

Komposisi dan Struktur Vegetasi pada Tiga Strata Elevasi yang Berbeda di Taman Nasional Kerinci Seblat

Adi Susilo

Pusat Penelitian dan Pengembangan Hutan, Jl Gunung Batu 5, Bogor

Email: adisusilo@hotmail.com

Abstrak

Penelitian bertujuan membuktikan hipotesis bahwa terdapat perbedaan komposisi dan struktur vegetasi pada berbagai zona elevasi. Analisis vegetasi pada elevasi 1300, 1800 dan 2300 m dpl di Gunung Kerinci secara statistik tidak menunjukkan adanya perbedaan signifikan pada komposisi vegetasi (kekayaan spesies, kerapatan pohon, indeks keragaman Shannon-Wiener) dan struktur vegetasi (diameter dan tinggi pohon).

Kata Kunci:

Strata elevasi, Struktur komposisi vegetasi, Gunung Kerinci

PENDAHULUAN

Strata elevasi merupakan media yang baik untuk mempelajari gradasi perubahan faktor biotik khususnya perubahan suhu udara dan kelembaban (Korner 2007). Dalam banyak studi, strata elevasi umum digunakan untuk meneliti kaitan antara keragaman hayati dengan suhu udara karena setiap kenaikan 1 km ketinggian tempat secara vertikal maka suhu udara akan turun rata-rata sekitar 5.5 K (Korner 2007). Sebagai contohnya Boscutti *et al.*, (2018) mempelajari pertumbuhan semak di sepanjang gradien elevasi pada ekosistem alpine; Saitta *et al.*, (2017) mempelajari keragaman jamur disepanjang gradien ekosistem Mediterania; Muhirwa *et al.*, (2018) mempelajari keragaman jenis kumbang tinja di sepanjang gradien elevasi di Rwanda; Bowman dan Arnold (2018) mempelajari keragaman ektomikoriza di sepanjang gradien elevasi di arizona, USA dan masih banyak contoh contoh lainnya.

Perubahan properti ekosistem di sepanjang gradien elevasi meliputi perubahan keragaman vegetasi (Lomolino 2001), produktifitas lahan (Raich 2007), karakter spesies (Pellissier et al 2010), dan fisiologi tumbuhan (Ziska et al 2002). Secara umum kekayaan jenis vegetasi semakin menurun dengan naiknya ketinggian tempat (Korner et al., 2000). Namun demikian beberapa peneliti menemukan bahwa kekayaan jenis tertinggi justru di strata tengah (Grytnes 2002). Penelitian terakhir oleh Vasconcelos et al., (2018) tentang semut menyimpulkan sebaliknya yaitu keragaman jenis semut semakin tinggi dengan semakin tingginya tempat.

Penelitian ini bertujuan membuktikan hipotesis bahwa terdapat perbedaan komposisi dan struktur vegetasi pada berbagai zona elevasi. Diharapkan hasil penelitian ini dapat mengetahui tempat-tempat yang merupakan pusat keragaman hayati disepanjang gradien elevasi di Gunung Kerinci. Strata elevasi dengan keragaman hayati yang tinggi perlu mendapat perhatian khusus dalam upaya konservasi.

METODE PENELITIAN

Penelitian dilaksanakan di Taman Nasional Kerinci Seblat (TNKS) yang merupakan taman nasional terbesar di Sumatera, seluas $\pm 1.389.549,867$ ha. Secara geografis kawasan TNKS terletak pada $100^{\circ}31'18'' - 102^{\circ}44'1''$ Bujur Timur dan $1^{\circ}7'13'' - 3^{\circ}26'14''$ Lintang Selatan.

Diterima:

16 September 2018

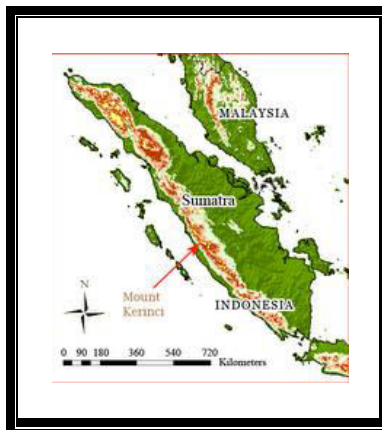
Dipresentasikan:

22 September 2018

Disetujui Terbit:

20 Desember 2018

Secara administrasi pemerintahan TNKS meliputi empat provinsi yaitu Sumatera Barat, Jambi, Bengkulu dan Sumatera Selatan. Taman nasional ini terdiri dari Pegunungan Bukit Barisan. Kondisi topografi TNKS adalah bergelombang, berlereng curam dan tajam dengan ketinggian 200 sampai dengan 3.805 meter dpl. Gunung Kerinci merupakan puncak tertinggi dari pegunungan yang ada di kawasan TNKS. Jenis tanah di TNKS umumnya adalah Latosol atau gabungan antara latosol dan podsolik merah kuning. Jenis tanah lainnya antara lain Aluvial, Andosol, Regosol dan Organosol. TNKS beriklim tropis basah dengan curah hujan rata-rata tahunan lebih kurang 3.000 mm. September - Februari adalah musim hujan dengan curah hujan terbesar pada bulan Desember sedangkan April - Agustus adalah musim kemarau. Suhu udara rata-rata bervariasi dari 28° C di dataran rendah hingga 9° C di puncak Gunung Kerinci. Sedangkan kelembaban udara mencapai 80% - 100%.



Gambar 1. Lokasi Penelitian di Taman Nasional Kerinci Seblat

Penelitian dilaksanakan di Resort Gunung Kerinci dan Resort Gunung Tujuh. Di Gunung Kerinci, plot-plot vegetasi dibuat di sepanjang jalur pendakian pada tiga strata ketinggian yang berbeda yaitu di L1 (lokasi 1) Bangku Panjang (1300 m dpl), L2: Sumber Air (1800 m dpl) dan L3: Panorama (2800 m dpl). Sementara itu untuk Resort Gunung Tujuh plot dibuat pada suatu lokasi (L4) di ketinggian 1800 m dpl. Di setiap lokasi penelitian di buat 6 plot berukuran 20 x 20 m yang selanjutnya disarangkan subplot yang lebih kecil berukuran 5 x 5 m dan 2 x 2 m masing masing dipakai untuk inventarisasi :

- Plot 20 x 20 m, untuk inventarisasi vegetasi tingkat pohon dengan kriteria berdiameter ≥ 10 cm
- Plot 5 x 5 m untuk inventarisasi vegetasi tingkat pancang dengan kriteria tinggi lebih dari 1.5 m hingga diameter < 10 cm
- Plot 2 x 2 m untuk inventarisasi vegetasi tingkat semai dengan kriteria semua tumbuhan yang tingginya kurang dari 1.5 m

Rancangan penelitian yang digunakan adalah Rancangan Acak Lengkap dengan perlakuan ketinggian tempat dengan ulangan 6 kali (6 plot). Parameter yang akan dibandingkan adalah jumlah spesies (kekayaan species), jumlah individu pohon dan indeks keragaman Shannon-Wiener untuk mewakili komposisi vegetasi. Indeks keragaman Shannon-Wiener dihitung dengan rumus indeks keragaman = $\sum p_i \ln p_i$ dimana p_i adalah proporsi jenis ke i . Untuk melihat

perbedaan struktur vegetasi parameter yang diukur adalah diameter pohon dan ketinggian pohon. Data dianalisis dengan bantuan soft-ware JMP 7, baik untuk analisis uji varian maupun uji lanjutan Tukey-Kramer HSD.

Selain membedakan komposisi dan struktur vegetasi melalui uji statistik, prosedur analisis vegetasi juga dilakukan untuk melihat komposisi dan struktur vegetasi secara kualitatif sehingga dapat diketahui jenis-jenis dominan berdasarkan nilai penting jenis. Untuk analisis vegetasi dilakukan dengan ketentuan bahwa tingkat pohon yang berada di dalam petak pengamatan diidentifikasi jenisnya, diukur diameter batang setinggi dada (dbh) atau 130 cm dari permukaan tanah atau 10 cm di atas banir (apabila pohon tersebut berbanir) dan tinggi total. Sedangkan untuk vegetasi tingkat pancang dan semai dilakukan identifikasi jenis dan penghitungan jumlah individu di dalam setiap sub petak pengamatan. Tumbuhan yang tidak dapat teridentifikasi di lapangan, diambil sampel herbariumnya untuk diidentifikasi di herbarium Pusat Litbang Hutan, Bogor.

Data inventarisasi pohon diolah dengan rumus analisis vegetasi sebagai berikut:

- Kerapatan suatu jenis : jumlah individu suatu jenis per plot
- Kerapatan relatif suatu jenis (%) : merupakan rasio jumlah individu dari suatu jenis terhadap jumlah total jenis di dalam plot.
- Frekuensi suatu jenis: Jumlah plot dimana suatu jenis ditemukan
- Frekuensi relatif (%) : merupakan rasio frekuensi dari suatu jenis terhadap total frekuensi seluruh jenis di dalam plot.
- Dominasi suatu jenis : adalah jumlah luas bidang dasar suatu jenis
- Dominasi relatif (%) : merupakan rasio total luas bidang dasar dari suatu jenis terhadap jumlah total luas bidang dasar dari seluruh jenis.
- Luas Bidang Dasar (LBD): luasan bagian melintang dari batang setinggi dada (*diameter of breast height*). $LBD (m^2) = \frac{1}{4} \pi d^2$. Dimana $\pi = phi$ atau 3.14, dan $d = diameter$ batang setinggi dada.
- Nilai Penting (NP) suatu jenis: $Kr + Fr + Dr$

Untuk dapat memberikan gambaran struktur vegetasi maka nomor pohon diplotkan dengan tinggi pohon dan digambarkan dengan grafik batang (lihat gambar pada hasil penelitian).

HASIL DAN PEMBAHASAN

Plot vegetasi di resort Gunung Kerinci di buat di tiga lokasi dengan ketinggian tempat yang berbeda yaitu di L1 (Lokasi 1):Bangku panjang (1300 m dpl), L2: Sumber Air (1800 m dpl) dan L3: Panorama (2300 m dpl). Tiga tempat tersebut merupakan tempat istirahat yang terletak di sepanjang jalur pendakian. Sementara pada resort gunung tujuh hanya diwakili dari satu tempat berketinggian 1800 m dpl. Pada setiap lokasi tersebut dibuat 6 plot vegetasi sehingga total berjumlah 24 plot.

Table 1. Paramater yang diuji secara statistik untuk tingkat pohon

Perlakuan	Ulangan	Jumlah Species	Jumlah Individu	Indek Keragaman	Rata-rata Diameter	Rata-rata Tinggi Total
L1	1	6	7	1.75	29.50	11.14
	2	3	6	0.87	27.33	13.83
	3	7	9	1.83	28.00	12.67
	4	14	22	2.45	33.90	13.09

	5	16	29	2.63	24.75	12.28
	6	5	9	1.52	62.00	14.11
L2	1	6	13	1.63	29.69	12.62
	2	5	8	1.56	23.63	10.38
	3	5	10	1.42	42.50	13.50
	4	7	12	1.82	28.42	15.17
	5	6	8	1.73	38.50	14.75
	6	6	9	1.68	39.44	14.67
L3	1	5	8	1.39	43.86	14.00
	2	8	15	1.81	37.53	12.60
	3	12	20	2.39	29.89	11.80
	4	5	9	1.52	40.22	12.44
	5	8	12	1.94	26.92	13.17
	6	6	10	1.70	42.20	14.50
L4	1	7	12	1.79	36.08	14.75
	2	7	12	1.70	31.08	11.58
	3	6	11	1.64	31.00	12.91
	4	7	13	1.82	36.23	14.00
	5	7	14	1.73	23.64	15.57
	6	11	12	2.37	36.50	14.50

Keterangan:

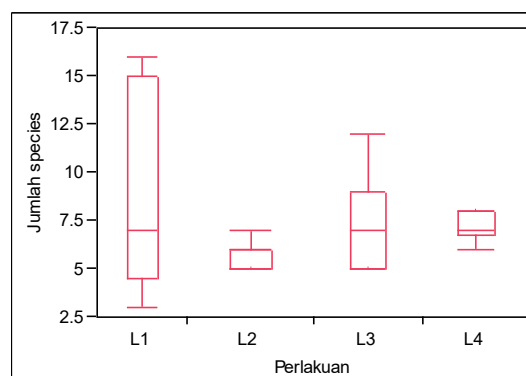
L1 = Bangku Panjang

L2 = Sumber Air

L3 = Panorama

L4 = Gunung Tujuh

Hasil inventarisasi pohon di keempat titik pengamatan disajikan pada table 1. Dari data pada Tabel 1 diolah dengan program statistik JMP 7 untuk melihat Anova sehingga dapat diperbandingkan struktur dan komposisi vegetasinya. Jumlah species rata-rata di L1, L2, L3 dan L4 berturut-turut adalah 9.2, 5.7, 7.3 dan 7.5 species per plot. Perbedaan ini secara statistik tidak nyata seperti ditunjukkan dalam gambar 2 dan Tabel 2.

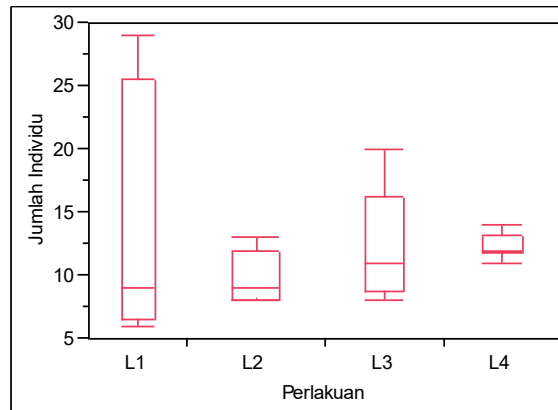


Gambar 2. Jumlah species rata-rata per plot di empat lokasi penelitian

Tabel 2. Anova untuk perbedaan jumlah species rata-rata per plot

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Ratio	Prob > F
Perlakuan	3	35.89643	11.9655	1.3516	0.2861
Error	20	177.06190	8.8531		
C. Total	23	212.95833			

Hasil penelitian menunjukkan bahwa rata-rata jumlah pohon di L1, L2, L3 dan L4 berturut-turut adalah 14, 9, 12 dan 12 pohon per plot. Perbedaan ini secara statistik tidak nyata seperti ditunjukkan dalam gambar 3 dan Tabel 3.

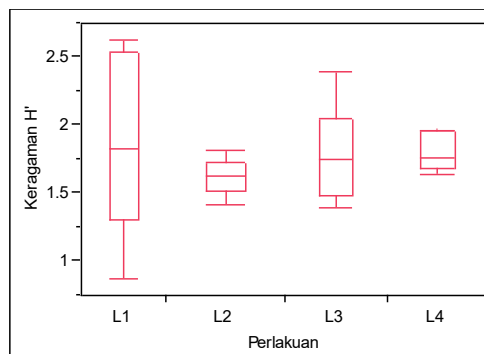


Gambar 3. Jumlah pohon rata-rata per plot di empat lokasi penelitian

Tabel 3. Anova untuk perbedaan jumlah pohon rata-rata per plot

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Ratio	Prob > F
Perlakuan	3	67.10952	22.3698	0.8065	0.5050
Error	20	554.72381	27.7362		
C. Total	23	621.83333			

Indek Keragaman (H') rata-rata di L1, L2, L3 dan L4 berturut-turut adalah 1.9, 1.6, 1.8, dan 1.8 per plot. Perbedaan ini secara statistik tidak nyata seperti ditunjukkan dalam gambar 4 dan Tabel 4.

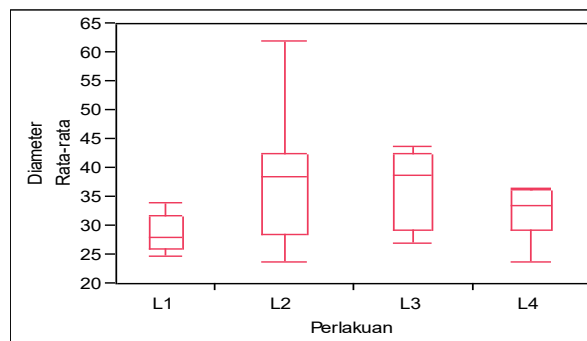


Gambar 4. Indek Keragaman (H') rata-rata per plot di empat lokasi penelitian

Tabel 4. Anova untuk perbedaan Indeks Keragaman rata-rata per plot

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Ratio	Prob > F
Perlakuan	3	0.2758330	0.091944	0.6105	0.6160
Error	20	3.0122295	0.150611		
C. Total	23	3.2880625			

Rata-rata diameter pohon di L1, L2, L3 dan L4 berturut-turut adalah 28, 37, 36 dan 32 cm per plot. Perbedaan ini secara statistik tidak nyata seperti ditunjukkan dalam gambar 5 dan Tabel 5.

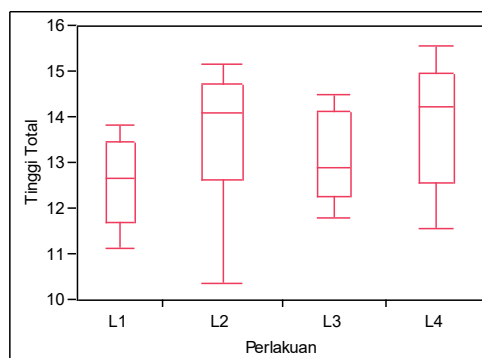


Gambar 5. Diameter rata-rata per plot di empat lokasi penelitian

Tabel 5. Anova untuk perbedaan diameter rata-rata per plot

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Ratio	Prob > F
Perlakuan	3	297.6272	99.2091	1.4450	0.2595
Error	20	1373.1276	68.6564		
C. Total	23	1670.7548			

Rata-rata tinggi pohon di L1, L2, L3 dan L4 berturut-turut adalah 12, 13, 13 dan 13 m. Perbedaan ini secara statistik tidak nyata seperti ditunjukkan dalam gambar 6 dan Tabel 5.



Gambar 6. Tinggi pohon rata-rata per plot di empat lokasi penelitian

Hasil penelitian mencatat 44 jenis pada tingkat pohon, 49 jenis pada tingkat pancang, 53 jenis pada tingkat semai. Jenis yang mendominasi pada tingkat pohon dan pancang adalah

Acmena acuminatissima, pada tingkat semai adalah *Ardisia javanica* Selanjutnya analisis statistik tidak menunjukkan adanya perbedaan signifikan pada komposisi vegetasi (kekayaan spesies, kerapatan pohon, indeks keragaman) dan struktur vegetasi (diameter dan tinggi pohon). Hal ini mungkin dikarenakan rentang elevasi yang diteliti (1300 – 2300 m dpl) masih masuk dalam ekosistem yang sama yaitu pegunungan bawah (1.200-2.100m dpl). Hasil analisis vegetasi secara ringkas dipaparkan pada Tabel 11,12 dan 13.

Tabel 11. Species dominan di empat lokasi penelitian pada tingkat pohon

No.	Nama Botani	Famili	Kr	Fr	Dr	INP
Bangku Panjang						
1	<i>Taxus sumatrana</i>	Taxaceae	11.11	4.17	29.91	45.19
2	<i>Podocarpus neriofolia</i>	Podocarpaceae	3.70	2.08	22.37	28.16
3	<i>Actinodaphne</i> sp.	Lauraceae	4.63	2.08	20.56	27.28
Sumber Air						
1	<i>Acmena acuminatissima</i>	Mytaceae	16.44	17.14	24.04	57.62
2	<i>Orchthocharis borneensis</i>	Marantaceae	19.18	17.14	19.77	56.09
3	<i>Taxus sumatrana</i>	Taxaceae	13.70	17.14	8.95	39.79
Panorama						
1	<i>Acmena acuminatissima</i>	Mytaceae	14.43	12.20	25.88	52.50
2	<i>Taxus sumatrana</i>	Taxaceae	11.34	14.63	22.09	48.06
3	<i>Canangium odoratum</i>	Annonaceae	10.31	9.76	16.57	36.64
Gunung Tujuh						
1	<i>Taxus sumatrana</i>	Taxaceae	7.45	13.64	23.13	44.22
2	<i>Acmena acuminatissima</i>	Mytaceae	12.77	13.64	6.72	33.12
3	<i>Lithocarpus cyclophorus</i>	Fagaceae	10.64	13.64	8.61	32.88

Tabel 12. Species dominant di empat lokasi penelitian pada tingkat pancang

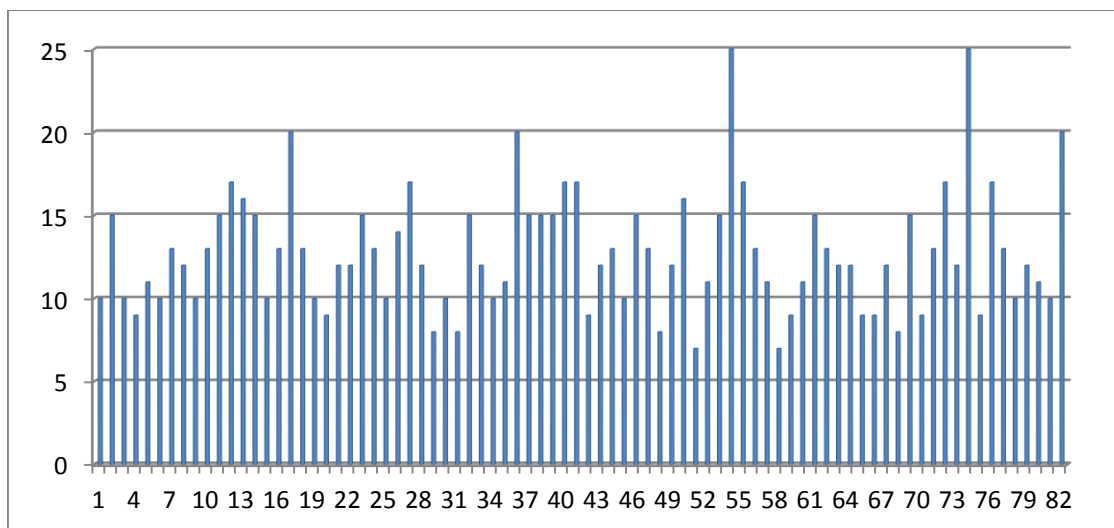
No.	Nama Botani	Famili	Kr	Fr	Dr	INP
Bangku Panjang						
1	<i>Acmena acuminatissima</i>	Mytaceae	20.00	20.83	55.40	96.24
2	<i>Lithocarpus cyclophorus</i>	Fagaceae	6.00	8.33	1.94	16.28
3	<i>Syzygium grandis</i>	Mytaceae	4.00	4.17	4.63	12.80
Sumber Air						
1	<i>Acmena acuminatissima</i>	Mytaceae	28.30	20.69	20.23	69.23
2	<i>Lithocarpus cyclophorus</i>	Fagaceae	18.87	10.34	24.64	53.85
3	<i>Orchthocharis borneensis</i>	Marantaceae	9.43	13.79	21.21	44.44
Panorama						
1	<i>Acmena acuminatissima</i>	Mytaceae	11.93	10.42	26.81	49.15
2	<i>Argostemma angustifolia</i>	Rubiaceae	10.09	10.42	6.85	27.36
3	<i>Orchthocharis borneensis</i>	Marantaceae	7.34	8.33	7.52	23.19
Gunung Tujuh						

1	<i>Acmena acuminatissima</i>	Mytaceae	20.29	17.24	9.32	46.85
2	<i>Ficus congesta</i>	Moraceae	4.35	3.45	23.88	31.67
3	<i>Lithocarpus cyclophorus</i>	Fagaceae	8.70	6.90	10.07	25.66

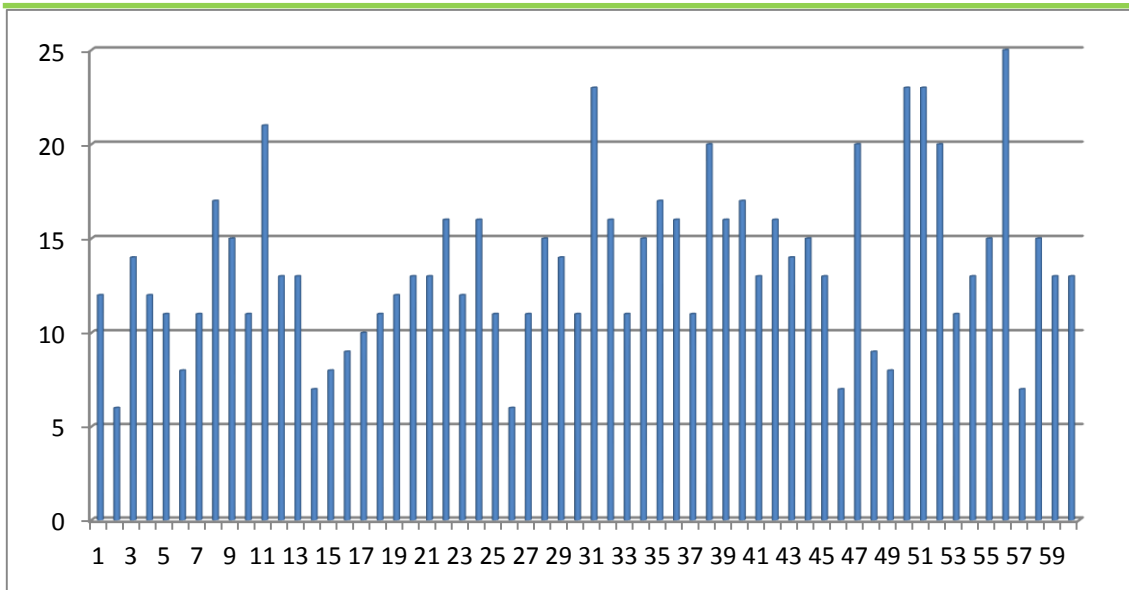
Tabel 13. Species dominan di empat lokasi penelitian pada tingkat Semai

No.	Nama Botani	Famili	Kr	Fr	INP
Bangku Panjang					
1	<i>Diplazium pallidum</i> Moore.	Polypodaceae	10.13	7.32	17.44
2	<i>Syzygium clavinyrtus</i> K.et.V.	Myrsinaceae	12.66	2.44	15.10
3	<i>Acmena acuminatissima</i> M.et.P.	Mytaceae	7.59	7.32	14.91
Sumber Air					
1	<i>Ardisia javanica</i> A.Dc.	Myrsinaceae	24.79	18.75	43.54
2	<i>Diplazium pallidum</i> Moore.	Polypodaceae	16.53	18.75	35.28
3	<i>Rynchosphora corymbosa</i> Briton.	Cyperaceae	16.53	6.25	22.78
Panorama					
1	<i>Ardisia javanica</i> A.Dc.	Myrsinaceae	21.88	17.86	39.73
2	<i>Elastostema sessile</i> Forest.	Urticaceae	19.53	7.14	26.67
3	<i>Quercus gemelliflora</i> Blume	Fagaceae	15.63	7.14	22.77
Gunung Tujuh					
1	<i>Ardisia javanica</i> A.Dc.	Myrsinaceae	29.63	13.33	42.96
2	<i>Diplazium pallidum</i> Moore.	Polypodaceae	11.11	16.67	27.78
3	<i>Elastostema sessile</i> Forest.	Urticaceae	9.88	10.00	19.88

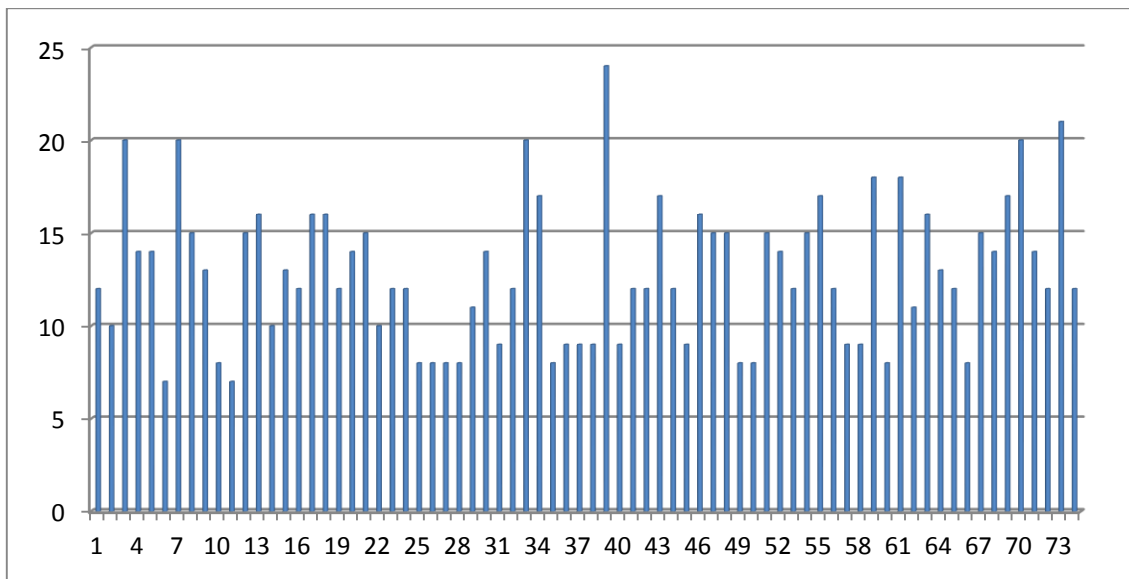
Struktur vegetasi dicerminkan dari distribusi tinggi pohon dalam plot. Dalam penelitian ini hasil struktur vegetasi seperti terlihat pada gambar 7-10.



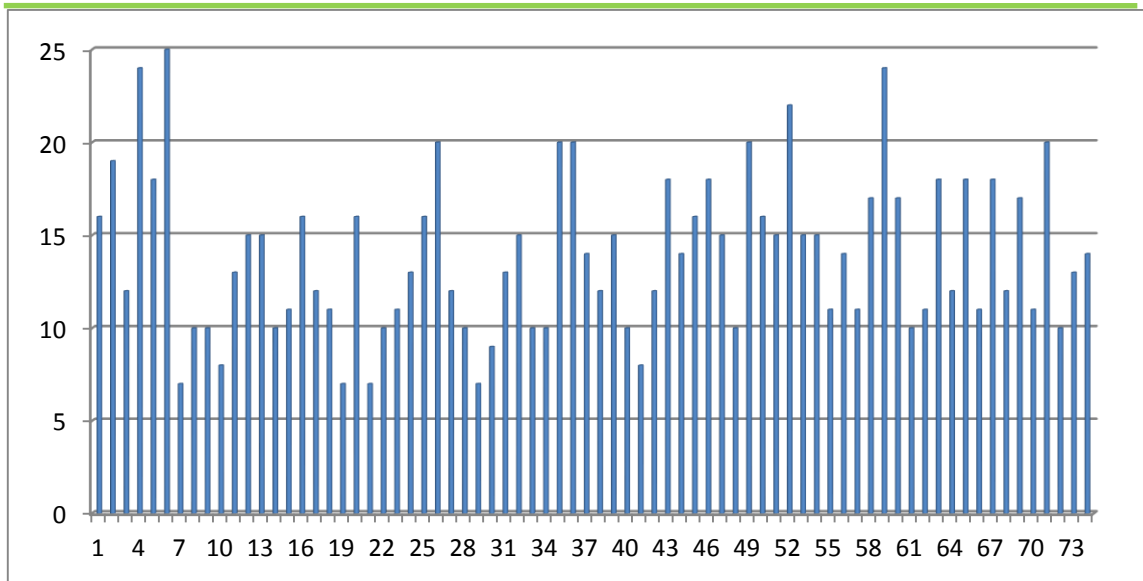
Gambar 7. Struktur vegetasi di Bangku Panjang



Gambar 8. Struktur vegetasi di Sumber Air



Gambar 9. Struktur vegetasi di Panorama



Gambar 10. Struktur vegetasi di Gunung Tujuh

SIMPULAN

Hasil penelitian ini mencatat 44 jenis pada tingkat pohon, 49 jenis pada tingkat pancang, 53 jenis pada tingkat semai. Jenis yang mendominasi pada tingkat pohon dan pancang adalah *Acmena acuminatissima*, pada tingkat semai adalah *Ardisia javanica*. Analisis statistik pada tiga strata elevasi yang berbeda menyimpulkan tidak terdapat perbedaan yang signifikan pada komposisi vegetasi (kekayaan spesies, kerapatan pohon, indeks keragaman) dan struktur vegetasi (diameter dan tinggi pohon). Hal ini mungkin dikarenakan rentang elevasi yang diteliti (1300 – 2300 m dpl) masih masuk dalam ekosistem yang sama yaitu pegunungan bawah.

UCAPAN TERIMA KASIH

Penelitian ini didanai dari APBN Pusat Penelitian dan Pengembangan Hutan Bogor. Penulis mengucapkan terimakasih Kepada Balai Besar Taman Nasional Kerinci Seblat yang telah mengizinkan penulis melakukan penelitian di Cagar Alam Leuweng Sancang. Penulis juga mengucapkan terima kasih kepada anggota tim peneliti khususnya Ir. Gunawan Pasaribu, Edi Laksana, Dwi dan Bapak Danuri atas kerja kerasnya dalam pengumpulan data di lapangan.

DAFTAR RUJUKAN

- Boscutti F, Casolo V, Beraldo P, Braidot E, Zancani M, Rixen C 2018. Shrub growth and plant diversity along an elevation gradient: Evidence of indirect effects of climate on alpine ecosystems. PLoS ONE 13(4): e0196653. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196653>
- Bowman, E. A. and A. E. Arnold. 2018. Distributions of ectomycorrhizal and foliar endophytic fungal communities associated with *Pinus ponderosa* along a spatially constrained elevation gradient. American Journal of Botany 105(4): 1–13. doi:10.1002/ajb2.1072
- Grytnes JA, Vetaas OR. 2002. Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the himalayan altitudinal

-
- gradient, Nepal. *Am Nat.* 159: 294-304. <https://doi.org/10.1086/338542> PMID: 18707381
- Korner C. 2000. Why are there global gradients in species richness? mountains might hold the answer. *Trends Ecol Evol.* 2000; 15: 513±514. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02004-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02004-8)
- Korner C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol* 22: 569-574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006> PMID: 17988759
- Lomolino MV. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Glob Ecol Biogeogr.*10: 3-13. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- Muhirwa F, Maniragaba A & Kaplin BA. 2018. Dung beetle distribution, abundance, and diversity along an elevation gradient in Nyungwe National Park, Rwanda: A preliminary survey. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 6(2): 2637-2640
- Pellissier L, Fournier B, Guisan A, Vittoz P. 2010. Plant traits co-vary with altitude in grasslands and forests in the European Alps. *Plant Ecol.* 211: 351-365. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9794-x>
- Raich JW, Russell AE, Vitousek PM. 2007. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawai'i. *Ecology.* 78:707-721. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Saitta A, Anslan S, Bahram M, Brocca L, Tedersoo L. 2017. Tree species identity and diversity drive fungal richness and community composition along an elevational gradient in a Mediterranean ecosystem. *Mycorrhiza.* <https://doi.org/10.1007/s00572-017-0806-8>
- Vasconcelos HL, Maravalhas JB, Feitosa RM, Pacheco R, Neves KC, Andersen AN. 2018. Neotropical savanna ants show a reversed latitudinal gradient of species richness, with climatic drivers reflecting the forest origin of the fauna. *J Biogeogr.* 2018;45:248–258. <https://doi.org/10.1111/jbi.13113>
- Ziska LH, Teramura AH, Sullivan JH. 2002. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation. *Am J Bot.*; 79: 863±871. <https://doi.org/10.2307/2444995>