

Voortplanting en zaadverspreiding bij Kleine egelskop (*Sparganium emersum* Rehmman, Sparganiaceae)

Bart (J.A.) Pollux (Department of Biology, Spieth Hall Office 2930, University of California Riverside (UCR), Riverside, CA 92521, USA; e-mail: barthp@ucr.edu)

Voortplanting en zaadverspreiding bij Kleine egelskop (*Sparganium emersum* Rehmman, Sparganiaceae)

Rivieren bieden speciale leefgebieden aan waterplanten vanwege (1) de continue blootstelling aan turbulente stromingen, (2) het unidirectionele karakter van de stromingsrichting en (3) het ééndimensionale, lineaire karakter van riviersystemen. In dit artikel zal nader worden ingegaan op de gevolgen van deze kenmerken voor de voortplanting, en de verspreiding van de eenzadige vruchten, van Kleine egelskop (*Sparganium emersum*) in riviersystemen.

Continue blootstelling aan sterke stroming levert het gevaar dat waterplanten schade oplopen aan hun bladen en wortelstelsels. Waterplanten kunnen zulke schade voorkomen door hun morfologie zodanig aan te passen dat hun hydraulische resistentie verlaagd wordt. Deze morfologische aanpassingen kunnen echter negatieve gevolgen hebben voor hun seksuele voortplanting, en vervolgens voor de genotypische diversiteit binnen hun populaties. In het eerste deel van dit artikel zullen de relaties tussen watersnelheid en de morfologie van de plant, de seksuele *versus* klonale voortplanting en de genotypische diversiteit binnen een populatie in detail worden beschreven voor Kleine egelskop.

De meeste waterplanten worden gekenmerkt door een sessiele levenswijze tijdens hun volwassen stadium en zijn voor hun verspreiding afhankelijk van zaden, vruchten en vegetatieve plantendelen. In het tweede deel van dit artikel zal de verspreiding van zaden en vruchten door verschillende vectoren (water, vissen en watervogels) worden besproken. Hierbij zal de nadruk worden gelegd op hoe de verschillende zaad- en vruchtkenmerken en vectorkenmerken de verspreiding van zaden en vruchten beïnvloeden.

Reproduction and seed dispersal of Unbranched bur-reed (*Sparganium emersum* Rehmman, Sparganiaceae)

Rivers offer special environments to aquatic plants because of (1) the continuous subjection to turbulent flow, (2) the unidirectional nature of the water flow and (3) the one-dimensional, linear arrangement of populations along the river course. Here we will discuss the consequences of these characteristics for the reproductive strategy and dispersal of the 1-seeded fruits of Unbranched bur-reed (*Sparganium emersum*) in river systems.

Subjection to turbulent flow may damage the leaves and root systems of plants. Aquatic plants can avoid such damage by adjusting their morphology in such a way that their hydraulic resistance is reduced. However, these morphological adaptations may have negative consequences for their ability to reproduce sexually, and subsequently for their genotypic diversity within populations. In the first part of this article we will describe the relationships between water velocity and plant morphology, sexual *versus* clonal reproduction, and the genotypic diversity within populations for Unbranched bur-reed (*S. emersum*). Most aquatic plants lead a sessile life style and depend on free-floating diaspores (such as seeds, fruits, and vegetative plant fragments) for their dispersal. In the second part of this article we will discuss dispersal of seeds and fruits by different vectors (water, fish, waterfowl). Here we will particularly focus on how differences in seed and fruit characteristics and vector characteristics affect the dispersal of seeds and fruits.

Een korte inleiding tot Kleine egelskop

Kleine egelskop, *Sparganium emersum* Rehmman (= *S. simplex* Hudson; Sparganiaceae), komt wijd verbreid voor op het Noordelijk Halfrond (Europa, Azië, Noord-Amerika).¹ Hij wordt gevonden langs ondiepe oevers van laaglandrivieren, beken en kanalen die gekenmerkt worden door langzaam stromend en nutriëntrijk water, en een zachte kleiachtige of zanderige bodem.^{2,3} Het diepe wortelstelsel van Kleine egelskop is (vrijwel continu) ondergedoken. De bovengrondse vegetatieve delen zijn, afhankelijk van hun positie ten opzichte van het wateroppervlak, onder te verdelen in drie morfologie-typen: (1) het ondergedoken type, waarbij alle bladen ondergedoken zijn, (2) het drijvende type, waarbij de bladen tot aan het wateroppervlak reiken en op het wateroppervlak drijven maar er niet bovenuit steken,

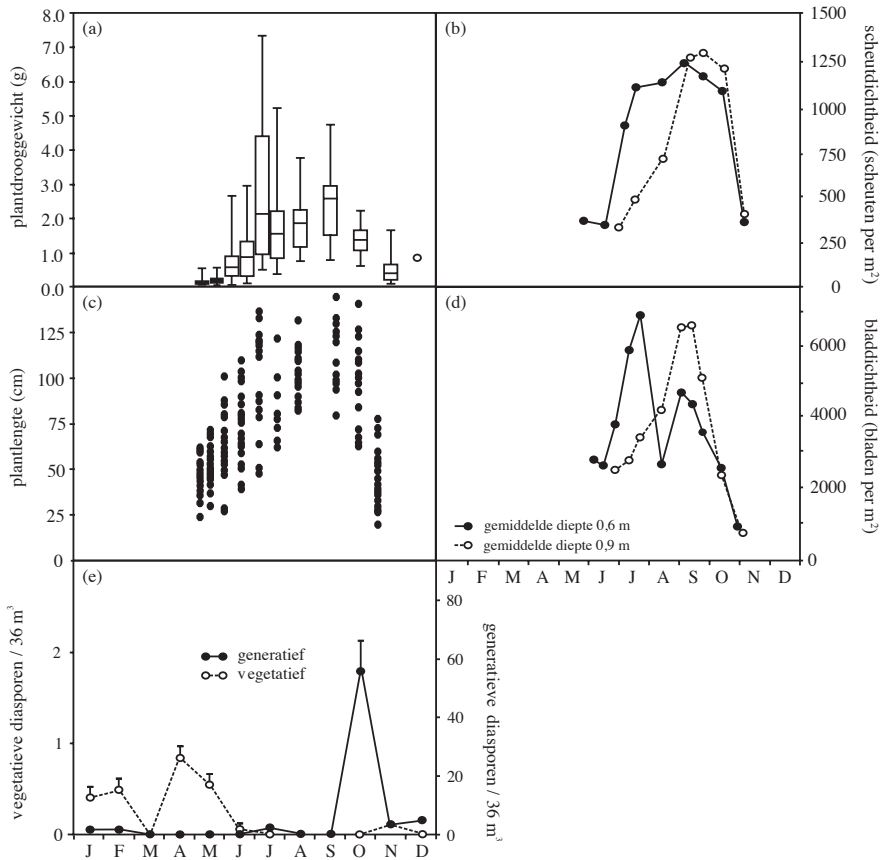


Fig. 1. Seizoensvariatie in bovengrondse plantendelen van Kleine egelskop (*Sparganium emersum* Rehmman): (a) plant drooggewicht, (b) scheutdichtheid, (c) plantlengte, (d) bladdichtheid (a, c: de rivier de Eider, Noordwest-Duitsland; b, d: de rivier de Suså, Denemarken).^{4, 5} (e) Temporale dispersiepatronen van Kleine egelskop (Twentekanaal, Nederland).⁶

en (3) het emergente type, waarbij de bladen boven het wateroppervlak uitsteken. De bloemsteel en de bloemen steken altijd boven het wateroppervlak uit. Kleine egelskop is een eenhuizige soort met zowel mannelijke als vrouwelijke bloemen. Deze zijn temporeel van elkaar gescheiden: de verspreiding van pollen, via wind, vindt plaats voordat de stempels ontvankelijk zijn (protandrie). Kleine egelskop wordt, net als vele andere waterplanten in Nederland, gekenmerkt door een sterke seizoenscyclus. In het voorjaar, wanneer de watertemperatuur boven de 10°C stijgt, ontspruiten de planten vanuit ondergrondse rizomen (gemodificeerde ondergrondse stengeldelen met daarin een opgeslagen energievoorraad in de vorm van zetmeel) en vertonen een snelle toename in biomassa, bladlengte en bladdichtheid (Fig. 1a–d).^{4 5} In de zomer neemt de groei in biomassa, bladlengte en bladdichtheid af (Fig. 1a–d) en investeert de plant zijn energie in seksuele voortplanting (bloemen en zaadproductie). De hieruit voortkomende diasporen van Kleine egelskop zijn eenzadige steenvruchten. In de vroege herfst vallen de rijpe vruchten direct in het water en worden vervolgens via waterstromingen verspreid (Fig. 1e).⁶ In de late herfst, wanneer de watertemperatuur beneden de 10°C zakt, sterven de bovengrondse plantendelen weer af en overwintert de plant wederom als ondergrondse rizomen. Het zaad in de eenzadige vruchten van Kleine egelskop die in de herfst in het water vallen is in rust (dormant) en moet aan een langdurige koude periode worden blootgesteld, minstens enkele maanden gedurende de winter, voordat het in het voorjaar kan kiemen.

In dit artikel zal dieper worden ingegaan op (1) de seksuele en asexuele (klonale) voortplanting van Kleine egelskop en hoe deze wordt beïnvloedt door de omgevingsomstandigheden waarin de plant zich bevindt en (2) de verspreiding van de eenzadige vruchten van Kleine egelskop, waarbij de nadruk zal worden gelegd op de mechanismen en vectoren die hierbij een rol spelen.

Watersnelheid, morfologie van de plant, wijze van voortplanting en genotypische diversiteit

Morfologie. — Waterplanten vertonen een verbazend grote morfologische plasticiteit. Deze morfologie is vaak direct gerelateerd is aan de heersende omgevingsomstandigheden zoals watersnelheid, standdiepte en beschaduwing. In rivieren, bijvoorbeeld, zijn waterplanten continu blootgesteld aan turbulente waterstromingen, waardoor ze het gevaar lopen dat bladen afbreken of dat de bodem rondom het wortelstelsel erodeert en ze met de stroming worden meegevoerd.² Bij hoge watersnelheden kunnen waterplanten hun morfologie echter aanpassen zodat de hydraulische resistentie van de plant wordt vermindert en de kans op schade afneemt. Zo zullen individuen van Kleine egelskop dichter bij elkaar groeien, zodat de planten als groep een compactere vorm krijgen en de hydraulische stress op individuele planten afneemt (Fig. 2b). Daarnaast zal Kleine egelskop het totale oppervlak dat is blootgesteld aan de stroming proberen te verkleinen. Enerzijds kan de plant dit doen door kleinere planten te maken, zoals blijkt uit de afname in plant biomassa bij hogere watersnelheden (Fig. 2c). Anderzijds kan de plant dit bewerkstelligen door de flexibiliteit van bladen te vergroten. Zo zijn de bladen van Kleine egelskop bij lage snelheden

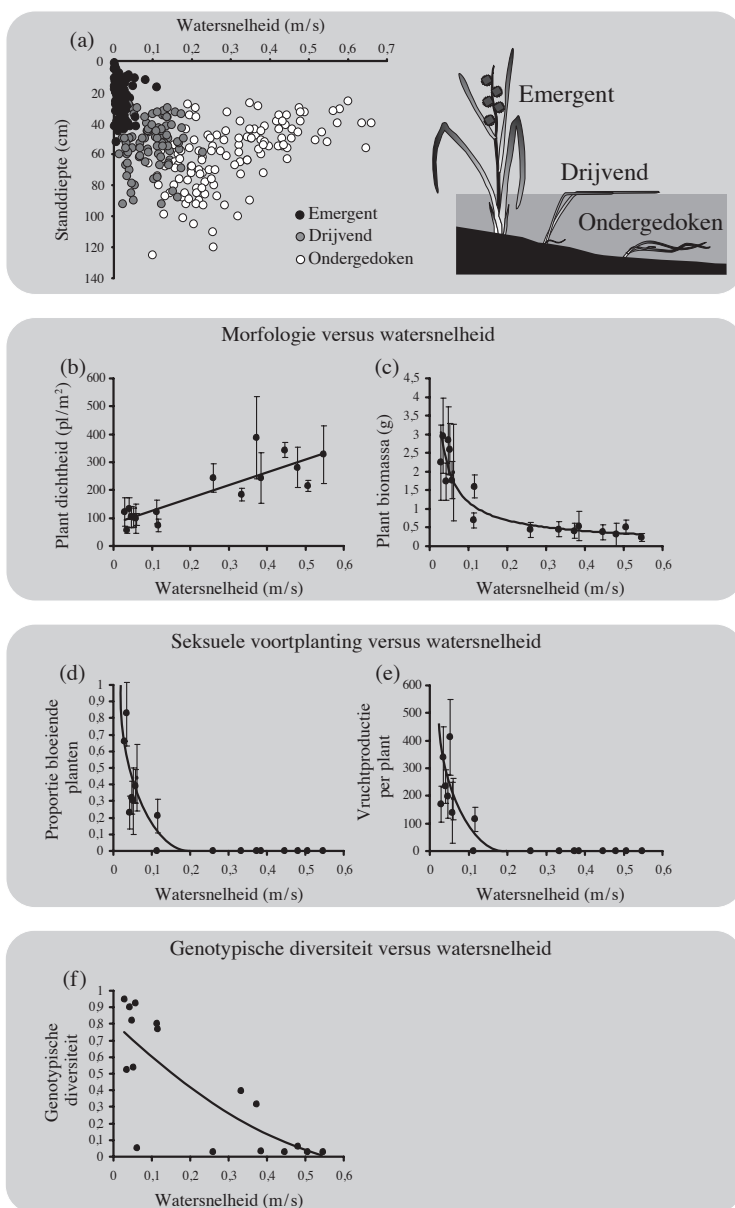


Fig. 2. Schematische weergave van de trapsgewijze effecten van omgevingsomstandigheden (watersnelheid en standdiepte) op plantmorfologie, wijze van voortplanting en genotypische diversiteit binnen populaties bij Kleine egelskop (*Sparganium emersum* Rehmann): **(a)** Het voorkomen van de drie morfologie-typen van Kleine egelskop in relatie tot standdiepte en watersnelheid (gebaseerd op N = 297 planten in de Swalm en de Roer). Waargenomen relaties tussen watersnelheid enerzijds, en respectievelijk: **(b)** plantdichtheid, **(c)** plant biomassa (drooggewicht), **(d)** proportie bloeiende planten, **(e)** vruchtproductie per plant en **(f)** genotypische diversiteit binnen populaties van Kleine egelskop anderzijds (gebaseerd op 17 populaties in de Swalm en de Roer).

zeer dik en stug en steken ze recht omhoog loodrecht op de richting van de stroming (het emergente morfologie-type; Fig. 2a). Bij hoge watersnelheden zullen de bladen echter juist heel dun, smal en flexibel zijn en zullen ze parallel aan de stromingsrichting drijven zodat ze weinig weerstand bieden aan de stroming (het ondergedoken morfologie-type; Fig. 2a).

Seksuele versus klonale voortplanting — Deze morfologische aanpassingen hebben grote gevolgen voor de wijze van voortplanting van een waterplant. Kleine egelskop is afhankelijk van wind voor de verspreiding van zijn pollen en moet, om zich seksueel te kunnen voortplanten, daarom bloemstengels produceren die boven het water uitsteken. Dit betekent, dat alleen individuen van het emergente morfologie-type zich seksueel kunnen voortplanten. Dit morfologie-type komt voornamelijk voor in ondiepe (< 50 cm) en langzaam stromende (< 0.1 m/s) delen van de rivier (Fig. 2a). Alleen onder deze omstandigheden zal Kleine egelskop bloemen en vruchten kunnen produceren (Fig. 2d–e). Kleine egelskop komt wel in dieper water (tot ongeveer 1 m) en bij hogere watersnelheden voor, maar dan alleen in drijvende en ondergedoken vorm (Fig. 2a); planten zullen zich hier alleen klonaal kunnen voortplanten.

Ruimtelijke variatie en genotypische diversiteit — Kortom, ruimtelijke variatie in omgevingsfactoren zal leiden tot ruimtelijke verschillen in de morfologie van individuele planten en vervolgens tot ruimtelijke verschillen in wijze van voortplanting. Deze ruimtelijke variatie kan op een hele kleine schaal worden waargenomen, bijvoorbeeld *binnen* een populatie: Zo zullen planten van Kleine egelskop die bij een ondiepe oever van een rivier in langzaam stromend water groeien zich seksueel kunnen voortplanten, terwijl planten die misschien 2 tot 3 meter verderop in het diepere en sneller stromende deel van de rivier groeien zich alleen klonaal zullen voortplanten. Ook zullen planten die in zeer dichte schaduw leven (bijvoorbeeld onder een brug of in een deel van de rivier die door bomen wordt beschaduwd) zich niet seksueel voortplanten.

De ruimtelijke variatie kan echter ook op een grotere schaal worden waargenomen, bijvoorbeeld *tussen* populaties: Zo is het mogelijk dat de ene populatie in een langzaam stromend deel van de rivier groeit en zich hier seksueel kan voortplanten, terwijl een andere populatie in een snelstromend deel van de rivier voorkomt en zich hier alleen klonaal kan voortplanten. In dat geval zal de wijze van voortplanting (seksueel *versus* klonaal) binnen een populatie grote gevolgen hebben voor de genetische diversiteit van deze populatie. In populaties waar Kleine egelskop zich seksueel kan voortplanten wordt een hoge genotypische diversiteit verwacht, terwijl in populaties waar de soort zich alleen klonaal kan voortplanten een zeer lage diversiteit wordt verwacht. Dit effect zal naar verwachting nog groter zijn wanneer men de populaties van een snelstromende rivier vergelijkt met die van een langzamer stromende rivier.

Zo werden negen populaties van Kleine egelskop uit de langzaamstromende Roer vergeleken met acht populaties uit de snelstromende Swalm. De populaties werden zowel in het Duitse deel als in het Nederlandse deel van beide rivieren bemonsterd. In de Roer werden zowel emergente, drijvende en ondergedoken planten waargenomen en werd seksuele voortplanting waargenomen (zowel bloem- als zaadproductie). In de Swalm daarentegen werden drijvende en voornamelijk ondergedoken planten waargenomen en werd geen seksuele voortplanting waargenomen. In de Roer werd

een hoge genotypische diversiteit aangetroffen binnen de populaties⁷, terwijl in de Swalm een zeer lage diversiteit werd gevonden. Zo bestonden de meeste populaties in de Roer uit verschillende genotypen, terwijl ze in de Swalm uit slechts enkele of zelfs maar 1 genotype bestonden (in andere woorden, de populaties zijn losse, functioneel onafhankelijk levende klonen van elkaar).^{8 9} In Fig. 2f valt te zien dat de genotypische diversiteit binnen een populatie afneemt naarmate de watersnelheid toeneemt. Deze afname reflecteert de verschuiving in de wijze van voortplanting, van seksueel naar klonaal, bij toenemende watersnelheden (Fig. 2).^{8 9}

Verspreiding van waterplanten: diasporen en vectoren

De meeste waterplanten worden gekenmerkt door een sessiele levenswijze tijdens hun volwassen stadium, met uitzondering van enkele vrijdrijvende soorten, zoals de vertegenwoordigers van de Eendenkroos (*Lemna*). De sessiele waterplanten zijn voor hun verspreiding afhankelijk van een aantal specifieke structuren die gericht zijn op verspreiding, te weten: pollen, zaden of vruchten en vegetatieve plantendelen. Deze zogenaamde diasporen kunnen vervolgens via externe vectoren, zoals water, wind, vissen, vogels of zoogdieren, worden verspreid.^{10 11} Water speelt bij vrijwel alle waterplanten een belangrijke rol in de verspreiding van hun zaden, vruchten en vegetatieve plantfragmenten (hydrochorie).¹⁰⁻¹² Zaden en vruchten van veel waterplanten kunnen daarnaast ook door dieren worden verspreid (zoöchorie). Verspreiding van zaden en vruchten via wind (anemochorie) daarentegen, speelt bij de meeste waterplanten nauwelijks een rol. Een mogelijke reden hiervoor is, dat zaden en vruchten bij windverspreiding een groot risico zouden lopen om op het

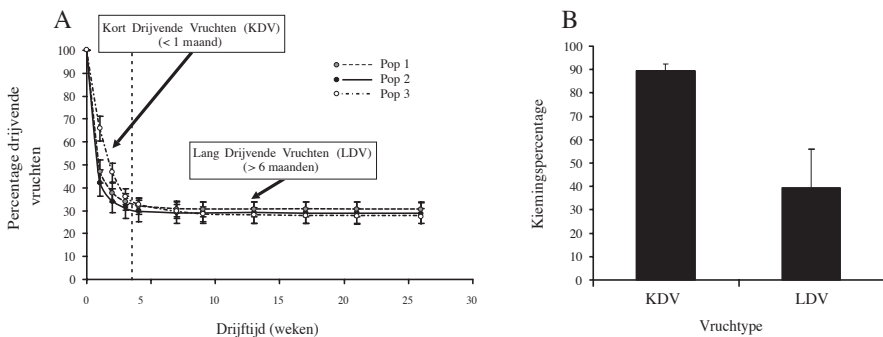


Fig. 3. Intraspecifieke variatie in drijfvermogen en kiemingspercentage bij Kleine egelskop (*Sparganium emersum* Rehmman): (a) Drijfvermogen van eenzadige vruchten van Kleine egelskop gemeten over een periode van 26 weken (N = 3 populaties). Iedere lijn geeft het gemiddelde (\pm SE) percentage drijvende eenzadige vruchten weer van één populatie in de Roer (gebaseerd op N = 25 planten per populatie en 100 vruchten per plant). (b) Het gemiddelde kiemingspercentage (\pm SE) van kort drijvende (KDV: <4 weken) en lang drijvende eenzadige vruchten (LDV: >26 weken).

land terecht te komen en zich vervolgens niet zouden kunnen vestigen.^{13 14} Pollen worden voornamelijk via wind (anemofilie) of door insecten (entomofilie) verspreid. Opmerkelijk genoeg speelt verspreiding van pollen via water (hydrofilie) bij de meeste waterplanten geen rol, met uitzondering van enkele mariene soorten.¹³⁻¹⁵ Hieronder zal dieper worden ingegaan op de verspreiding van eenzadige vruchten van Kleine egelskop, waarbij de nadruk zal worden gelegd op de mechanismen en vectoren die hierbij een rol spelen alsmede hun gevolgen voor de richting en afstand van verspreiding.

Verspreiding van zaden en vruchten via water

Zaden en vruchten afkomstig van één en dezelfde moederplant kunnen zowel in morfologie als in 'gedrag' sterk van elkaar verschillen. Dit verschijnsel wordt 'zaad-heteromorfologie' genoemd.¹⁶ Eenzadige vruchten van Kleine egelskop vertonen een opmerkelijk verschil in drijfvermogen (gedrag). Drijfexperimenten laten zien dat iedere plant twee typen vruchten maakt: (1) kort drijvende vruchten, die binnen 3-4 weken zinken (gemiddeld 70% van alle vruchten in een populatie); en (2) lang drijvende vruchten, die minstens 6 maanden blijven drijven (ongeveer 30% van alle vruchten). Deze grens van 3-4 weken werd in iedere individuele plant aangetroffen en was opmerkelijk scherp (Fig. 3a). Kiemingsexperimenten die na afloop van de drijfexperimenten werden uitgevoerd, laten zien dat er ook een verschil is in het kiemingspercentage tussen kort drijvende en lang drijvende vruchten, waarbij de kort drijvende vruchten een significant hoger kiemingspercentage hebben (Fig. 3b). Deze drijf- en kiemingsexperimenten suggereren dat er een *trade-off* bestaat tussen de verspreiding van vruchten enerzijds en de vestiging van vruchten anderzijds: lang drijvende vruchten kunnen over zeer grote afstanden worden verspreid, maar hebben vervolgens een kleinere kans om te kiemen, terwijl kort drijvende vruchten over kortere afstanden zullen worden verspreid, maar hebben vervolgens wel een grotere kans om zich te vestigen.

Veldwaarnemingen suggereren bovendien dat het verschil in potentiële verspreidingsafstand tussen lang en kort drijvende vruchten in het veld nog groter is dan op basis van de experimenten kan worden verwacht. Vruchten van Kleine egelskop vallen, zodra ze in september of oktober rijp zijn, in het water. Een groot deel van de vruchten zal echter niet meteen wegdrijven, maar zal tussen de dichte vegetatie blijven hangen. Nadat de vruchten van de plant zijn gevallen zullen de bovengrondse delen van de plant geleidelijk afsterven; na ongeveer één tot twee maanden zijn de bovengrondse plantdelen geheel verdwenen. Dit betekent dat het merendeel van de kort drijvende vruchten (<3-4 weken) mogelijk helemaal niet wordt verspreid, maar in de omgeving van de eigen populatie zinkt voordat ze weg kunnen drijven. Deze vruchten zullen daarom voornamelijk bijdragen aan het instandhouden van de lokale populatie. De lang drijvende vruchten daarentegen zullen, zodra de bovengrondse plantdelen verdwenen zijn, via waterstromingen verspreid kunnen worden. Deze vruchten zullen daarom bijdragen aan het koloniseren van nieuwe geschikte plekken langs de rivier (kolonisatie) en het uitwisselen van genetische informatie tussen populaties (*gene flow*).⁸

Verspreiding van zaden en vruchten via dieren

Het belang van verspreiding van zaden en vruchten door dieren voor waterplanten wordt al sinds lange tijd erkend. Verspreiding van zaden en vruchten door dieren (zoals vissen, watervogels, ratten, otters, bevers, etc.) kan in principe op twee manieren plaatsvinden: enerzijds kunnen zaden en vruchten, maar ook bladfragmenten, aan de vacht, veren of poten van dieren blijven hangen en op deze wijze vervolgens naar andere locaties worden getransporteerd (extern transport, ofwel ecto-zoöchorie genoemd). Anderzijds kunnen deze dieren de zaden of vruchten opeten, deze vervolgens naar een andere locatie transporteren, en ze aldaar weer uitscheiden (intern transport, ofwel endo-zoöchorie).^{10 11}

Complexe interacties – De kans dat een zaad of vrucht *intern* door een dier wordt verspreid (endozoöchorie) hangt af van een complex van interacties, in Fig. 4 weergegeven door drie niveau's. Plantkenmerken (met name kenmerken van het zaad of de vrucht, zoals grootte, morfologie, kleur, en de aanwezigheid van vruchtvlees) en dierkenmerken (voedsel voorkeur, verteringscapaciteit; Fig. 4) kunnen een invloed uitoefenen op de kans dat een zaad of vrucht wordt opgegeten, de tijdsduur dat het in het maagdarmsstelsel verblijft, de kans dat het een reis door het maagdarmsstelsel van een dier overleeft, en de kans dat het vervolgens nog kiemingskrachtig is (Fig. 4). Deze factoren kunnen op hun beurt weer een invloed uitoefenen op de verspreidingskans, verspreidingsafstand en vestigingskans van een zaad of vrucht (Fig. 4). Zulke interacties kunnen het best worden onderzocht met behulp van maaganalyses en voederexperimenten.¹⁷ Hieronder wordt kort ingegaan op de bovengenoemde interacties tussen enerzijds Kleine egelskop en Pijlkruid (*Sagittaria sagittifolia*), en anderzijds Karper (*Cyprinus carpio*), Wilde eend (*Anas platyrhynchos*) en Wintertaling (*A. crecca*).

Consumptie in het veld – Veel vissen en watervogels eten zaden en vruchten van waterplanten. Ze eten ze direct van de waterplant of zoeken actief naar zaden en vruchten in de waterlaag tussen de waterplanten (obligate en opportunistische granivoren). Maaganalyses laten zien dat watervogels vaak enkele honderden tot duizenden zaden en vruchten in hun maagdarmsstelsel kunnen hebben. Veel watervogels, en verreweg de meeste vissoorten, zijn echter geen strikte zaadeters. Niettemin kunnen deze dieren toch 'per ongeluk' zaden of vruchten binnenkrijgen, bijvoorbeeld wanneer ze van de planten zelf aan het eten zijn of terwijl ze in de detrituslaag op de bodem aan het wroeten zijn op zoek naar ongewervelde dieren.^{18 19} Aangenomen wordt dat deze 'niet-opzettelijke zaadopname' toch een belangrijke bijdrage levert aan de verspreiding van waterplanten in gematigde zones, omdat (1) de meeste waterplanten in gematigde zones (harde) droge vruchten produceren met weinig eetbaar materiaal (*Myosotis*, *Potamogeton*, *Ruppia*, *Sagittaria*, *Scirpus*, *Sparganium*, *Zannichellia*, etc.) en hierdoor vaak niet actief door dieren worden gezocht en gegeten, en (2) zaden en vruchten een grotere kans hebben om het maagdarmsstelsel van niet-granivoren te overleven, omdat het maagdarmsstelsel van deze dieren niet of in mindere mate in staat is om de vaak moeilijk verteerbare zaden en vruchten te verteren.^{17 19} Hoewel het aantal zaden en vruchten dat in het maagdarmsstelsel van zulke 'niet-opzettelijke zaadeters' vissen en watervogels wordt aangetroffen vaak laag is (variërend van één of enkele tot af en toe tientallen tot honderden zaden en vruchten^{17 20 21}) wordt

desalniettemin aangenomen dat, in gebieden waar zulke dieren in hoge concentraties voorkomen, deze gezamenlijk toch een belangrijke bijdrage kunnen leveren aan de verspreiding van waterplanten.²²

Effect van grootte van zaden en vruchten binnen plantensoorten – Binnen een plantensoort is vaak een grote variatie in grootte van zaden en vruchten aanwezig. Zo varieert het gewicht van de eenzadige vruchten van Kleine egelskop van 2,0 tot 35,8 mg (gebaseerd op >6500 vruchten afkomstig van 75 planten in de Roer). Onderzoek wijst uit dat kleine eenzadige vruchten van Kleine egelskop een grotere

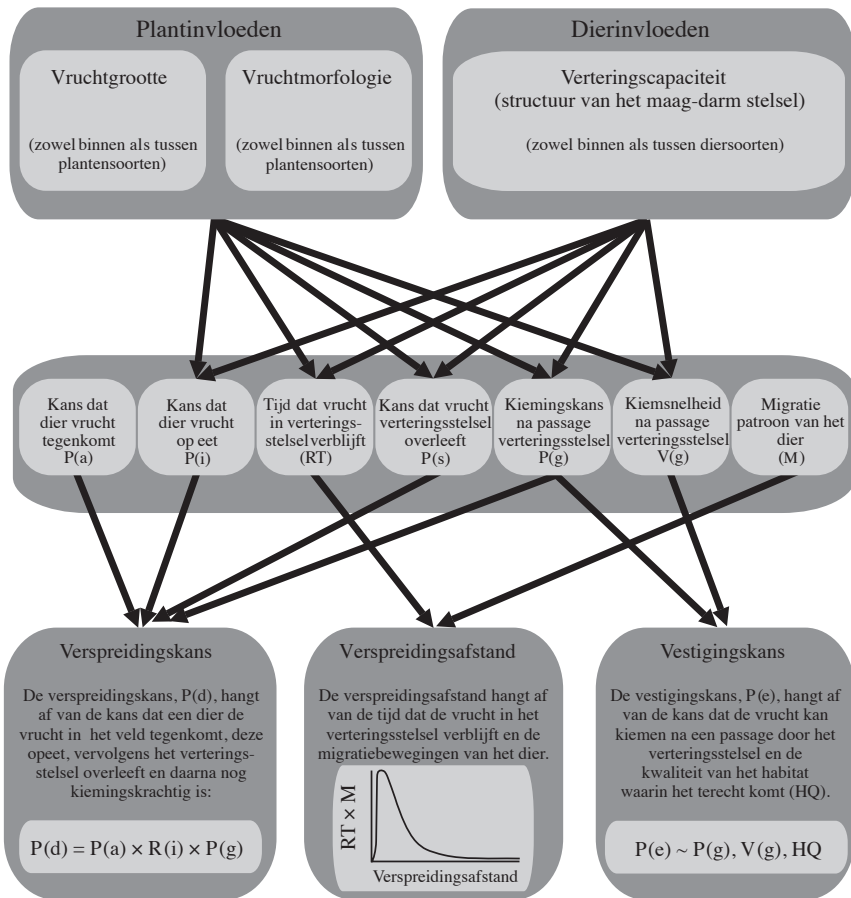


Fig. 4. Schematische weergave van de trapsgewijze invloeden van: (1) plant- en dierkenmerken, op (2) de waarschijnlijkheid dat zaden en eenzadige vruchten worden opgegeten, de snelheid waarmee ze door het maag-darmstelsel vervoerd worden, de kans dat ze een reis door het maag-darmstelsel overleven, en vervolgens de kiemingsnelheid en het kiemingspercentage, op uiteindelijk (3) de waarschijnlijkheid van verspreiding, de afstand van verspreiding en waarschijnlijkheid van vestiging. Zulke interacties kunnen het best worden onderzocht met behulp van gecontroleerde voederexperimenten.^{17 22}

kans hebben om door vissen te worden gegeten dan grotere vruchten (Fig. 5a). Daar staat echter tegenover dat grotere vruchten een grotere kans hebben om een reis door het maagdarmsstelsel te overleven (Fig. 5b), waarschijnlijk omdat grotere vruchten een dikkere vruchtwand hebben. Onderzoek wijst echter uit dat de grootte van zaden en vruchten noch invloed uitoefent op de tijdsduur dat deze in het maagdarmsstelsel

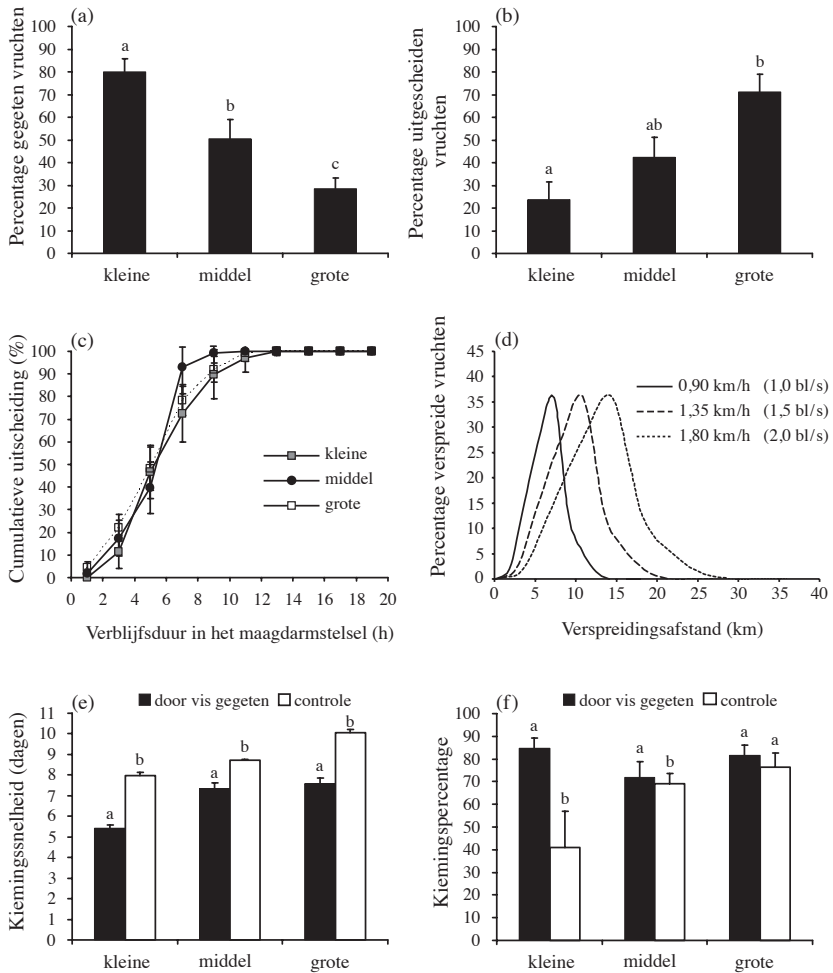


Fig. 5. Effecten van intraspecifieke variatie in grootte van de eenzadige vruchten bij Kleine egel-skop (*Sparganium emersum* Rehmman) op de verspreiding van de vruchten door Karper (*Cyprinus carpio* L., 1758). Effect van vruchtgrootte op: (a) de kans dat vruchten worden opgegeten, (b) de kans dat het zaad in de vruchten een reis door het maagdarmsstelsel overleeft, (c) de verblijfsduur in het maagdarmsstelsel, (d) de verwachte verspreidingsafstand (bij drie verschillende zwemsnelheden van Karper), (e) de kiemingssnelheid na een verblijf in het maagdarmsstelsel en (f) het kiemingspercentage na een verblijf in het maagdarmsstelsel (e & f: in vergelijking tot niet-gegeten controle vruchten, zie witte balken).²³

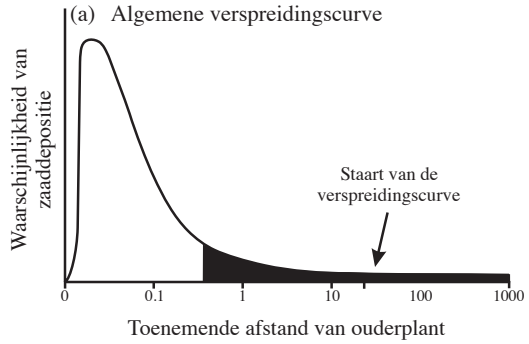
van vissen verblijven (Fig. 5c), noch op de kiemingskans of kiemingssnelheid van de zaden na een verblijf in het maagdarmstelsel (Fig. 5e & f). Opmerkelijk genoeg kan op basis van deze resultaten worden geconcludeerd, dat er geen verschillen in de kans van verspreiding, de verspreidingsafstand of vestigingskans verwacht mogen worden tussen eenzadige vruchten van Kleine egelskop van verschillende grootte indien deze verspreid worden door vissen.²³

Effect van morfologie van zaden en vruchten tussen plantensoorten — Er zijn vaak opmerkelijke verschillen in zaad- en vruchtkenmerk (denk hierbij aan grootte, gewicht, structuur, morfologie, hardheid, kleur en geur) tussen verschillende plantensoorten. Zo hebben de conisch gevormde eenzadige vruchten van Kleine egelskop een zeer harde endocarp en een stevige, sponzige exocarp, terwijl de schijfvormige eenzadige vruchten (nootjes) van Pijlkruid een zacht, dun, vliezige endocarp en een vlezige exocarp hebben. Uit onderzoek is gebleken, dat de zachtere vruchten van Pijlkruid een grotere kans hebben om door vissen en watervogels te worden gegeten. De harde vruchten van Kleine egelskop hebben echter een grotere kans om een reis door het maagdarm stelsel te overleven. Verder blijkt dat een reis door het maagdarmstelsel een negatieve invloed uitoefent op de kiemingskans en kiemingssnelheid van Pijlkruid en een positieve invloed op die van Kleine egelskop. Over het geheel genomen kan worden geconcludeerd dat vruchten van Kleine egelskop een grotere verspreidingskans, een grotere potentiële verspreidingsafstand en een grotere vestigingskans hebben dan vruchten van Pijlkruid, wanneer deze door vissen en watervogels worden verspreid.^{22 24}

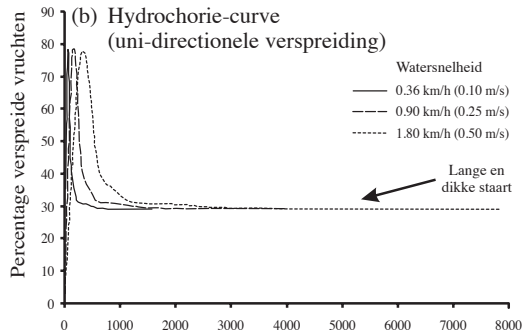
Effect van verteringscapaciteit tussen diersoorten — Er bestaan grote verschillen in de lengte, structuur en fysisch-chemische omgeving van het maagdarmstelsel tussen verschillende diersoorten. Zo hebben Wilde eend (*Anas platyrhynchos*) en Wintertaling (*A. crecca*) een relatief lang en complex maagdarmstelsel met gespecialiseerde organen, terwijl Karper (*Cyprinus carpio*) een relatief kort en eenvoudig maagdarmstelsel heeft. Vruchten van Kleine egelskop en Pijlkruid blijken een grotere kans te hebben om een reis door het eenvoudige maagdarmstelsel van Karper te overleven, dan een reis door de meer gespecialiseerde maagdarmstelsels van Wilde eend en Wintertaling. Bovendien is de tijdsduur dat zaden en vruchten in het maagdarmstelsel van vissen verblijven aanzienlijk korter vergeleken met de tijdsduur in watervogels, zeer waarschijnlijk omdat de gespecialiseerde maagdarmstelsels van watervogels langer zijn en organen bevatten (denk aan de krop) die zaden en vruchten voor langere tijd kunnen vasthouden.¹⁷ Opmerkelijk genoeg blijken er geen grote verschillen te bestaan in de kiemingskans of kiemingssnelheid van zaden en vruchten na een verblijf in de maagdarm stelsels van vissen enerzijds en watervogels anderzijds, wat aangeeft dat interspecifieke verschillen tussen diersoorten uiteindelijk weinig invloed uitoefenen op de kieming van zaden en vruchten.^{22 24}

Fig. 6. De verspreidingscurves van → zaden van Kleine egelskop (*Sparganium emersum* Rehmann) voor verschillende verspreidingsvectoren:

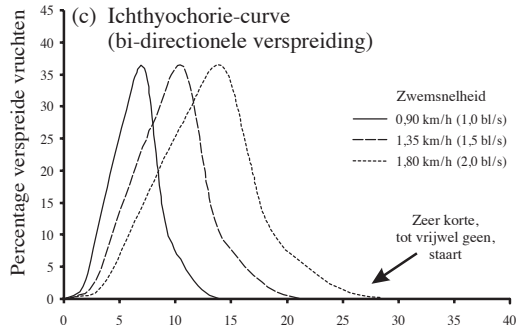
(a) Algemene verspreidingscurve.



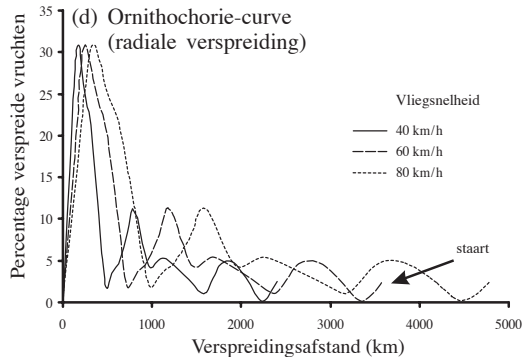
(b) Verspreidingscurve indien de eenzadige vruchten van Kleine egelskop via waterstromingen worden verspreid (hydrochorie), gebaseerd op het drijfvermogen van de vruchten en de watersnelheden zoals gemeten in de Swalm en de Roer.



(c) Verspreidingscurve indien de eenzadige vruchten van Kleine egelskop door vissen worden verspreid (ichthyochorie), gebaseerd op de retentietijd van de vruchten in het maagdarmsstelsel, en de (optimale) zwemsnelheden, van Karper (*Cyprinus carpio* L., 1758).



(d) Verspreidingscurve indien de vruchten van Kleine egelskop door eenden worden verspreid (ornithochorie), gebaseerd op de retentietijd van de vruchten in het maagdarmsstelsel van Wilde eend (*Anas platyrhynchos* L., 1758) en Wintertaling (*A. crecca* L., 1758) en de gemiddelde vliegsnelheden van eenden (*Anas*-soorten).



Tabel 1. Samenvatting van de verschillende vectoren, mechanismen en diasporen die een rol spelen bij de verspreiding van Kleine egelskop (*Sparganium emersum*) in riviersystemen en de consequenties voor de richting en maximale afstand van verspreiding. Symbolen: ++ = vector speelt een belangrijke rol in de verspreiding van deze diasporen; + = vector speelt een geringe rol in de verspreiding; - = vector speelt waarschijnlijk geen rol in de verspreiding; *i* = interne verspreiding via dieren (endozoöchorie); *e* = externe verspreiding via dieren (ectozoöchorie); * = verspreiding over land, bijvoorbeeld naar nabij gelegen rivieren of meren.

verspreidings- vectoren	diasporen			richting van verspreiding			maximale afstand van verspreiding	
	pollen	zaden	vegetatieve planten- fragmenten	richting	stroom- afwaarts	stroom- opwaarts		over land*
wind	++	-	-	radiaal	ja	ja	ja	(niet onderzocht)
water	-	++	++	uni- directioneel	ja	nee	nee	800–8000 km
vissen	-	++	-	bi- directioneel	ja	nee	nee	13.5–27 km
watervogel	-	++ (<i>i, e</i>)	+ (<i>e</i>)	radiaal	ja	ja	ja	3600–4680 km
zoogdieren	-	++ (<i>i, e</i>)	+ (<i>e</i>)	radiaal	ja	ja	ja	(niet onderzocht)

Verspreiding van zaden en vruchten door verschillende vectoren: gevolgen voor richting en afstand van verspreiding

De eigenschappen van een verspreidingsvector kunnen een grote invloed uitoefenen op de richting en afstand van verspreiding van zaden en vruchten, alsmede op de vorm van de verspreidingscurve. Hieronder beschrijven we de potentiële verschillen in verspreidingspatronen van Kleine egelskop in rivieren bij verspreiding door water, vissen en watervogels.

Verspreidingsrichting – Rivieren vormen lineaire, unidirectionele ecosystemen. Het meest voor de hand liggende verschil in de verspreiding van waterplanten in rivieren middels verschillende verspreidingsvectoren (water, vissen, watervogels) is de mogelijke richting van verspreiding van zaden en vruchten: (1) zaden en vruchten die via waterstromen worden verspreid, kunnen alleen in een stroomafwaartse richting worden getransporteerd (unidirectioneel), (2) zaden en vruchten die door vissen worden verspreid kunnen zowel in een stroomopwaartse als stroomafwaartse richting worden getransporteerd (bidirectioneel) en (3) zaden en vruchten die door watervogels worden verspreid kunnen in principe in alle mogelijke richtingen worden verspreid (radiaal, dus zowel stroomopwaarts, stroomafwaarts en in alle richtingen over land; Tabel 1).

Verspreidingsafstand – Er kunnen ook aanzienlijke verschillen ontstaan in de potentiële verspreidingsafstand die door verschillende verspreidingsvectoren wordt gerealiseerd. De gemiddelde watersnelheden in de Swalm en de Roer variëren van 0.05 tot 0.5 m/s (gemeten in september 2005). Op basis van het drijfvermogen van de vruchten van Kleine egelskop kan vervolgens worden afgeleid dat deze, gedurende de periode tussen zaadproductie in de herfst en zaadkieming in het voorjaar, over grote afstanden kunnen worden verspreid (variërend van 800 tot 8000 km; Fig. 6b). De optimum zwemsnelheid van Karper is ongeveer 1 tot 2 bl/s; zwemsnelheden bij vissen worden meestal uitgedrukt in *number of body lengths per second*: bl/s. Voor karpers van ongeveer 25 cm lang leidt dit tot zwemsnelheden van ongeveer 0,9 tot 1,8 km/h. Gecombineerd met informatie over de verblijfsduur van zaden en vruchten in het maagdarmsstelsel van Karper kan vervolgens een maximale potentiële verspreidingsafstand van 13,5 tot 27 km worden afgeleid (Fig. 6c). De vlieg-snelheid voor eendesoorten (*Anas*-soorten) varieert van 60 tot 78 km/h. Op basis van de verblijfsduur van zaden en vruchten in het maagdarmsstelsel van Wilde eend en Wintertaling blijkt dat vruchten van Kleine egelskop over afstanden variërend van 3600 tot 4680 km kunnen worden verspreid (Fig. 6d). Hierbij moet worden opgemerkt dat het steeds maximale potentiële afstanden betreft: Deze afstanden zijn gebaseerd op de aanname dat zaden en vruchten die via water worden verspreid en zaden en vruchten die door dieren worden gegeten ononderbroken en volgens een lineair traject worden verspreid. Het is echter mogelijk dat drijvende zaden en vruchten verstrikt raken in dichte vegetatie langs de oever, dat dieren niet ononderbroken over lange afstanden migreren maar tussendoor rustpauzes nemen, of dat ze niet in een lineair traject migreren maar een kriskras patroon volgen, bijvoorbeeld wanneer ze op zoek zijn naar voedsel.

Vorm van verspreidingscurve – De verspreiding van zaden en vruchten volgt doorgaans een zogeheten leptokurtisch patroon bij toenemende afstand van de moederplant (Fig. 6a); dit houdt in: geen of zeer weinig depositie van zaden of vruchten vlakbij de moederplant, dan een zeer snel toenemende tot maximale hoeveelheid depositie, gevolgd door een geleidelijk afnemende hoeveelheid depositie. De ‘staart’ van de verspreidingscurve geeft de relatief zeldzame, maar biologisch belangrijke, verspreidingsgebeurtenissen over lange afstanden weer (Fig. 6a). Hoewel verspreiding van zaden en vruchten vrijwel altijd een leptokurtisch patroon volgt (onafhankelijk van de verspreidingsvector) zal de precieze vorm van de leptokurtische curve grotendeels afhangen van de verspreidingsvector. Zo blijkt dat de ‘hydrochorie-curve’, met water als de verspreidingsvector, gekenmerkt wordt door een lange dikke staart (Fig. 6b), wat suggereert dat Kleine egelskop een grote potentie heeft om middels waterstromingen over grote afstanden te worden verspreid. De ‘ichthyochorie-curve’, met vissen als verspreidingsvector, daarentegen wordt gekenmerkt door een zeer korte, tot vrijwel geen, staart (Fig. 6c), wat waarschijnlijk te wijten is aan het eenvoudige, niet-gespecialiseerde maagdarmsstelsel waarin zaden en vruchten niet langer dan 12–16 uur kunnen verblijven. De ‘ornithochorie-curve’, met watervogels als verspreidingsvector, heeft wel weer een lange staart (Fig. 6d), wat waarschijnlijk veroorzaakt wordt door de aanwezigheid van gespecialiseerde organen in het verteringsstelsel waarin zaden en vruchten gedurende langere tijd, tot meer dan 60 uur, kunnen worden ‘vastgehouden’.

Tot slot

Indien hydrochorie een prominente rol speelt bij de verspreiding van waterplanten dan mag, gezien het uni-directionele karakter van de stromingsrichting in rivieren, een asymmetrie in de verspreiding van zaden, vruchten en vegetatieve plantfragmenten worden verwacht, waarbij verspreiding (en dus *gene flow*) voornamelijk in een stroomafwaartse richting zal plaatsvinden. Vissen en watervogels kunnen echter ook een rol spelen bij de verspreiding van waterplanten, waarbij zaden en vruchten ook in een stroomopwaartse richting kunnen worden verspreid (Tabel 1). De relatieve bijdrage van verschillende verspreidingsvectoren aan de richting en frequentie van *gene flow* tussen populaties, en de genetische structuur van Kleine egelskop in riviersystemen, zal het best onderzocht kunnen worden met behulp van moleculaire (populatie genetische) technieken.²⁵

1. C.D.K. Cook & M.S. Nicholls. 1986. A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 1. Subgenus *Xanthosparganium* Holmberg. *Botanica Helvetica* 96: 213–267.
2. S.M. Haslam. 1978. River plants – The macrophytic vegetation of watercourses. Cambridge University Press, Cambridge.
3. M.J.H. de Lyon & J.G.M. Roelofs. 1986. Waterplanten in relatie tot waterkwaliteit en bodemgesteldheid. Laboratorium voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, Nijmegen.
4. L. Wiggers-Nielsen, K. Nielsen & K. Sand-Jensen. 1985. High rates of production and mortality of submerged *Sparganium emersum* Rehm during its short growth season in a eutrophic Danish stream. *Aquatic Bot.* 22: 325–334.
5. M. Trepel, B. Holsten, J. Keickbusch, I. Otten & F. Pieper. 2003. Influence of macrophytes on water level and flood dynamics in a riverine wetland in Northern Germany. Internationaal Congres ‘Towards natural flood reduction strategies’, Warschau, 6–13 september 2003.
6. G. Boedeltje, J.P. Bakker, A. Ten Brinke, J.M. van Groenendael & M. Soesbergen. 2004. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *J. Ecol.* 92: 786–796.
7. Uitgedrukt als: P = aantal unieke genotypen in een populatie [genets] / aantal bemonsterde planten [ramets] in diezelfde populatie.
8. B.J.A. Pollux. 2007. Plant dispersal in rivers – A mechanistic and molecular approach. Proefschrift Radboud Universiteit Nijmegen, Nijmegen.
9. B.J.A. Pollux, M. de Jong, A. Steegh, E. Verbruggen, J.M. van Groenendael & N.J. Ouborg. 2007. Reproductive strategy, clonal structure and genetic diversity in populations of the aquatic macrophyte *Sparganium emersum* in river systems. *Molec. Ecol.* 16: 313–325.
10. H.N. Ridley. 1930. The dispersal of plants throughout the world. Reeve & Co. Ltd, Ashford, Kent.
11. L. van der Pijl. 1982. Principles of seed dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlijn.
12. G. Boedeltje. 2005. The role of dispersal, propagule banks and biotic conditions in the establishment of aquatic vegetation. Proefschrift Radboud Universiteit Nijmegen, Nijmegen.
13. C.D.K. Cook. 1988. Dispersion in aquatic and amphibious vascular plants. In: R.M.M. Crawford (red.), *Plant life in aquatic and amphibious habitats*, pp 179–190. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
14. M.H. Barrat-Segretain. 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio* 123: 13–27.
15. P.A. Cox & R.B. Knox. 1989. Two-dimensional pollination in hydrophilous plants: convergent evolution in the genera *Halodule* (Cymodoceaceae), *Halophila* (Hydrocharitaceae), *Ruppia* (Ruppiales), and *Lepilaena* (Zannichelliaceae). *Amer. J. Bot.* 76: 164–175.
16. D.L. Venable. 1985. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *Amer. Naturalist* 126: 577–595.

17. I. Charalambidou & L. Santamaría. 2002. Waterbirds as endozoochorous dispersers of aquatic organisms: a review of experimental evidence. *Acta Oecol.* 23: 165–176.
18. E.W. Stiles. 2000. Animals as seed dispersers. In: M. Fenner (red), *Seeds – The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, pp 111–124. CABI Publishing, Wallingford.
19. J. Figuerola & A.J. Green. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biol.* 47: 483–494.
20. A.J. Crivelli. 1981. The biology of the common carp, *Cyprinus carpio* L., in the Carmargue, southern France. *J. Fish Biol.* 18: 271–290.
21. E. Gracia-Berthou. 2001. Size- and depth-dependent variation in habitat and diet of the common carp (*Cyprinus carpio*). *Aquatic Sci.* 63: 466–476.
22. B.J.A. Pollux, M. de Jong, A. Steegh, N.J. Ouborg, J.M. van Groenendael & M. Klaassen. 2006. The effect of seed morphology on the potential dispersal of aquatic macrophytes by the common carp (*Cyprinus carpio*). *Freshwater Biol.* 51: 2063–2071.
23. B.J.A. Pollux, N.J. Ouborg, J.M. van Groenendael & M. Klaassen. 2007. Consequences of intraspecific seed-size variation in *Sparganium emersum* for dispersal by fish. *Funct. Ecol.* 23: 1084–1091.
24. B.J.A. Pollux, L. Santamaría & N.J. Ouborg. 2005. Differences in endozoochorous dispersal between aquatic plant species, with reference to plant population persistence in rivers. *Freshwater Biol.* 50: 232–242.
25. Het hierboven beschreven onderzoek werd uitgevoerd bij de Afdeling Aquatische Ecologie & Milieu Biologie van de Radboud Universiteit Nijmegen en de Afdeling Plant-Dier Interacties van het Centrum voor Limnologie van het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW) te Maarssen. Het onderzoek verliep in prettige samenwerking met Iris Charalambidou, Luis Santamaría en Marcel Klaassen van het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW) en Erik Verbruggen, Maaïke de Jong, Anneke Steegh, Annelies Luteijn, Joop Ouborg en Jan van Groenendael van de Radboud Universiteit Nijmegen.