soorten voorkomen (HEGI, 1964) is dan ook beslist onjuist.

De soort *S.marina* zou gekenmerkt worden door ongevleugelde zaden, LINNAEUS (1753), PRESL (1819) en GRISEBACH (1843). Later onderzoek heeft aan het licht gebracht dat bij *S.marina* ook, zij het in een

*) Medewerking bij deze identificatie is verleend door Dr W. Christiansen (Kiel), die herbarium materiaal van *S.marginata* f. *fascicularis* heeft opgezonden en door Dr J. A. Ratter (Edinburgh), die de ongevleugelde vorm van *S.media* van Terschelling heeft geïdentificeerd met *S.marginata* var. *apterum* en die van deze variëteit een zaadmonster heeft opgezonden. De auteur is Dr Christiansen en Dr Ratter zeer erkentelijk voor hun medewerking.

laag percentage, breedgeveugelde zaden voorkomen. Zo beschrijft FENZL (in LEDEBOUR, 1844) de variëteit *heterosperma* FENZL van *S.marina*. Deze vorm produceert enkele geveugelde zaden bij de in hoofdzaak ongeveugelde zaden. In Europa worden bij *S.marina* algemeen planten aangetroffen, die naast de ongeveugelde zaden een laag percentage geveugelde zaden voortbrengen (Flora Europaea I).

LEBEL (1868) beschrijft van *Spergularia Dillenii* Lebel (= *S.marina*) een vorm γ *australis*. Deze vorm heeft betrekkelijk veel geveugelde zaden. ASCHERSON & GRAEBNER (1919) vermelden, dat bij deze vorm de geveugelde zaden talrijker zijn dan bij de ongeveugelde vormen; er zitten 30-40 van deze zaden in één zaaddoos. De vleugel van deze zaden is „franzig-gezähnt”. Dit laatste kenmerk karakteriseert de zaden als die van *S.marina*. ASCHERSON & GRAEBNER (l.c.) vermelden er niet bij, hoeveel ongeveugelde zaden er bij de geveugelde zaden zitten. De variëteit *australis* wordt opgegeven voor het Mediterrane gebied.

Planten gekweekt uit breedgeveugelde zaden, ontvangen van de Universiteit van Oulu (Finland) onder de naam *S.salina*, bleken te behoren tot *S.marina*. Deze planten hebben in de eerstgevormde zaaddozen uitsluitend breedgeveugelde zaden en komen overeen met exemplaren van *S.marina* met breedgeveugelde zaden van Terschelling; ook wat betreft het aantal chromosomen, dit bedraagt $2n = 36$.

Uit bovenstaande gegevens kan men naar alle waarschijnlijkheid aannemen, dat geveugelde vormen van *S.marina* langs de kusten van West-Europa en het Mediterrane gebied voorkomen. Waarschijnlijk is deze vorm, gezien de schaarse literatuurgegevens zeer zeldzaam, zoals dit ook in Nederland het geval is.

De grote variabiliteit in de mate van geveugeldheid bij het zaad is de hoofdoorzaak geweest van de verwarring, die over de omgrenzing van *S.media* en *S.marina* in de literatuur is ontstaan.

Volgens HEIMANS, HEINSIUS en THIJSSSE (1965) komen er in Nederland drie halophiele *Spergularia*-soorten voor nl. *S.marginata* Kittel (= *S.media*), *S.salina* Presl (= *S.marina*) en *S.media* Fr. Het verschil tussen *S.salina* en *S.media* Fr. zou in de bladeren zitten. Die van *S.salina* zouden biconvex zijn en die van *S.media* Fr. zouden van onderen convex en van boven vlak zijn. Het kenmerk van de mate van welving van boven- en onderzijde van het blad wisselt aan één plant en wordt beïnvloed door de standplaats, zodat het geen diagnostische waarde heeft. De soort *S.media* Fr., zoals die in de flora wordt onderscheiden is identiek met *S.salina* (= *S.marina*). *S.media* Fr. is een synoniem van *S.marina*, zie ook FEEKES (1936) en STERK (1966).

Binnen het populatiecomplex van *S.media* komt een differentiatie voor, waarbij er een correlatie bestaat tussen variatie en milieu. Binnen

de oecologische range van *S.media* worden in de zg. storingsmilieus populaties gevonden met een hoog percentage planten met ongevleugelde kleine zaden. In de populaties van de meer stabiele en minder extreme standplaatsen van *S.media* worden daarentegen geen planten met ongevleugelde kleine zaden aangetroffen; de planten vormen hier grote gevleugelde zaden. Planten, die kleine ongevleugelde zaden produceren, hebben ook kleinere zaaddozen en iets kleinere bloemen dan planten, die gevleugelde grote zaden voortbrengen.

De verschillen in samenstelling tussen de populaties met betrekking tot de gevleugeldheid van het zaad zijn quantitatief van aard. In sommige gebieden draagt de variatie een clinaal karakter. Hierbij moet niet gedacht worden aan een kenmerkengradiënt, die geleidelijk in één richting verloopt. Uit intensieve bemonstering is gebleken, dat het variatiepatroon in een kweldergebied nauwkeurig gecorreleerd is met microgradiënten, die samenhangen met het microreliëf van het landschap. Aangezien het microreliëf van een kwelder- en schorregebied gecompliceerd is, is ook het variatiepatroon van de populaties gecompliceerd.

Het begrip cline geeft bij zijn toepassing moeilijkheden. BÖCHER (1967) is van mening, dat het begrip cline een abstractie is, omdat zuiver geleidelijke kenmerkengradiënten nooit zijn waargenomen, althans niet over grote afstand. Over grote afstand komen wel zg. stepped clines voor.

Omdat de variatie in de mate van gevleugeldheid der zaden erfelijk bepaald is en omdat op overeenkomstige standplaatsen een overeenkomstig variatiepatroon voorkomt, is de differentiatie der populaties waarschijnlijk een oecotypische differentiatie.

Het milieu is dus de belangrijkste factor, die de differentiatie van de populaties bepaalt. De nivellerende invloed van verspreiding van zaden en pollen op de differentiatie is waarschijnlijk niet groot, in ieder geval minder sterk, dan de invloed van natuurlijke selectie.

Bij *S.marina* komt in één gebied in Nederland nl. op de Grie en de Groede één populatie voor, waarin een hoog percentage planten met breedgevleugelde zaden wordt gevonden. Het is met de bestaande gegevens niet mogelijk om uit te maken of het hier oecotypische differentiatie betreft. Alle overige onderzochte populaties bestaan uitsluitend uit planten met ongevleugelde zaden.

Meer dan bij *S.media* zijn bij *S.marina* toevallige factoren (genetic drift; founder-principe) van betekenis bij de totstandkoming van het variatiepatroon. Dit wordt veroorzaakt door een complex van factoren. Allereerst is er de sterk overheersende autogamie, waardoor de populaties voornamelijk uit homozygote biotypen bestaan en er vrijwel geen gene-flow optreedt. Vervolgens liggen de standplaatsen van *S.marina* zeer verspreid en beslaan vaak maar enkele m². De populaties zijn dan

ook meestal klein en van elkaar geïsoleerd; zij zijn tengevolge van het wisselvallige milieu onderworpen aan grote schommelingen in dichtheid en omvang.

Het is opvallend, dat ook bij *S.marina* planten met gevleugelde grote zaden voorkomen naast planten met ongevleugelde kleine zaden. Vermoedelijk heeft dit te maken met het door VAVILOV (1922) geconstateerde verschijnsel bij gekweekte planten n.l. dat bij nauw verwante soorten gelijke series van erfelijke variaties voorkomen. Het staat bekend als „de wet van de homologe series”. Deze homologe variatie heeft volgens VAVILOV (l.c.) haar oorsprong in voorouderlijke genen.

Naast een morfologisch parallellisme bestaat er ook een oecologische overeenkomst. Bij *S.media* komen de ongevleugelde vormen met kleine zaden in storingsmilieus voor en de gevleugelde vormen met grote zaden in meer stabiele milieus. *S.marina* is een soort van storingsmilieus en heeft ongevleugelde zaden. Het is waarschijnlijk, dat een overeenkomstige selectiedruk bij beide soorten de oorzaak is geweest van het ontstaan van planten met ongevleugelde zaden in storingsmilieus. De veronderstelling kan hierbij gemaakt worden, dat ook *S.marina* oorspronkelijk gevleugelde zaden heeft gehad en dat deze soort zich later in haar bestaan geleidelijk uit de meer stabiele milieus teruggetrokken heeft en zich heeft aangepast aan storingsmilieus. Hierbij zou dan de reductie in zaadgrootte en vleugelbreedte opgetreden zijn. Hoe dit ook zij de grote zeldzaamheid van de gevleugelde vorm van *S.marina* wordt waarschijnlijk veroorzaakt door de omstandigheid dat deze vorm in een storingsmilieu uitgeselecteerd wordt, zoals dat ook bij *S.media* gebeurt.

Het zou in dit verband interessant zijn het verband tussen grootte en gevleugeldheid van het zaad en het voorkomen in verschillende milieutypen bij de soorten van het genus *Spergularia* te onderzoeken.

De grote intraspecifieke variatie van beide *Spergularia*-soorten stelt ons voor taxonomische problemen. Allereerst is er het algemene probleem van de intraspecifieke classificatie. Over de categorieën, ondersoort en variëteit, bestaan immers verschillende opvattingen (DAVIS & HEYWOOD, 1963). Deze verschillen van opvatting bemoeilijken de interpretatie van ondersoorten en variëteiten voor de biotaxonomie in hoge mate, te meer daar veel auteurs hun opvatting omtrent ondersoort en variëteit niet duidelijk aangeven.

In de oudere maar ook nog in veel recente literatuur is de beschrijving van een variëteit vaak gebaseerd op enkele exemplaren uit één populatie of uit verschillende populaties. Onbekend is of alle individuen van de populatie de differentiërende kenmerken van de variëteit hebben. Volgens DAVIS & HEYWOOD (l.c.) is dit in de pionierfase van de taxonomie niet te vermijden.

Een opvatting, die door velen aanvaard wordt, is, dat verschillende

ondersoorten en variëteiten van één soort populaties of populatiecomplexen zijn, die gekenmerkt zijn door een regionale resp. lokale allopatrische verspreiding. Het is ook mogelijk, dat ondersoorten of variëteiten sympatrisch zijn, maar in dat geval komen ze voor op verschillende standplaatsen, waarbij ze morfologisch gedifferentieerde oecotypen vormen. Voor deze populaties zou het beginsel van GAUSE (DAVIS & HEYWOOD, 1963) gelden, dat nauw verwante vormen niet in één gebied op één standplaats zullen voorkomen. Deze vormen verschillen immers in oecologische tolerantie en preferentie en dientengevolge zal onder bepaalde levensomstandigheden (een bepaalde selectiedruk) één der vormen de overhand nemen. In één populatie groeien verschillende ondersoorten of variëteiten van één soort dus niet door elkaar. Dit zou gelden met uitzondering van die situaties, waar de verspreiding van ondersoorten en variëteiten elkaar raken of waar hun standplaatsen contact maken. In deze contactgebieden komt hybridisatie en evt. introgressie voor en dientengevolge vaak een grote vormenrijkdom, waarbij veel kenmerkencombinaties worden aangetroffen. Hier kunnen dus planten met kenmerken van verschillende infraspecifieke taxa van één soort door elkaar worden aangetroffen.

De forma daarentegen is een categorie die niet gekenmerkt is door een eigen verspreidingsgebied of oecologische niche. Verschillende formae kunnen in één populatie door elkaar voorkomen (CAMP & GILLY, 1943; DAVIS & HEYWOOD, 1963).

Bij het toenemen van de kennis van de oecologische en geografische variatie van soorten is echter gebleken, dat populaties, die ondersoorten en variëteiten genoemd zijn in veel gevallen niet discontinu van elkaar afgegrensd zijn; zij gaan vaak min of meer continu in elkaar over. Deze infraspecifieke clinale variatie kan gecorreleerd zijn met oecologische gradiënten (ecoclines) of met de geografische verspreiding (topoclines). De clinale variatie kan ook het gevolg zijn van hybridisatie en introgressie tussen naburige ondersoorten of variëteiten (nothoclines; MELVILLE, 1939). Het begrenzen van ondersoorten en variëteiten bij clinale variatie is dan geheel arbitrair en veel onderzoekers zien er bij deze variatie dan ook vanaf om infraspecifieke taxa te beschrijven. Zij volstaan met het beschrijven van de variabiliteit van de lokale populaties (BRADSHAW, 1959).

Ook de infraspecifieke classificatie van *S.media* geeft door de grote vormenrijkdom van de soort moeilijkheden. Eerst zullen de literatuurgegevens worden gezien. De grootste vormenrijkdom van *S.media* komt in Noord-Afrika voor. MONNIER (1962) beschrijft van deze soort in dit gebied 5 ondersoorten en één variëteit; alle met $2n = 18$ chromosomen. Ieder van deze taxa, die voornamelijk op de kenmerken van het zaad worden onderscheiden, heeft een eigen geografische verspreiding.

MONNIER (l.c.) merkt over de zaadkenmerken op: „Un trait important de ces caractères séminaux, c'est que leur variabilité a surtout une amplitude géographique, alors qu'à l'intérieur des populations locales elle apparaît assez limitée”. MONNIER (l.c.) geeft van deze taxa verspreidingskaartjes. Ook *S.marginata* subsp. *angustata* (Clav.) Monnier, die taxonomisch identiek is met de ongeveugelde vorm van *S.media* in Nederland heeft een eigen verspreidingsgebied.

In Flora Europaea I wordt onder *S.media* opgegeven: „Populations of this species with completely unwinged seeds occur in Britain, Ireland, France and probably elsewhere, and have been given varietal status by a number of authors”. Hier worden kennelijk bedoeld *S.marginata* var. *angustata* Clavaud en *Lepigonum marinum* Wahl. var. *apterum* (*Lepigonum marinum* Wahl. = *S.media*). Uit de beschrijving kan gelezen worden dat alle planten van de populaties ongeveugelde zaden hebben. Bij de beschrijvingen van *S.marginata* var. *fascicularis* E.H.L. Krause, de ongeveugelde vorm van *S.media* van N.W. Europa, wordt niet expliciet vermeld of alle planten ongeveugelde zaden hebben. CHRISTIANSEN (1953) spreekt van *S.marginata* var. *fascicularis* in de Neue kritische Flora von Schleswig-Holstein, maar in de Flora der Nordfriesischen Inseln (1961) spreekt CHRISTIANSEN van *S.marginata* forma *fascicularis*. Op de Noord-Friese eilanden komen dus volgens CHRISTIANSEN (l.c.) ongeveugelde vormen tussen de normale geveugelde voor, althans als aan deze auteur de meest gebruikelijke opvatting van de categorie forma wordt toegeschreven.

Uit eigen onderzoek op de Noord-Friese eilanden Skallingen en Römö is gebleken, dat op Skallingen ongeveugelde vormen en geveugelde door elkaar in één populatie voorkomen. Dit geldt ook voor Römö met uitzondering van de populatie van Nörreland bij Lakolk. Hier heeft 99% van de zaaddozen ongeveugelde zaden. In het Deense Waddengebied is evenals in het Nederlandse het voorkomen van ongeveugelde en geveugelde vormen gecorreleerd met het milieu.

Uit de recente literatuur blijkt dus, dat planten van *S.media* met ongeveugelde kleine zaden geclassificeerd zijn als forma, varietas en sub-species.

DAVIS & HEYWOOD (1963) bespreken het geval, dat een taxon in verschillende delen van zijn areaal een verschillende rang inneemt in de formele taxonomische hiërarchie. Zij merken hierover op: „a complication is added by the fact that the same variant may occur as a sporadic form and as a local population. In such cases it is probably advisable to use varietal rank to cover both situations”.

In Nederland komen populaties voor, die uitsluitend uit planten met geveugelde zaden bestaan en populaties waarin planten met geveugelde en planten met ongeveugelde zaden voorkomen. Populaties met uit-

sluitend planten met ongevleugelde zaden zijn niet gevonden. Wanneer populaties van „gevleugelde” planten enerzijds en populaties van „ongevleugelde” planten anderzijds als aparte variëteiten worden beschouwd, dan zou de situatie in Nederland zo kunnen worden geïnterpreteerd, dat met name in het Waddengebied de populaties van *S.media* uit 2 variëteiten bestaan. Vanuit biologisch gezichtspunt bezien is dit echter een onbevredigende oplossing; immers in de populaties van *S.media* in het Waddengebied komt kruisbestuiving voor en genenuitwisseling. Genetisch beschouwd zijn deze populaties eenheden, waarin bepaalde genencombinaties (kenmerkencomplexen) met een bepaalde frequentie voorkomen. Zo bezien is opsplitsen van de populatie in twee componenten (variëteiten) onnatuurlijk. Hierbij komt dat deze variëteiten in één populatie geleidelijk in elkaar overgaan. De complexe, min of meer continue, intraspecifieke variatie van *S.media* kan in Nederland niet op bevredigende wijze worden geclassificeerd met de categorieën ondersoort of variëteit. Mede op grond van praktische overwegingen wordt daarom niet gekozen voor de bovengenoemde oplossing van DAVIS & HEYWOOD en wordt volstaan met het beschrijven van de variabiliteit van de lokale populaties van *S.media* in de verschillende milieutypen.

In dit verband nog enige opmerkingen over het begrip populatie, zoals dat in de inleiding is geformuleerd. Deze definitie is gekozen uit praktische overwegingen. Uitgangspunt is de morfologische begrenzing en de continue variatie. Continue variatie binnen een groep individuen wil niet zeggen, dat de groep een natuurlijke groep is. Dit is bijv. niet het geval bij hybridisatie. In veel gevallen kan door een gedetailleerd populatieonderzoek dit verschijnsel als zodanig herkend worden (ANDERSON, 1953). Moeilijkheden geeft in veel gevallen de begrenzing van lokale populaties in ruimte en tijd. Dit geldt in het bijzonder wanneer de variatie zoals bij *S.media* een clinaal karakter draagt en wanneer er geen duidelijke geografische en oecologische grenzen zijn. Ook de opeenvolging der generaties in de loop der jaren kan ons voor dit probleem stellen. Wanneer wordt er, als er veranderingen in frequentie der kenmerken optreden, van een andere populatie gesproken? Deze problemen laten alleen arbitraire oplossingen toe, die van geval tot geval gekozen dienen te worden.

Zoals uit het onderzoek gebleken is, is het voor het bestuderen van de correlatie van variabiliteit en milieu van doorslaggevende betekenis uit te gaan van een bepaalde concrete standplaats in een bepaald jaar. Het is immers duidelijk geworden, dat de frequentie van bepaalde kenmerken over betrekkelijk korte afstand in het veld in samenhang met het milieu veranderen kan, terwijl ze bovendien in de opeenvolgende jaren kan verschuiven.

Genetische elementen komen in de uitgangsfinitie niet voor, omdat de mate van genenuitwisseling tussen de individuen binnen een lokale populatie eerst na uitvoerig en meestal gecompliceerd onderzoek vastgesteld kan worden. Dit geldt ook voor de mate van genetische isolatie van de lokale populaties binnen het populatiecomplex.

Als infraspecifieke eenheden van *S.media* worden voor Nederland door HOLKEMA (1870) vermeld: een kleinbloemige vorm: *Spergularia halophila* Marss. γ -*media* 1. *micrantha* Marss.; en een grootbloemige vorm: *S.halophila* Marss. γ -*media* 2. *macrantha* Marss. In ons land komen deze vormen door elkaar in één populatie voor: het zijn hoogstens formae. Vermoedelijk wordt met de groep *micrantha* de planten met kleine bloemen bedoeld, die een gereduceerd androecium hebben. Het gereduceerde androecium wordt door HOLKEMA niet vermeld.

Zoals vermeld worden bij *S.marina* naast de algemeen voorkomende vormen, die kleine ongeveugelde zaden produceren met soms enige grote breedgeveugelde zaden in een zaaddoos, vormen aangetroffen die uitsluitend, althans proximaal aan de bloeiwijzen, grote en breedgeveugelde zaden produceren. Deze vorm, die in de literatuur niet eerder is beschreven heeft in Nederland een zeer beperkt verspreidingsgebied op Terschelling en komt daar alleen voor in een bepaalde standplaats. Deze geveugelde vorm wordt steeds tezamen met de ongeveugelde vorm in één populatie aangetroffen. Ze wordt daarom niet als apart infraspecifiek taxon beschreven.

FEEKES (1936) onderscheidt in de drooggevallen Wieringermeerpolder bij *S.salina* Presl (= *S.marina*) twee groepen, door hem „subspecies” genoemd, die hij niet heeft benoemd, en wel:

a. Planten geelgroen, stengels in den regel omhooggekromd; stengels, bladranden, bloemstelen en kelkbladen meer of minder sterk met duidelijke klierharen bezet; kleinere tot grotere witte tot paarse bloemen ssp. no. 1.

b. Planten in den regel donkergroen, stengels liggend tot omhooggekromd; vooral aan de basis vaak sterk paarsrood aangelopen. Plant zonder klierharen. Bloem in den regel donkerpaars ssp. no. 2.

Deze onderscheiding is mede gebaseerd op de waarnemingen van FEEKES op het schor. Op het schor komen de beklierde vormen voor in het *Glycerietum* (= *Puccinellietum maritimae*); de gladde komen op hoger niveau voor en veelal op open plekken in het grasbestand en langs de paden op het schor; dus op zwak zoute, drogere grond. FEEKES zegt, dat deze waarnemingen gering in aantal zijn en niet overal gelden; op slikstrandjes vond hij dat de planten van beide subspecies als pioniers naast elkaar optreden. De belangrijkste onderscheidingskenmerken zijn de beharing en de kleur van de plant en van de bloem. In alle tijden dit onderzoek onderzochte populaties komen zowel onge-

haarde als behaarde planten voor en in vrijwel alle populaties ook individuen met witte, lichtpaarse en met donkerpaarse bloemen. Een koppeling van beharing en kleur van de plant en van de bloem is niet gevonden.

Het is waarschijnlijk dat FEEKES, mede gezien het geringe aantal waarnemingen, enkele zuivere lijnen van *S.marina* heeft beschreven, waarbij de koppeling van de kenmerken beharing en kleur van plant en bloem toevallig is.

Wat betreft het aantal meeldraden per bloem van *S.marina* bestaat er een opvallend verschil tussen de Nederlandse populaties en de populaties van Engeland, die door SALISBURY (1958) onderzocht zijn. SALISBURY heeft 360 bloemen onderzocht van verschillende plaatsen van Engeland. De meeste van deze bloemen hadden 5, 6 en 7 meeldraden. De meeste bloemen van de Nederlandse populaties hebben 2-5 meeldraden. Het aantal bloemen, dat SALISBURY heeft onderzocht is betrekkelijk klein. Daartegenover staat, dat ook CLAPHAM c.s. (1962) opgeven, dat *S.marina* 4-8 meeldraden per bloem heeft. Met enige reserve kan de conclusie luiden, dat de reductie van het androecium bij de planten van de Nederlandse populaties verder is voortgeschreden dan bij die van de Engelse populaties.

Bij 750 bloemen van *S.marina* is een onderzoek ingesteld naar de positie der meeldraden t.o.v. de sepalen. Hieruit is gebleken, dat de reductie van de meeldraden volgens een bepaald patroon in de bloem verloopt. De resultaten van dit morfologisch onderzoek zullen elders worden besproken.

In de buitenlandse literatuur worden van beide soorten een groot aantal infraspecifieke taxa beschreven. Een samenvatting hiervan staat in ASCHERSON & GRAEBNER (1919). Ze berusten op grootte der bloemen, grootte der bloeiwijze, gevleugeldheid van het zaad, sculptuur der zaadhuid, grootte der plant, beharing en levensduur. Dit zijn variabele kenmerken, die in Nederland bij verschillende individuen in dezelfde populaties van *S.marina* gevonden kunnen worden. De infraspecifieke taxa uit de buitenlandse literatuur worden in ons land hoogstens als formae aangetroffen.

Een kenmerk, dat in de taxonomische literatuur van het geslacht *Spergularia* en van de twee onderhavige soorten van veel betekenis is, is de sculptuur der zaadhuid, met name het glad of papilleus zijn der zaden.

KINDBERG (1863) deelt het genus *Lepigonum* (= *Spergularia*) in in twee secties nl.

sectie I. *Leiosperma* Kindb.: zaden glad

sectie II. *Trachysperma* Kindb.: zaden met papillen

Lepigonum marinum Wahl. (= *S.media* (L.) Presl) valt dan in sectie *Leiosperma*, evenals *L.leiospermum* Kindb. (= *S.marina* Grisebach) en *L.medium* Fries (= *S.marina* Grisebach). *L.salinum* (= *S.marina* Grisebach) valt in sectie *Trachysperma*.

Zeer recent is door KOWAL (1966) het genus *Spergularia* opnieuw ingedeeld in twee secties op grond van het glad of het papilleus zijn der zaden nl.

sectie 1. *Tuberculatae* Kowal: zaden papilleus

sectie 2. *Rasiles* Kowal: zaden glad

S.marginata Kittel (= *S.media*) en *S.salina* Presl (= *S.marina*) worden gerekend tot de sectie *Tuberculatae*.

Op grond van de populatiestudies kan geconcludeerd worden dat de variabiliteit van *S.marina* een verdeling van het genus in secties op grond van het glad of papilleus zijn der zaden niet rechtvaardigt. In één populatie worden zowel gladde als papilleuze zaden gevonden. Uit een populatiestudie van MONNIER (1953) is gebleken, dat in Marocco individuen van *S.media* voorkomen, die zowel gladde als papilleuze zaden voortbrengen. De variatie van *S.media* pleit dus evenmin voor de bovengenoemde verdeling. Volgens ROSSBACH (1940) komen ook bij *S.villosa* (Pers.) Camb. en bij *S.diandra* (Guss.) Boiss. zowel gladde als papilleuze zaden voor.

De indeling op grond van de sculptuur der zaadhuid van het geslacht *Spergularia* in twee secties lijkt dan ook niet aanvaardbaar.

De slotconclusies van het onderzoek luiden, dat *S.media* en *S.marina* in ons land morfologisch, cytologisch en ook oecologisch duidelijk te onderscheiden taxa zijn. De soorten zijn reproductief van elkaar geïsoleerd. Beide soorten zijn zeer variabel; bij *S.media* wordt binnen het populatiecomplex oecotypische differentiatie gevonden. De lokale populaties van *S.media* zijn onderling niet reproductief van elkaar geïsoleerd, evenmin als die van *S.marina*.

De verwarring in de taxonomische literatuur is het gevolg van een onvoldoende kennis van de variabiliteit van beide soorten.

SUMMARY

In the Netherlands the distinction of the species *Spergularia media* (L.) C. Presl (Syn.: *S.marginata* (DC.) Kittel) and *Spergularia marina* (L.) Grisebach (Syn.: *S.salina* J. et C. Presl) is not always easy. These taxonomical difficulties gave cause to investigate the variability of these two halophilous species. From a nomenclatorial study it appeared that *S.media* and *S.marina* are the legitimate names (Chapter I).

The variability of both *Spergularia*-species has been studied by means of population samples (Chapter II).

The seeds of *S.media* and *S.marina* vary from unwinged to broadly winged; however, the variation per plant is limited, the plants mostly producing in their proximal capsules either unwinged to rudimentary or narrowly winged, or only broadly winged seeds. These differences in the width of the seed wing are apparently genetically controlled. In general the winged seeds are larger than the unwinged seeds.

The most important diagnostic characters of both *Spergularia*-species are (a) the number of stamens: in *S.media* (0-)10, in *S.marina* (0-)2-5 (-10) and (b) the diameter of the flower: in *S.media* (7-)10-12(-13) mm, in *S.marina* (4-)5-7(-8) mm. Both species show a reduction of the androecium; the total number of stamens and staminodes of *S.media* is always 10, but when staminodes are present the diameter of the flower is smaller; flowers 7-8 mm in diam. always have a considerable number of staminodes. *S.marina* rarely has staminodes: if present there are at most only three of them.

Other diagnostic characters are the length of the bracts and the position of the stigmas.

In Chapter II the variability is correlated with the geographic distribution and the environment. The distribution of *S.media* on the outside of the dikes can be correlated with the salinity of M(ean) H(igh) W(ater). The limit of distribution upstream in the estuaries is found near the transition of Polyhalinicum to Mesohalinicum (see page 72).

S.media is a differential species of the order *Glauceto-Puccinellietalia*. In some respects this species shows an independent behaviour in its relation to the other species of this order. *S.media* occurs in a zonation of vegetation in the *Artemisietum maritimae* and not in the *Puccinellietum maritimae* and vice versa. In sandy regions *S.media* is found in the zonation below *Puccinellia maritima*.

Populations of *S.media* with a high frequency of plants producing un-winged seeds are found in open pioneer vegetation, on sandy soil in an extreme and unstable environment (see photo 2, page 81) or in intensively grazed vegetations (also on clayey soils). Populations of *S.media* composed of plants that produce exclusively winged seeds, are found in closed vegetation on clayey soil in a less extreme and more stable environment (see photo 1, page 81). In the population complex of *S.media* there is apparently an ecotypical differentiation. Populations composed of plants producing exclusively unwinged seeds do not occur in the Netherlands, the pressure of selection probably not being strong enough. On the isle of Römö (Denmark) and according to reports in the literature also elsewhere in Europe and North-Africa there are populations exclusively composed of plants with unwinged seeds.

As the genetically controlled variability of the size of the seeds and the seed wing is largest in relative extreme and unstable environments, the variability decreases when the environment becomes less extreme and more stable. This also happens when the environment becomes very extreme.

When population of extreme and less extreme environments are compared, the population density is higher, and the mean age of the individuals lower, in the first case.

The distribution of *S.marina* on the outside of the dikes can be correlated with the salinity of M(ean) H(igh) W(ater). In the Mesohalini-cum (see page 72) *S. marina* is found on the level of M.H.W., in the Polyhalini-cum and Buhalini-cum *S.marina* occurs at a higher level with regard to M.H.W. Upstream in the estuaries the limit of distribution is found mostly near the transition between Mesohalini-cum and Oligo-halini-cum.

S.marina is a differential species of the alliance *Puccinellio-Spergularion*. The species occurs in the subordinate associations with high presence.

In one locality in the Netherlands, (see photo 3, page 110), namely in the eastern part of Terschelling, a population of *S.marina* is found that for the greater part is composed of plants producing exclusively broadly winged seeds in their proximal capsules.

In general it can be concluded that incidental factors have a considerable influence on the variation pattern in the Netherlands as a result of the small size of the local populations, the scattered habitats and the obligatory autogamy.

As regards dissemination, *S.media* and *S.marina* are polychorous, namely anemochorous, hydrochorous, zoochorous and anthropochorous (Chapter IV). Both *Spergularia*-species show a number of differences in floral structure and floral ecology (see page 124 e.v.). *S.media* is, dependent on the circumstances, allogamous or autogamous; *S.marina*

is almost invariably autogamous, very rarely allogamous. Both species do not hybridise (Chapter IV).

The diploid number of chromosomes of *S.media* is 18 and of *S.marina* 36 (Chapter V).

In Chapter VI a taxonomic description of *S.media* and *S.marina* is given and a key of all the *Spergularia*-species native in the Netherlands.

The final conclusions of the general discussion (Chapter VII) are that *S.media* and *S.marina* are clearly distinguishable on morphological, cytological and also ecological grounds. The species are reproductively isolated. Both species are very variable. In the population complex of *S.media* a great deal of ecotypical differentiation is found. The local populations of *S.media* are not reproductively isolated, and the same applies to the local populations of *S.marina*. As the variation is clinal no infraspecific taxa are described.

VERANTWOORDING

Het onderzoek is tot stand gekomen met hulp van de hieronder genoemde personen en instituten aan wie de auteur zijn grote erkentelijkheid wil betuigen.

Het onderzoek heeft gestaan onder supervisie van Prof. Dr. J. Lanjouw (Instituut voor Bizardere Plantkunde, R.U. Utrecht). Dr. Ir. W. G. Beefink (Delta-Instituut, Yerseke) heeft voorgesteld om de populaties van de halofiele *Spergularia*-soorten in het Deltagebied te onderzoeken en hij is de mentor geweest bij het begin van het onderzoek. De volgende personen hebben in het kader van hun doctoraalstudie biologie assistentie bij het onderzoek verleend: drs. P. Ketner (R.U. Utrecht), mej. drs. J. W. Vogelaar (V.U. Amsterdam), drs. J. H. Ietswaard (V.U. Amsterdam), drs. J. Beelen (V.U. Amsterdam), drs. H. de Vos (V.U. Amsterdam). Mevrouw H. Phillipson-Schaake (V.U. Amsterdam) heeft een belangrijk aandeel gehad bij o.m. het biometrisch onderzoek. De experimenten in de proeftuin zijn verzorgd door de heren M. Fromme (R.U. Utrecht), P. Donk (V.U. Amsterdam) en L. Dijkhuizen (Univ. van Amsterdam). De correctie van de engelse tekst geschiedde door Prof. Dr. A. D. J. Meeuse (Univ. van Amsterdam). De tekeningen en figuren zijn verzorgd door de heer J. Vuyck (Univ. van Amsterdam). De statistische bewerking is van Ir. J. L. Bezem en de heer N. Nieser, biol. cand. (R.U. van Utrecht). Het manuscript is doorgelezen door Prof. Dr. A. D. J. Meeuse en de heer L. F. W. Sterk, theol. cand.

De Nederlandse Organisatie voor Zuiver Wetenschappelijk Onderzoek (Z.W.O. te 's-Gravenhage) heeft alle kosten van het onderzoek in de periode van 1 juli 1961 tot 1 september 1962 gedragen.

Op velerlei wijze is royale medewerking verleend door: het Instituut voor Bizardere Plantkunde van de Rijks Universiteit te Utrecht (Dir. Prof. Dr. J. Lanjouw), het Botanisch Laboratorium Afd. Plantensystematiek van de Vrije Universiteit te Amsterdam (Dir. Prof. Dr. L. Algera, hoofd Dr. M. Vroman), het Delta-Instituut te Yerseke (Dir. Dr. K. F. Vaas), het Rijks Instituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud (R.I.V.O.N.) te Zeist (Dir. Prof. Dr. M. F. Mörzer Bruyns) met name door de Botanische Afdeling van dit Instituut (hoofd Prof. Dr. V. Westhoff) en het Instituut voor Bizardere Plantkunde van de Universiteit van Amsterdam (Dir. Prof. Dr. A. D. J. Meeuse).

LITERATUUR

- ALLIONI, C. 1785. *Flora Pedemontana II*: 114.
- ANDERSON, E. 1941. The technique and use of mass collections in plant taxonomy. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 28: 287-292.
- ANDERSON, E. 1953. Introgressive hybridisation. *Biol. Rev.* 28: 280-307.
- ASCHERSON, P. & GRÆBNER, P. 1919. Synopsis der Mitteleuropaischen Flora V, 1: 827-831, 832-837, 851.
- BAKKER, D. 1951. Oecologie van Klein Hoefblad, *Tussilago farfara* L., en de bestrijding van deze plant in de Noordoost-Polder. Diss. Groningen.
- BEEFTINK, W. G. 1965. De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. Diss. Wageningen.
- BLACK, J. N. 1957. The early vegetative growth of three strains of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) in relation to size of seed. *Aust. J. Agric. Res.* 8: 1-14.
- BLACKBURN, K. B. 1933. Notes on the chromosomes of the duckweeds (*Lemnaceae*) introducing the question of chromosome size. *Proc. Univ. Durham Phil. Soc.* 9: 84-90.
- BLACKBURN, K. B., MORTON, J. K. 1957. The incidence of polyploidy in *Caryophyllaceae* of Britain and of Portugal. *New Phytol.* 56: 344-351.
- BÖCHER, T. W. 1967. Continuous variation and taxonomy. *Taxon* 16(4): 255-258.
- BRADSHAW, A. D. 1959. Population differentiation in *Agrostis tenuis* I. Morphological differentiation. *New Phytol.* 58: 208-227.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1964. *Pflanzensoziologie*. 3e Aufl. Wien.
- BRIQUET, J. 1910. *Prodrome de la Flore Corse I*: 491-492.
- BUCHENAU, F. 1894. *Flora der Nordwestdeutschen Tiefebene*: 206. Leipzig.
- CAMP, W. H. & GILLY, C. L. 1943. The structure and origin of species. *Brittonia* 4, 3: 323-386.
- CASTRO, D., FONTES, F. C. 1946. Primeiro contacto citológico com flora halofila dos salgados de Sacavém. *Broteria (Ser. Ciênc. Nat.)* 15: 38-46.
- CAVERS, P. B. & HARPER, J. L. 1966. Germination polymorphism in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *J. Ecology* 54: 367-382.
- CHAPMAN, V. J. 1960. *Salt marshes and salt deserts of the world*. London.
- CHRISTIANSEN, W. 1953. *Neue kritische Flora von Schleswig-Holstein*: 209-210. Rendsburg.
- CHRISTIANSEN, W. 1961. *Flora der Nordfriesischen Inseln*: 64. Hamburg.
- CLAPHAM, A. R., TUTIN, T. G. & WARBURG, E. F. 1962. *Flora of the British Isles*. Sec. ed.: 260-261. Cambridge.
- CLAUSEN, J. 1967. Biosystematic consequences of ecotypic and chromosomal differentiation. *Taxon* 16(4): 271-279.
- CLAVAUD, M. A. 1881. *Flore de la Gironde*. In *Act. Soc. Linn. de Bordeaux XXXV*: 403.
- DAVIS, P. H. & HEYWOOD, V. H. 1963. *Principles of Angiosperm Taxonomy*. London.
- DE CANDOLLE, A. P. 1804. *Flore de France IV*: 793.

- EGGINK, H. J. 1965. Het estuarium als ontvangend water van grote hoeveelheden afvalstoffen. Staatsdrukkerij 's-Gravenhage: 45-51.
- ELLENBERG, H. 1956. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Stuttgart.
- FEEKES, W. 1936. De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringer-meerpolder, de eerste groote droogmakerij van de Zuiderzee. Ned. Kruidk. Arch. 46: 1-295.
- FOCKE, W. O. 1871. Bot. Zeitung 29: 690.
- FRYXELL, P. A. 1957. Mode of Reproduction of Higher Plants. Bot. Rev. 23, 3: 135-233.
- GREGOR, J. W. 1939. Experimental taxonomy IV. Population differentiation in North American and South American sea plantains allied to *Plantago maritima* L. New Phytol. 38: 293-322.
- GREGOR, J. W. 1946. Ecotypic differentiation. New Phytol. 45: 254-270.
- GREGOR, J. W., DAVEY, V. MCM. & LANG, J. M. S. 1936. Experimental taxonomy I. Experimental garden techniques in relation to the recognition of the small taxonomic units. New Phytol. 35: 323-350.
- GREIG-SMITH, P. 1964. Quantitative Plant Ecology. London.
- GRISEBACH, A. 1843. Spicilegium Florae Rumelicae et Bithynicae I: 213.
- HALL, H. C. van. 1825. Flora van Noord-Nederland I: 350-353. Amsterdam.
- HARPER, J. L. & BENTON, R. A. 1966. The behaviour of seeds in soil II. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. J. Ecol. 54, 1: 151-166.
- HARPER, J. L., CLATWORTHY, J. N., MC NAUGHTON, I. H., SAGAR, G. R. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. Evolution XV, 2: 209-227.
- HEGI, G. 1964. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Band III, 2: 786-789.
- HEIMANS, E., HEINSIUS, H. W. en THUISSE, J. P. 1965. Geïllustreerde Flora van Nederland: 430-431. Amsterdam.
- HEUKELS, H. 1909. De Flora van Nederland. II: 133-134. Leiden.
- HEUKELS, H. en VAN OOSTSTROOM, S. J. 1962. Flora van Nederland: 206. Groningen.
- HOLKEMA, F. 1870. De plantengroei der Nederlandsche Noordzee-eilanden: 38-40. Amsterdam.
- HUXLEY, J. S. 1938. Clines: an auxiliary taxonomic principle. Nature 142: 219-220.
- IVERSEN, J. 1936. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Meddel. Skalling-Lab. 4.
- ISBARY, G. 1936. Das Inselgebiet von Ameland bis Rottumeroog. Arch. Deutsch. Seewarte 56, 3.
- KINDBERG, N. C. 1863. Monographia generis Lepigonorum. Nova Acta Scientiarum Upsaliensis IV: 1-44.
- KITTEL, M. B. 1844. Taschenbuch der Flora Deutschlands. 2. Aufl.: 1003.
- KOLLER, D. 1955. The regulation of germination in seeds, Bull. Res. Council. of Israel. 5 D (1): 85-108.
- KOWAL, T. 1966. Studia systematyczne nad nasionami rodzaju jów *Delia* Dum., *Spergula* L. i *Spergularia* Presl. Monographiae Botanicae XXI: 245-270. Warszawa.
- KUGLER, H. 1955. Einführung in die Blütenökologie. Jena.
- LAWALREE, A. 1952. Flore générale de Belgique I, 1: 374-377. Bruxelles.
- LEDEBOUR, K. F. VON. 1844. Flora Rossica II: 168.
- LEEUWEN, C. G. VAN. 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. Wentia 15: 25-46.
- LINNAEUS, C. 1753. Species Plantarum: 423.

- LINNAEUS, C. 1762. *Species Plantarum* ed. 2: 606.
- LOENNROTH, K. J. 1854. *Observationes criticae plantas suecicas illustrantes* Ups. Diss. Acad. Upsaliae.
- LÖVE, A. AND LÖVE, D. 1942. Chromosome numbers of Scandinavian plant species. *Bot. Notiser*: 18-59.
- MAAREL, E. VAN DER. 1966. Over vegetatiestructuren, — relaties en — systemen in het bijzonder in de duingraslanden van Voorne. Diss. Utrecht.
- MARGALEF, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *Am. Nat.* XCVII, 897: 357-374.
- MARSSON, Th. Fr. 1869. *Flora von Neu-Vorpommern und den Inseln Rügen und Usedom*: 77-78. Leipzig.
- MELVILLE, R. 1939. Contribution to the study of British elms II. *Journ. of Bot.* 77: 138.
- MONNIER, P. 1953. Sur quelques spergulaires du Maroc appartenant au groupe de *Spergula marginata* (DC.) Murb. *Rec. trav. lab. Bot. Geol. Zool. série Bot.* 6: 77-88. Montpellier.
- MONNIER, P. 1955. Introduction à une révision du genre *Spergularia* (Pers.) Presl au Maroc. *Bull. Soc. Sc. nat. et phys. du Maroc* 35: 145-163.
- MONNIER, P. 1960 a. Biosystématique de quelques *Spergularia* méditerranéens. *Compt. rend. l'Ac. Sc.* 250: 4429-4431.
- MONNIER, P. 1960 b. Biosystématique de quelques *Spergularia* méditerranéens. *Compt. rend. l'Ac. Sc.* 251: 117-119.
- MONNIER, P. 1962. Biogéographie et micro-évolution chez *Spergularia marginata* Kittel dans le bassin méditerranéen occidental, Afrique du Nord notamment. *Rev. Cyt. Biol. Vég.* XXV, 3-4: 325-335.
- NORDENSKIÖLD, H. 1942. Geciteerd in LöVE, A. and LÖVE, D. 1942. Chromosome numbers of Scandinavian plant species. *Bot. Notiser*: 18-59.
- ODUM, E. P. 1959. *Fundamentals of ecology* sec. ed. Philadelphia.
- OUDEMANS, C. A. J. A. 1872. *De Flora van Nederland* 1: 427-428. Amsterdam.
- PAX, F. & HOFFMANN, K. 1934. *Caryophyllaceae* in ENGLER-PRANTL. *Nat. Pflanzenfam.* ed. 2. Band 16 C.
- PERSOON, Chr. 1805. *Synopsis plantarum* 1: 504.
- PRAHL, K. VON, R. VON FISCHER BENZON & E. H. L. KRAUSE. 1890. *Kritischen Flora der Provinz Schleswig-Holstein* II, 30.
- PRESL, C. B. 1826. *Flora Sicula*: 161. Prague.
- PRESL, J. S., PRESL, C. B. 1819. *Flora Cechica*: 94-95.
- PRODROMUS FLORAE BATAVAE 1, 1 ed. alt. 1901: 255-260. Nijmegen.
- RATTER, J. A. 1959. A cytogenetic study in *Spergularia*. Diss. Liverpool.
- RATTER, J. A. 1964. Cytogenetic studies in *Spergularia* I. *Notes Royal Bot. Gard.* XXV, 3: 293-302. Edinburgh.
- RATTER, J. A. 1965. Cytogenetic studies in *Spergularia* II. *Notes Royal Bot. Gard.* XXVI, 2: 203-236. Edinburgh.
- REESE, G. 1957. Ueber die Polyploidiespektren in der nordsaharischen Wüstenflora. *Flora* 144: 598-634.
- RIDLEY, H. N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. Kent.
- RODRIQUEZ, J. E. DE M. 1953. Contribução para o conhecimento cariológico das halófitas e psamófitas litorais: 72-4. Diss.
- ROHWEDER, H. 1939. Weitere Beiträge zur Systematik und Phylogenie der Caryophyllaceen. *Beih. Bot. Zbl.* 59: 1-58.
- ROSSBACH, R. P. 1940. *Spergularia* in North and South America. *Rhodora* 42: nos 495-498.
- ROTHMALER, W. 1963. *Exkursionsflora von Deutschland*. Krit. Ergänzungsband Gefäßpfl.: 121. Berlin.

- ROUY, G. & FOUCAUD, J. 1896. Flore de France *III*: 302.
- SALISBURY, E. J. 1942. The reproductive capacity of plants. London.
- SALISBURY, E. J. 1958. *Spergularia salina* and *Spergularia marginata* and their heteromorphic seeds. Kew Bull. *1*: 41-51.
- SEGAL, S. 1961. Dwerggroei bij planten. De Lev. Nat. *64*: 82-87.
- STEBBINS, G. L. 1950. Variation and Evolution in Plants. Columbia.
- STERK, A. A. 1966. Some remarks on the variability of *Spergularia marginata* and *Spergularia salina* in the Netherlands. Proc. Kon. Ned. Ac. Wetensch. *C 69*: 50-57.
- TOORN, J. VAN DER. 1959. De vegetatie van gebied "Paal Q" op Schiermonnikoog. Getypt verslag. Amsterdam V.U.
- TUOMIKOSKI, R. 1942. Untersuchungen über die Untervegetation der Bruchmoore in Ostfinnland. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fennicae Vanamo. *17* (1). 200 pp.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., WEBB, D. A. 1964. Flora Europaea *1*: 155. Cambridge.
- VAILOV, N. I. 1922. The law of homologous series in variation. J. Genetics *12*: 47-89.
- VRIES, V. DE. 1961. Vegetatiestudie op de westpunt van Vlieland. Diss. Amsterdam.
- WESTHOFF, V. 1947. The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Diss. Utrecht.
- WESTHOFF, V. 1958. De Waddenkusten in botanisch opzicht. Natura *55*: 7/8.
- WESTHOFF, V. en BROUWER, G. A. 1951. De natuurwetenschappelijke betekenis van het staatsnatuurmonument de Boschplaat op Terschelling. Amsterdam. C.C. voor Natuur- en Landschapsbescherming.
- WESTHOFF, V. en LEEUWEN, C. G. VAN. 1961. Okologische und systematische Beziehungen zwischen natürlicher und anthropogener Vegetation. Ber. Int. Symp. Stolzenau/Weser: 156-172.
- WHITTAKER, R. H. 1962. Classification of natural communities. Bot. Rev. *28*, *1*: 1-239.
- WULFF, H. D. 1937. Karyologische Untersuchungen an der Halophyten flora Schleswig-Holsteins. Jahrb. Wiss. Bot. *84*: 812-840.

Curriculum vitae

A. A. Sterk werd op 8 maart 1931 te Rotterdam geboren. Na het behalen van het diploma HBS-B te Utrecht en na het vervullen van zijn militaire dienstplicht studeerde hij biologie aan de Rijksuniversiteit te Utrecht van 1953-1961. Als voorbereiding op het doctoraal examen werden onderzoeken uitgevoerd op dierecologisch, bodemkundig, genetisch en plantensystematisch gebied. Het plantensystematisch onderzoek bestond uit een populatieonderzoek van *Spergularia media* en *S.marina* in het Deltagebied. Na het behalen van het doctoraal-examen is het *Spergularia*-onderzoek voortgezet; van 1961-1962 op het Instituut voor Bizondere Plantkunde te Utrecht ten dele ook op het biologisch station „Schellingerland” op Terschelling, van 1962-1965 op het Botanisch Laboratorium Afd. Plantensystematiek van de Vrije Universiteit te Amsterdam en van 1965-1967 op het Instituut voor Bizondere Plantkunde (Hugo de Vries-laboratorium) van de Universiteit van Amsterdam. Aan het laatste Instituut is hij tot op heden als wetenschappelijk medewerker verbonden.

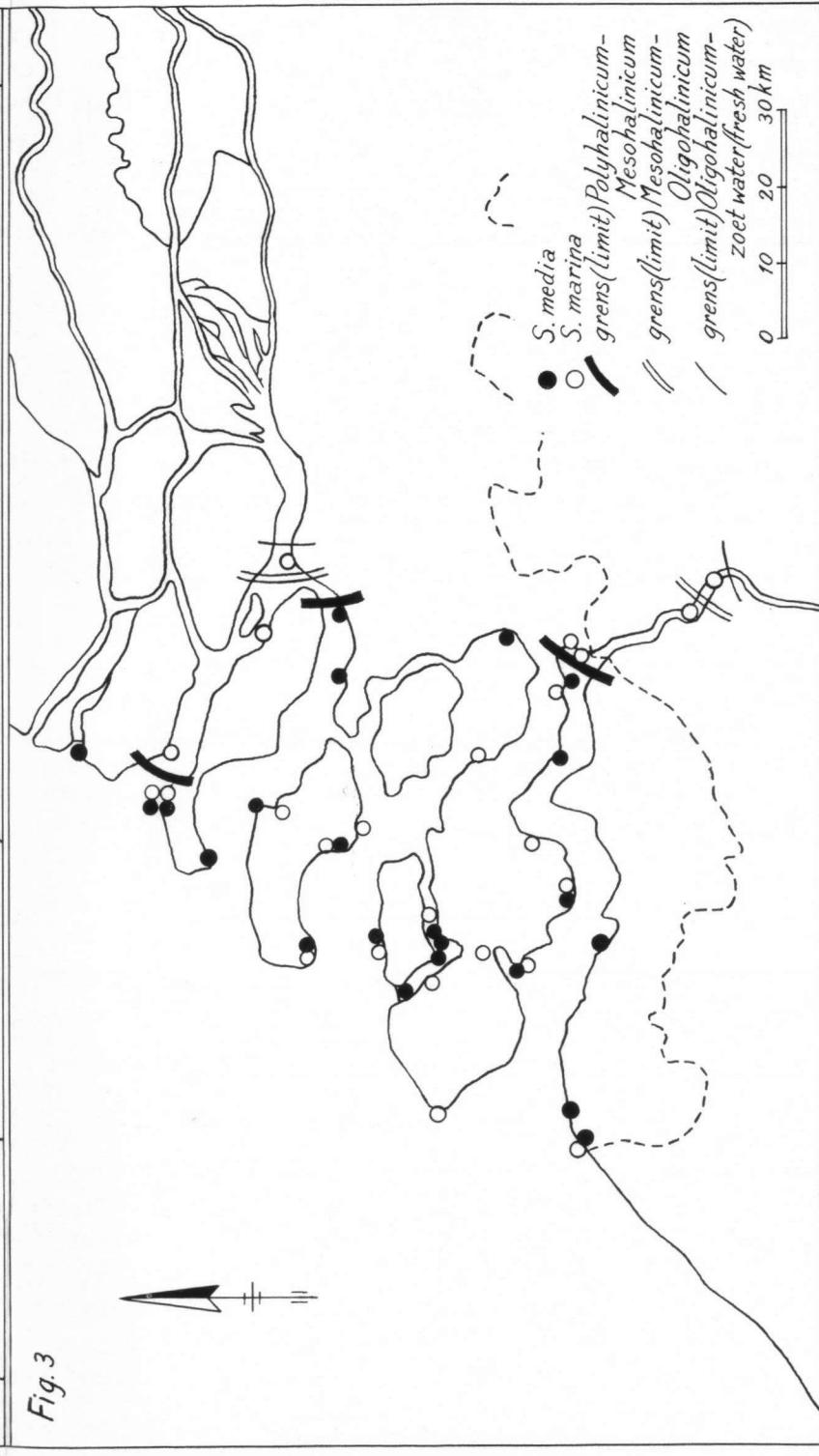
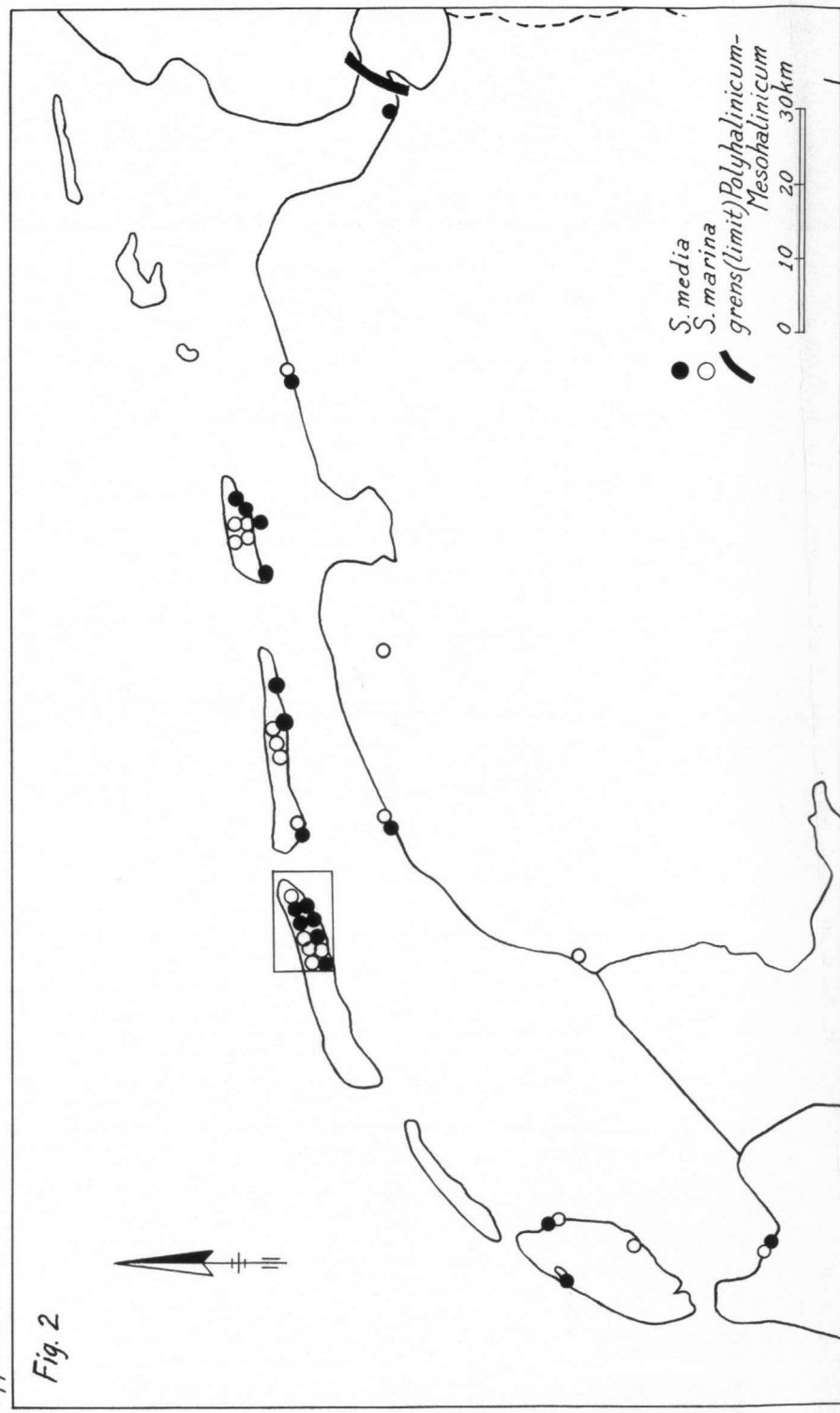


Fig. 2 en 3. Kaart van N-Nederland (fig. 2, boven) en kaart van ZW-Nederland (fig. 3, beneden) met de vindplaatsen der onderzochte populaties. Van het deel van Terschelling binnen de kleine rechthoek (zie fig. 2) is een detailkaart gegeven in fig. 4, bijlage 2. De zoutgrenzen naar BEEFTINK (1965) en EGGINK (1965).

Map of N-Netherlands (fig. 2, above) and map of SW-Netherlands (fig. 3, below) showing the localities of the investigated populations. The part of the island of Terschelling framed in the rectangle (see fig. 2) is shown on a larger scale in fig. 4, appendix 2. The salt limits after BEEFTINK (1965) and EGGINK (1965).

Vindplaats populatie <i>Locality</i>	Populatie type <i>Population type</i>	Ligging terrein <i>Situation</i>	Vegetatie <i>Vegetation</i>	Bodem <i>Soil</i>	Beweidings <i>Grazing</i>
Zwin, Z.-Vl.	1	bu.	<u>veg.m.d.v. <i>S.media</i>, <i>H. portulacoides</i> en <i>Suaeda maritima</i> (bd. 60%) tussen pollen <i>H. portulacoides</i>.</u>	zand	geen ⁶⁾
Verdrongen Zwarte-Polder, Z.-Vl.	1	bu.	<u>veg.m.d.v. <i>S.media</i>, <i>Suaeda maritima</i> en <i>J.gerardii</i> (bed. 85%) — <i>Pucc.mar.</i></u>	8 — 11 cm klei op zand	geen
Savoijaardsplaat, Z.-Vl.	1	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> — <i>Hal.port.</i> — <i>Art.mar.</i> — <i>Atr.Ely.</i></u>	zandh. klei ¹⁾	geen
Kaloot bij Borssele, Z-Bev.	2	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> — <i>Pucc.mar.typ.t.H.p.</i> — <i>Art.mar.</i> — <i>Atr. Ely.</i></u>	klei	schapen ⁶⁾
Inlaag 1887, Ellewoutsdijk, Z Bev.	1	bi.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i></u>	zwart kleih. veen ²⁾	koeien ⁷⁾
Waarde, Z-Bev.	2	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i></u>	klei	koeien
ten W. van Bath, Z-Bev.	1	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> — <u>veg.m.d.v. <i>Festuca rubra</i> en <i>Pucc. maritima</i></u></u>	zandh. klei	geen
ten Z. van Bergen op Zoom	1	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i></u>	zand	geen
Middelplaten, Veerse Meer	2	bi.	<u><i>Pucc.mar.</i> (bd. 70%)</u>	kleih. zand	geen
v.s. vóór W.p., Z-Bev.	1	bi.	<u><i>Pucc.mar.</i></u>	klei	
Spieringschor, N-Bev.	1	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> — <i>Hal.port.</i> — <i>Art.mar.</i> — <i>Atr.Ely.</i></u>	kleih. zand	geen
Onrustpolder, N-Bev.	2	bi.	<u>veg.m.d.v. <i>Pucc. maritima</i> en <i>S.media</i> (bd. 85%)</u>	10 — 13 cm zand op 10 cm klei op veenh. klei ³⁾	geen
Wissekerke, N-Bev.	2	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> — <i>Festuca rubra</i> veg.</u>	zand	geen
Westenschouwse Inlaag, S. en D.	1	bi.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> — <i>Junc.ger.</i> — <i>Festuca rubra</i> veg.</u>	18 — 22 cm zandh. veen op kleih. zand ⁴⁾	koeien
Suzanna Inlaag, S. en D.		bi.	<u><i>Pucc.mar.</i></u>	kleih. zand	koeien en schapen
Zonnemaire, S. en D.	2	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> — <i>Junc.ger.</i> — <i>Atr.Ely.</i></u>	4 — 7 cm zandh. klei op kleih. zand	koeien en schapen
Slikken van de Heene, St.-P.	2	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> — <i>Hal.port.</i> — <i>Art.mar.</i></u>	klei	schapen
ten N. Steenbergse Vliet, N-Brabant	2	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> — <i>Art.mar.</i></u>	zandh. klei	schapen
Springersgors, Ouddorp	3	bu.	<u>veg.m.d.v. <i>S.media</i> (bd. 70%)</u>	zand	geen
Kwade Hoek, Goeree, duinvallei ⁸⁾	3	bu.	<u>veg.m.d.v. <i>S.media</i>, <i>Suaeda maritima</i> en <i>S.marina</i> (bd. 40%)</u>	zand	geen
Kwade Hoek, Goeree, schor ⁹⁾	1	bu.	<u><i>Art.mar.</i></u>	18 — 21 cm zandh. klei op zand	koeien
Groene Strand, Oostvoorne	4	bu.	<u>veg.m.d.v. <i>S.media</i> en <i>Aster tripolium</i> (bd. 30%) — <i>Pucc.mar.</i></u>	kleih. zand	geen

S.media. Oecologische gegevens van de onderzochte populaties van Zuidwest-Nederland. Voor de indeling in populatietypen zie tabel 22 pag. 76. In de onderstreepte vegetatietypen komt *S.media* voor, in de dubbelonderstreepte komt de soort optimaal voor. De zones van één begroeiing zijn verbonden door —. Bodemprofiel van de zone waarin *S.media* optimaal voorkomt is onderzocht tot 30 cm diepte.

Art.mar. = *Artemisietum maritimae*; *Atr.Ely.* = *Atripliceto-Elytrigietum pungentis*; bd. 60% = totale bedekking van de bodem door de vegetatie is 60%, wordt bedekking niet vermeld dan is deze 100%; bi. = binnendijks; bu. = buitendijks; *Hal.port.* = *Halimionetum portulacoidis*; *Junc.ger.* = *Juncetum gerardii*; N-Bev. = Noord-Beveland; *Pucc.mar.* = *Puccinellietum maritimae*; *Pucc.mar.typ.* = *Pucc. mar. typicum*; *Pucc.mar.typ. t.H.p.* = *Pucc.mar.typ. terminale phase met Halimione portulacoides*; S. en D. = Schouwen en Duiveland; St.-P. = Sint-Philipsland; *Spart.towns.* = *Spartinetum townsendii*; veg.m.d.v. = vegetatie met dominantie van; v.s. vóór W.p. = voormalig schor vóór Westerlandpolder; Z-Bev. = Zuid-Beveland.

S.media. Ecological data pertaining to the populations studied in SW-Netherlands. For the classification in population types see Table 22 Page 76. In the underlined vegetation types *S.media* occurs, in the doubly underlined vegetation types the species has its optimum. The zones of one vegetation are connected by a dash (—). The soil profile of the zone in which *S.media* has its optimum was examined to a depth of 30 cm.

bd. 60% = total cover of the soil by vegetation is 60%, if the cover is not recorded it is 100%; bi. = on the landside of the dike; bu. = on the outside of the dike; veg.m.d.v. = vegetation with dominance of; v.s. vóór W.p. = former saltmarsh situated before the Westerlandpolder. 1) sandy clay; 2) black clayey peat; 3) clay on peaty clay; 4) sandy peat on clayey sand; 5) none; 6) sheep; 7) cattle; 8) dune-valley; 9) salt marsh.

Vindplaats populatie <i>Locality</i>	Populatie- type <i>Population type</i>	Ligging terrein <i>Situation</i>	Vegetatie <i>Vegetation</i>	Bodem <i>Soil</i>	Beweidings <i>Grazing</i>
Slufter, Texel	5	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> — <i>Junc.ger.</i></u>	6 — 8 cm kleih. zand op zand ¹⁾	schapen ⁴⁾ , intensief ⁵⁾
Schorren, Texel	3	bu.	<u><i>Hal.port.</i> — veg. van <i>Festuca rubra</i></u>	17 — 21 cm kleih. zand op zand	schapen
De Grie, Ter.	1	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> — <i>Art.mar.</i></u>	20 — 30 cm klei op zand ²⁾	schapen en koeien ⁶⁾
De Groede, Ter.	2	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> — <i>Pucc.mar.t.H.p.</i> — <i>Hal.port.</i> — <i>Art.mar.</i></u>	12 — 14 cm klei op zand	geen ⁷⁾
Bos. paal 23 t. Z.d., Ter.	3	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> — <i>Pucc.mar.typ.t.H.p.</i> — <i>Pucc.mar.typ.t.Pl.L.</i> — <i>Art.mar.</i></u>	12 — 14 cm klei op zand	geen
Bos. paal 25 t. Z.d., Ter.	3	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> — <i>Pucc.mar.typ.t.H.p.</i> — <i>Pucc.mar.typ.t.Pl.L.</i> — <i>Festuca rubra</i> veg.</u>	8 — 10 cm klei op zand	geen
Bos. paal 23 t. N.d., Ter.	3	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i>(80%) — <i>Pucc.mar.typ.t.Pl.L.</i> — <i>Junc.Car.</i> — <i>Festuca rubra</i> veg.</u>	0 — 1 cm klei op zand	geen
Bos. paal 26 t. N.d., Ter.	4	bu.	<u>veg.m.d.v. <i>S.media</i> (bd. 30%) — <i>Pucc.mar.typ.</i> (80%) — <i>Pucc.mar.phol.</i> (90%) — <i>Festuca rubra</i> veg.</u>	0 — 0.5 cm klei op zand	geen
Hollum, Ameland	6	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> (bd. 70%) — <i>Junc.ger.</i> (bd. 90%)</u>	0 — 2 cm klei op zand	schapen, intensief
Nieuwlandsrijd, Ameland	4	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> — <i>Junc.ger.</i></u>	15 — 18 cm klei op zand	schapen, intensief
De Hon, Ameland	4	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> (bd. 70%)</u>	zand	schapen
Westerkwelder, Schier.	3	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i> — <i>Pucc.mar.typ.t.Pl.L.</i> — <i>Junc.ger.</i></u>	17 — 21 cm klei op zand	koeien
O. kw. paal T, Schier.	3	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> — <i>Art.mar.typ.</i></u>	klei	koeien
O. kw. tussen palen R-S, Schier.	4	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> — <i>Art.mar.typ.</i></u>	13 — 15 cm klei op zand	geen
O. kw. paal P, Schier.	4	bu.	<u>veg.m.d.v. <i>S.media</i> en <i>Suaeda maritima</i> (bd. 40%)</u>	zand	geen
Oterdum, ten Z. Delfzijl	3	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i></u>	18 — 20 cm klei op zand	schapen
Warfum, Groningen	3	bu.	<u><i>Pucc.mar.</i></u>	zandh. klei, begreppeld ³⁾	schapen
Nieuw-Biltzijl, Friesland	3	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> (bd. 90%) — <i>Festuca rubra</i> veg.</u>	zandh. klei, begreppeld	schapen
Balgzand, bij Den Helder	2	bu.	<u><i>Pucc.mar.typ.</i> — <i>Festuca rubra</i> veg.</u>	klei	schapen

S.media. Oecologische gegevens van de onderzochte populaties van Noord-Nederland. Voor de indeling in populatietypen zie tabel 22 pag. 76. In de onderstreepte vegetatietypen komt *S.media* voor, in de dubbelonderstreepte komt de soort optimaal voor. De zones van één begroeiing zijn verbonden door —. Bodemprofiel van de zone waarin *S.media* optimaal voorkomt is onderzocht tot 30 cm diepte.

Art.mar. = *Artemisietum maritimae*; bd. 90% = totale bedekking van de bodem door vegetatie is 90%, wordt bedekking niet vermeld, dan is deze 100%; Bos. = Boschplaat; bu. = buitendijks; *Hal.port.* = *Halimionetum portulacoidis*; *Junc.car.* = *Junceto caricetum extensae*; *Junc.ger.* = *Juncetum gerardii*; O.kw. = Oosterkwelder; *Pucc.mar.phol.* = *Puccinellietum maritimae pholiuretosum*; *Pucc.mar.typ.* = *Puccinellietum maritimae typicum*; *Pucc.mar.typ.t.H.p.* = *Pucc.mar.typ. terminale phase met Halimione portulacoides*; *Pucc.mar.typ.t.Pl.L.* = *Pucc.mar.typ. terminale phase met Plantago maritima en Limonium vulgare*; Schier. = Schiermonnikoog; t.N.d. = ten Noorden van de duintjes; t.Z.d. = ten Zuiden van de duintjes; Ter. = Terschelling; veg.m.d.v. = vegetatie met dominantie van.

S.media. Ecological data pertaining to the populations studied in N-Netherlands. For the classification in population types see Table 22 Page 76. In the underlined vegetation types *S.media* occurs, in the doubly underlined vegetation types the species has its optimum. The zones of one vegetation are connected by a dash (—). The soil profile of the zone in which *S.media* has its optimum, was examined to a depth of 30 cm.

bd. 90% = total cover of the soil by vegetation is 90%, if the cover is not recorded it is 100%;
bu. = on the outside of the dike;
t.N.d. = north of the dunes;
t.Z.d. = south of the dunes;
veg.m.d.v. = vegetation with dominance of.
1) clayey sand on sand; 2) clay on sand; 3) with trenches; 4) sheep; 5) intensely; 6) cattle; 7) none.

Vindplaats populatie <i>Locality</i>	Ligging terrein <i>Situation</i>	Vegetatie <i>Vegetation</i>	Bodem <i>Soil</i>	Beweidings <i>Grazing</i>
Zwin, Z.-VI.	bu.	veg.m.d.v. <i>S.marina</i> , <i>Salicornia europaea</i> (bd. 80%) afgegraven plaats ¹⁾	28 — 30 cm zandige klei ⁸⁾	schapen ¹¹⁾
Westkapelle, Walcheren	bu.	veg. van <i>S.marina</i> (bd. 30%)	klei	geen ¹²⁾
Geul Quarlespolder, Walcheren	bi.	<i>Pucc.fasc.</i> (bd. 60%) langs oever van de geul ²⁾	klei	schapen en koeien ¹³⁾
Kaloot bij Borssele, Z-Bev.	bu.	<i>Pucc.dist.atr.</i> aan dijkvoet ³⁾ (bd. 90%)	klei	schapen
Inlaag 1887, Ellewoutsdijk, Z-Bev.	bi.	<i>Pucc.dist.atr.</i> (bd. 70%) in opengetrapt ⁴⁾ <i>Pucc.mar.</i>	venige klei ⁹⁾	koeien
Hoedekenskerke, Z-Bev.	bi.	<i>Pucc.fasc.</i> (bd. 70%) in opengetrapt <i>Junc.ger.</i>	13 — 14 cm humeuze klei op veen ¹⁰⁾	koeien
Rilland-Bath, Z-Bev.	bi.	veg.m.d.v. <i>S.marina</i> en <i>Pucc. maritima</i> (bd. 90%) in opengetrapt <i>Junc.ger.</i>	zandh. klei	koeien en paarden ¹⁴⁾
Woensdrecht, N-Brabant	bi.	veg.m.d.v. <i>S.marina</i> en <i>Pucc. maritima</i> (bd. 30%) oever afwateringsgeul	zandh. klei	schapen
Ossendrecht, N-Brabant	bu.	veg. van <i>S.marina</i> (bd. 10%) afgeplagde plaatsen in veg. van <i>Agrostis stolon.</i>	klei	schapen
St.-Philippe Zeeschelde, België	bu.	veg.m.d.v. <i>S.marina</i> , <i>Agrostis stolon.</i> , <i>Plantago major</i> (bd. 40%) oever Schelde	klei	geen
Ft. Pipe de Tabac, Zeeschelde, België	bu.	<i>Pucc.dist.</i> (bd. 60%) in opengetrapte veg. van <i>Agrostis stolonifera</i>	zandh. klei	koeien
Yerseke, Z-Bev.	bu.	veg. van <i>S.marina</i> (bd. 50%) betreden havenhoofd	klei	geen
Veere, oude dijkdoorbraak, Walcheren	bi.	<i>Pucc.fasc.</i> (bd. 60%) aan rand plas ⁵⁾	zand	geen
Middelplaten, Veerse Meer	bi.	<i>Pucc.fasc.</i> (bd. 50%) aan oever meer	zand	geen
Wissekerke, N-Bev.	bu.	veg. van <i>S.marina</i> , <i>Salicornia europaea</i> , <i>Atriplex littorale</i> (bd. 10%)	zand	geen
Westenschouwse Inlaag, S. en D.	bi.	<i>Pucc.dist.</i> (bd. 30%) in opengetrapt <i>Junc.ger.</i>	kleih. zand	koeien
Suzanna Inlaag, S. en D.	bi.	<i>Pucc.dist.</i> (bd. 80%) langs oever plas	zand	schapen
Zierikzee, S. en D.	bu.	<i>Pucc.dist.</i> (bd. 5%) op zandvlakte langs Oosterschelde	zand	geen
Zonnemaire, S. en D.	bi.	<i>Pucc. dist.junc.</i> (bd. 70%), <i>Pucc.dist.phol.</i> (bd. 80%) op kwelplaats ⁶⁾	zandh. klei	schapen
Kwade Hoek, Goeree, schor ¹⁵⁾	bu.	veg. van <i>S.marina</i> in opengetrapte veg. van <i>Festuca rubr.</i> en <i>Agrostis stolon.</i>	kleih. zand	koeien
Kwade Hoek, Goeree, duinvallei ¹⁶⁾	bu.	veg.m.d.v. <i>S.media</i> , <i>S.marina</i> , <i>Suaeda maritima</i> en <i>Aster tripolium</i> (bd. 40%)	zand	geen
Den Bommel, Goeree en Overflakkee	bu.	<i>Pucc.dist.atr.</i> (bd. 40%) langs pad	zandh. klei	koeien
Quackgors, Hellevoetsluis	bu.	veg. van <i>S.marina</i> in droge plasjes in veg. van <i>Pucc. maritima</i> en <i>Agrostis stolonifera</i>	humeuze zandh. klei	koeien
Willemstad, N-Brabant	bu.	<i>Pucc.dist.junc.</i> (bd. 50%) op betreden plaats	zand	geen
Emmeloord, O-Flevoland	bi.	<i>Pucc.dist.</i> in droge visvijver ⁷⁾	zandh. klei	geen

S.marina. Oecologische gegevens van de onderzochte populaties van Zuidwest- en Midden-Nederland.
Soorten die onderstreept zijn domineren.
Bodemprofiel is onderzocht tot 30 cm diepte.

bd. 80% = totale bedekking van de bodem door de vegetatie is 80%, wordt de bedekking niet vermeld, dan is deze 100%; bi. = binnendijks; bu. = buitendijks; *Junc.ger.* = *Juncetum gerardii*; N-Bev. = Noord-Beveland; *Pucc.dist.* = *Puccinellietum distantis*, *Pucc.dist.atr.* = *Pucc. dist. atriplicetosum*; *Pucc.dist.junc.* = *Pucc. dist. juncetosum*; *Pucc.dist.phol.* = *Pucc. dist. pholiuretosome*; *Pucc.fasc.* = *Puccinellietum fasciculatae*; *Pucc.mar.* = *Puccinellietum maritimae*; S. en D. = Schouwen en Duiveland; veg.m.d.v. = vegetatie met dominantie van; Z.-VI. = Zeeuws-Vlaanderen; Z-Bev. = Zuid-Beveland.

S.marina. Ecological data pertaining to the populations studied in SW-Netherl.
Underlined species are dominating.
The soil profile was examined to a depth of 30 cm.

bd. 80% = total cover of the soil by vegetation is 80%, if the cover is not recorded it is 100%; bi. = on the landside of the dike; bu. = on the outside of the dike; veg.m.d.v. = vegetation with dominance of.
1) excavated place; 2) along bank of creek; 3) at foot of dike; 4) much trodden; 5) along bank of pool; 6) ooze; 7) in dry fish-pond; 8) sandy clay; 9) peaty clay; 10) clay rich in humus on peat; 11) sheep; 12) none; 13) cattle; 14) horses; 15) salt-marsh; 16) dunevalley.

Vindplaats populatie <i>Locality</i>	Ligging terrein <i>Situation</i>	Vegetatie <i>Vegetation</i>	Bodem <i>Soil</i>	Beweidings <i>Grazing</i>
Schorren, Texel	bu.	veg. van <i>S.marina</i> tussen stenen van dijkglooiing ¹⁾	klei	schapen ⁶⁾
Oudeschild, Texel	bi.	veg. van <i>S.marina</i> (bd. 40%) op betreden plaatsen ²⁾ in <i>Pucc. mar.</i>	humeuze zandige klei ⁵⁾	schapen
De Grie, kwelderwal bij Horrekooi, Ter.	bu.	veg. van <i>S.marina</i> en <i>Suaeda maritima</i> (bd. 70%), op kale plaats in <i>Pucc.mar.</i>	zandige klei	geen ⁷⁾
De Grie, ten O. Horrekooi, Ter.	bu.	veg. van <i>S.marina</i> (bd. 50%) in droge plas ³⁾ in veg. van <i>Agrostis stolonifera</i>	12 — 14 cm humeus zand op zand	koeien ⁸⁾
De Grie, tussen Horrekooi en J. W. kooi, Ter.	bu.	veg. van <i>S.marina</i> (bd. 70%) in droge plas in veg. van <i>Agrostis stolonifera</i>	15 — 16 cm humeus zand op zand	koeien
De Groede, Ter.	bu.	veg. van <i>S.marina</i> (bd. 70%) in droge plas in veg. van <i>Agrostis stolonifera</i>	10 — 11 cm humeus zand op zand	koeien en paarden ⁹⁾
Bos. bij paal 27 t.N.d., Ter.	bu.	veg.m.d.v. <i>S.marina</i> en <i>S.media</i> (bd. 50%)	zand	geen
Hollum, Ameland	bu.	veg.m.d.v. <i>S.marina</i> en <i>S.media</i> (bd. 40%) op afgeplagde plaatsen ⁴⁾ in <i>Pucc.mar.</i>	9 — 10 cm humeus zandh. klei op zand	schapen
Nieuwl., Zinkesloot, Ameland	bu.	<i>Pucc.dist.</i> (bd. 40%) op opengetrapte plaatsen ²⁾ in <i>Junc.ger.</i>	4 — 5 cm kleih. zand op zand	paarden
Nieuwl., Kooioerdstuifdijk, Ameland	bu.	veg.m.d.v. <i>S.marina</i> , <i>Juncus bufonius</i> en <i>Agrostis stolonifera</i> (bd. 20%) in droog plasje in veg. v. <i>Agrostis stolon.</i>	9 — 10 cm kleih. humeus zand op zand	schapen
Nieuwl., Oerdersloot, Ameland	bu.	veg.m.d.v. <i>Pucc.maritima</i> , <i>S.marina</i> en <i>Juncus bufonius</i> (bd. 70%) in opengetrapte veg. van <i>Agrostis stolon.</i>	7 — 8 cm kleih. humeus zand op zand	koeien
Strandvlakte bij paal 8, Schier.	bu.	veg. van <i>S.marina</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> en <i>Juncus bufonius</i> (bd. 5%)	zand	geen
Uitloper 3e kreek, Schier.	bu.	oevervegetatie van <i>S.marina</i> , <i>Puccinellia maritima</i> en <i>Juncus bufonius</i> (bd. 20%)	kleih. zand	geen
O.kw. ten O. Herdershut, Schier.	bu.	veg.m.d.v. <i>S.marina</i> , <i>Glaux maritima</i> en <i>Agrostis stolonifera</i> (bd. 40%) in opengetrapte <i>Junc.ger.</i>	14 — 15 cm kleih. zand op zand	koeien
Zuidrand Kobbeduinen, Schier.	bu.	veg. van <i>S.marina</i> (bd. 5-50%) in droge plasjes in <i>Junc.ger.</i>	2 — 3 cm kleih. humeus zand op zand	geen
Warfum, Groningen	bu.	veg. van <i>S.marina</i> (bd. 30%) in opengetrapte <i>Pucc.mar.</i>	kleih. zand	schapen
Klaarkampermeer bij Dokkum	bi.	<i>Pucc.dist.junc.</i> (bd. 90%) en <i>Pucc.dist.</i> (bd. 30%) langs pad in <i>Junc.ger.</i>	kleih. zand	geen
Nieuw-Biltzyl, Friesland	bu.	veg. van <i>S.marina</i> (bd. 60%) op opengetrapte plaatsen in <i>Pucc.mar.</i>	zandh. klei	koeien
Zurich, Friesland	bi.	<i>Pucc.dist.</i> (bd. 60%) op opengetrapte plaatsen in <i>Pucc.mar.</i>	zandh. klei	koeien
Balgzand, N-Holland	bu.	veg.m.d.v. <i>S.marina</i> , <i>Salicornia europaea</i> en <i>Suaeda maritima</i> (bd. 40%)	kleih. zand	geen

S.marina. Oecologische gegevens van de onderzochte populaties van Noord-Nederland. Soorten die onderstreept zijn domineren. Bodemprofiel is onderzocht tot 30 cm diepte.

bd. 40% = totale bedekking van de bodem door de vegetatie is 40%, wordt bedekking niet vermeld, dan is deze 100%; bi. = binnendijks; Bos. = Boschplaat; bu. = buitendijks; *Junc.ger.* = *Juncetum gerardii*; Nieuwl. = Nieuwlandsrijd; O.kw. = Oosterkwelder; *Pucc.dist.* = *Puccinellietum distantis*; *Pucc.dist.junc.* = *Pucc. dist. juncetosum*; *Pucc.mar.* = *Puccinellietum maritimae*; Schier. = Schiermonnikoog; t.N.d. = ten Noorden van de duintjes; Ter. = Terschelling; veg.m.d.v. = vegetatie met dominantie van.

S.marina. Ecological data pertaining to the populations studied in N-Netherlands. Underlined species are dominating. The soil profile was examined to a depth of 30 cm.

bd. 40% = total cover of the soil by vegetation is 40%, if the cover is not recorded it is 100%; bi. = on the landside of the dike; bu. = on the outside of the dike; t.N.d. = north of the dunes; veg.m.d.v. = vegetation with dominance of. 1) between paving-stones of the dike slope; 2) much-trodden; 3) in dry pool; 4) after divoting; 5) sandy clay rich in humus; 6) sheep; 7) none; 8) cattle; 9) horses.