

Populatie dynamica van *Rhinanthus*
Zaad predatie en gastheer afhankelijkheid

Tinche Brouwer

D 349

Doktoraalverslag

Vakgroep Plantenoecologie R.U.G.
Biologisch Centrum
Haren (Gn).

Doktoraalverslagen van de Vakgroep Plantenoecologie zijn interne rapporten, dus geen officiële publikaties.

De inhoud varieert van een eenvoudige bespreking van onderzoeksresultaten tot een concluderende discussie van gegevens in wijder verband.

De konklusies, veelal slechts gesteund door kortlopend onderzoek, zijn meestal van voorlopige aard en komen voor rekening van de auteur(s).

Overname en gebruik van gegevens slechts toegestaan na overleg met auteur(s) en/of Vakgroepbestuur.

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

POPULATIE DYNAMICA VAN RHINANTHUS SEROTINUS
(SCHÖNH) OBORNY. Zaadpredatie en gastheer-
afhankelijkheid.

Tineke Brouwer.

Intern verslag over werk verricht als doctoraal-
studie in de Plantenoecologie bij Mw. Drs. E de Hullu
in het tijdvak juni 1981 tot januari 1982.

Inhoud.

1 . Inleiding.	2
2 . Materiaal en Methode.	7
2.1 Zaadpredatie en zaadkapitaal.	7
2.2 Kiemingsexperimenten.	9
2.2.1 Invloed van de gastheer.	9
2.2.2 Invloed van licht.	10
2.2.3 Invloed van diepte en vochtigheid.	10
2.3 Groei bij verschillende gastheersoorten.	12
3 . Resultaten.	13
3.1 Zaadpredatie en zaadkapitaal.	13
3.1.1 Zaadpredatie.	13
3.1.2 Zaadkapitaal.	13
3.2 Kiemingsexperimenten.	15
3.2.1 Kieming bij verschillende gastheren.	15
3.2.2 Invloed van licht tijdens stratificatie.	19
3.2.3 Invloed van zaaidiepte en vocht.	19
3.3 Groei bij verschillende gastheren.	19
4 . Discussie en Conclusies.	22
4.1 Zaadkapitaal en zaadpredatie.	22
4.2 Dormancy en licht.	26
4.3 Zaaidiepte.	27
4.4 Allelopathische effecten van gastheren.	27
4.5 Effecten van hoge bodemvochtigheid.	28
4.6 Groei bij verschillende gastheren.	29
4.7 Eindconclusies.	30
5 . Samenvatting.	32
6 . Literatuur.	33

1. Inleiding.

In de madelanden van de Drense Aa wordt onderzoek gedaan aan de successie van de vegetatie, die optreedt als deze percelen aan intensieve agrarische productie zijn onttrokken. In deze percelen wordt geprobeerd de soortenrijkdom te verhogen door de bemesting te stoppen en door te hooien in de zomer, eventueel gevolgd door nogmaals hooien of naweiden. Als reactie op dit veranderd beheer, verandert de vegetatie in de tijd (van Duuren et. al., in prep).

Uit gegevens verkregen uit opnames van permanente kwadraten blijkt dat *Rhinanthus serotinus* (Schönh)Oborny, een éénjarige halfparasiet, een stereotyp gedrag te zien geeft in de loop van de tijd (Nanninga, 1981). Na een aanloopfase van enkele jaren neemt het aandeel van *R. serotinus* in de vegetatie toe en bereikt de populatie na 8 tot 10 jaar een hoge dichtheid, waarna de populatie weer in dichtheid afneemt (Fig. 1). De *R. serotinus* planten komen in fase 1 voor in een vlekkenpatroon en zijn relatief groot en meervoudig vertakt. In percelen waarin een aantal jaren daarvoor een dichte populatie *R. serotinus* voorkwam (fase 3) zijn de planten iets groter en meer vertakt als in fase 2, maar niet zo groot als in fase 1. In fase 2 en fase 3 staan de planten dispers verspreid in de vegetatie (Drost, Eekman en Winter, 1982).

In proeven waarbij *R. serotinus* zaad wordt bijgezaaid in het veld, blijkt dat het aantal planten per oppervlakte eenheid steeds te verhogen is, zelfs als onder normale omstandigheden de populatie hoge dichtheden bereikt heeft (mond. med. S. J. ter Borg). Ook in percelen waar de *R. serotinus* populatie is teruggefallen in aantal, kan zo het aantal planten per oppervlakte eenheid verhoogd worden. Een mogelijke verklaring hiervoor kan zijn dat het reproductie succes van *R. serotinus* in de tijd verandert en

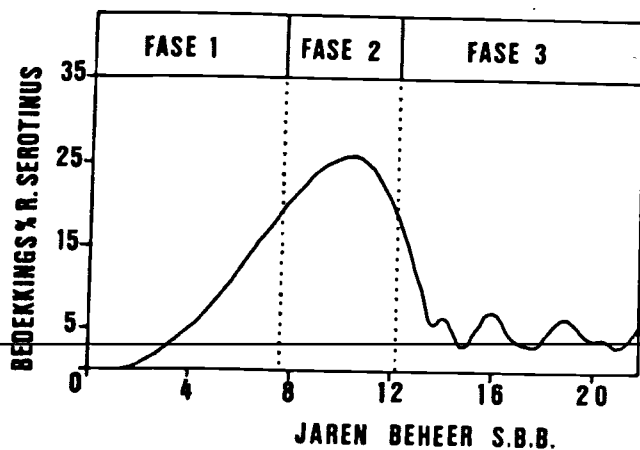
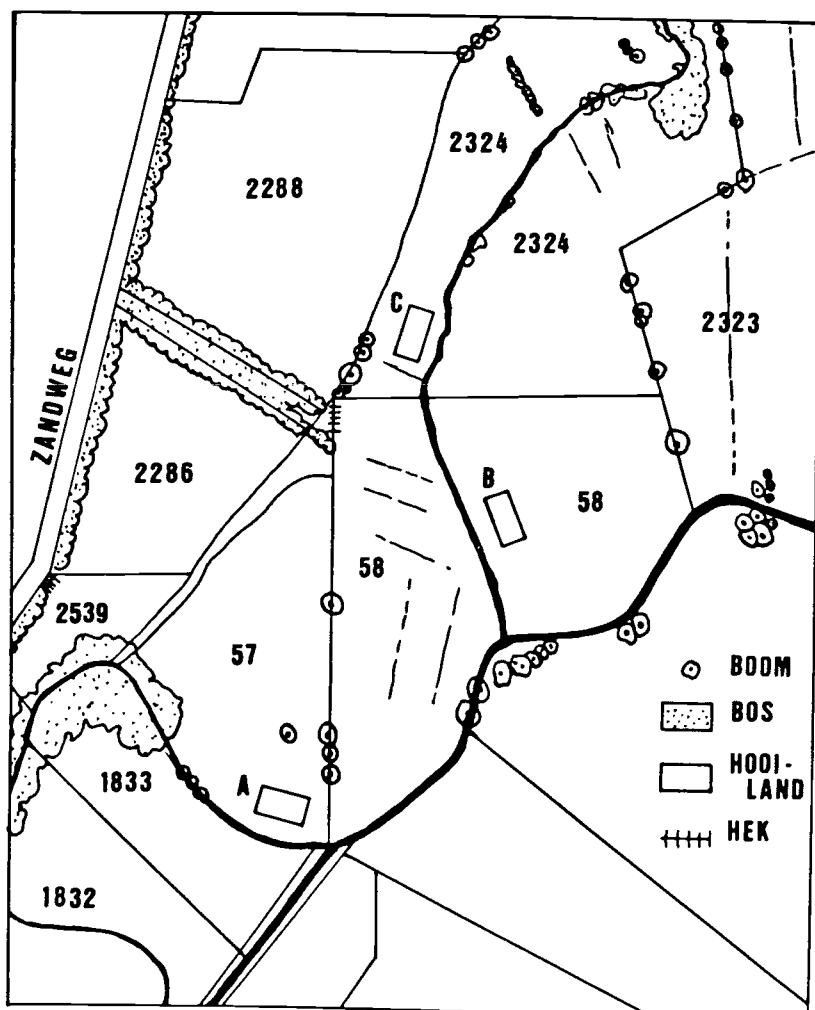


Fig. 1. Verandering van de populatiegrootte van *R. serotinus* in de tijd in de madelanden van de Drentse Aa.

Fig. 2. Situatieschets van het onderzoeksgebied bij Smalbroek, waarop de proefveldjes zijn aangegeven in percelen in respectievelijk fase 1 (A), fase 2 (B) en fase 3 (C).



een limiterende factor wordt.

Eén van de mogelijke oorzaken van de afname van de reproductie kan een toename van zaadpredatie zijn. In verschillende vegetatietypen zoals loofbossen, graslanden en woestijnen, beïnvloedt zaadpredatie de populatiedynamica van planten (Heithaus, 1981; Batzli en Pitelka, 1970; O'Dowd en Hey, 1981). Welk aandeel zaadpredatie heeft in de populatiedynamica is moeilijk te bepalen (Harper, 1977) en meestal wordt dit bestudeerd met als uitgangspunt de ecologie van de predatoren (Janzen, 1971; Heithaus, 1981). Dat predatie invloed heeft op de structuur en samenstelling van een vegetatie werd aangetoond door Batzli en Pitelka (1970). Muizen hadden voorkeur voor *Bromus rigidus*, *Lolium* spp. en *Avena* spp. en daardoor werd de zaadproductie van deze grassoorten beperkt.

Daar de bloeitijd en zaadzetting van *R. serotinus* seizoensgebonden is, is deze soort gevoelig voor soortspecifieke predatie (Harper, 1977). Als de predatie dichtheidsafhankelijk is zal het effect des te sterker zijn in dichte populaties. Leemburg-de Graaf (1974) vond een aantal specifieke parasieten als *Phytomyza rhinanthi*, die zaden aantast en een soort wikkelmot die bladeren en bloemen aantast.

Door verandering van structuur van de vegetatie kunnen tevens andere predatoren verschijnen, die minder soortspecifiek zijn. Er zijn aanwijzingen dat *R. serotinus* zaad verdwijnt door activiteiten van vogels muizen en insecten, hoewel dit niet gekwantificeerd kon worden (Leemburg-de Graaf, 1974; Jansen, 1976). Over verschillen in zaadpredatie in gebieden met verschillende successiestadia van *R. serotinus* is niets bekend.

Naast zaadpredatie kan kieming en kiemplantvestiging een belangrijke fase zijn in de populatiedynamica van een éénjarige plantensoort (Sheldon, 1974; Linhart, 1976)

Veel eenjarige plantensoorten overleven klimatologisch ongunstige perioden in het zaadstadium en de kieming wordt gereguleerd door dormancy (Karssen 1980/1981a). Dormancy kan het gevolg zijn van onrijpheid van de zaden (innate dormancy), metabolische blokkades (~~induced dormancy~~) en ~~externe factoren als het begraven~~ zijn van zaden (enforced dormancy) (Villiers 1975; Sarukhan, 1974). Geïnduceerde dormancy kan opgeheven worden door licht en of koude. Indien de dormancy verbroken wordt door licht, blijkt vaak de lichtkwaliteit van groot belang (Cresswell en Grime, 1981). Door omhul- ling of overschaduwning van groene plantendelen treedt er een verschuiving op van het lichtspectrum naar het verrood (730 nm). Hierdoor wordt het lichtgevoelige pigment phytochroom inactief. Door rood licht (670 nm) wordt het phytochroom weer actief (Schipper, 1981), waardoor de metabolische blokkade wordt opgeheven en de zaden kunnen gaan kiemen. *R. serotinus* kent een geïnduceerde dormancy die door koude wordt verbroken (Weber, 1981; ter Borg, 1972). De zaden van *R. serotinus* rijpen in de zaaddozen, die voor een deel van de tijd groen zijn. De dormancy zou dus voor een deel veroorzaakt kunnen worden door lichtbehoefte. Of licht een versnelde doorbreking van de dormancy geeft bij *R. serotinus* zaden is niet bekend.

Naast het tijdstip van verschijnen blijkt de rangorde waarin de kiemplanten verschijnen bepalend te zijn voor het succes van de kiemplanten van *Dactylis glomerata* (Ross en Harper, 1972). De kieming zelf kan in het algemeen geremd worden door lage temperaturen, afwezigheid van zuurstof en de aanwezigheid van vluchtige of allelo- pathische stoffen (Karssen 1980/1981b). Tevens is de diepte waarop de zaden zich in de bodem bevinden bepalend voor de rangorde van verschijnen, zoals Synmonides (1978) aantoonde bij *Corynephorus canescens*, *Spergula vernalis* en *Androsace septentrionalis*.

In de madelanden is de grondwaterstand steeds hoog, waardoor de zuurstofvoorziening in de bodem beperkt is. Er zijn aanwijzingen dat de kieming van *R. serotinus* zaden minder succesvol is bij *Holcus lanatus* als gastheer (de Hullu, 1981). Of de kieming onder zuurstofarme omstandigheden en bij meerdere gastheersoorten geremd is, is niet bekend.

Nadat de kiemplanten gehecht zijn, zijn de halfparasieten voor water, mineralen en suikers afhankelijk van de gastheren (Klaren, 1975) en krijgen ze tevens stoffen als fenolen en alkaloiden toegevoerd. De aminozuren samenstelling van de halfparasiet lijkt op die van de gastheer (Atsatt en Guldberg, 1978). De gastheer bepaalt dus voor een groot deel het aanbod van stoffen voor de parasiet. Halfparasieten met een grote genetische variatie kunnen adequaat reageren op dit verschil in moleculaire omgeving (Atsatt en Strong, 1970). Ter Borg (1972) toonde aan dat *R. serotinus* op een groot aantal gastheren kan groeien. Dit houdt echter nog niet in dat alle gastheren even goed zijn. Yeo (1964) vond dat *Euphrasia* spp. planten beter groeiden op bepaalde Leguminosae door een goede nitraat voorziening. Door successie van de vegetatie in de madelanden verandert het aanbod van gastheren (van Duuren et. al., in prep.; Schotsman, 1973). Als *R. serotinus* verschillen in groei en bloei te zien geeft bij verschillende gastheren en ~~dit gecorreleerd is met gastheren in het veld, kan dit een verklaring zijn voor een verminderde reproductive capaciteit.~~

Doel van dit onderzoek is te bepalen of ondergenoemde punten het populatiegedrag van *R. serotinus* kunnen verklaren.

1. Zaadpredatie, door deze te kwantificeren in de drie verschillende successiestadia voor verschillende groepen organismen en deze onderling te vergelijken.
 2. Remming van de kieming bij zuurstofarme omstandigheden en bij aanwezigheid van een reeks gastheren.
-
3. Kwalitatieve verschillen tussen gastheren.
 4. Licht als dormancy doorbrekende factor.

2. Materiaal en Methode.

2.1 Zaadpredatie en zaadkapitaal.

In de madelanden langs het Smalbroekerloopje zijn experimenten uitgevoerd om de zaadpredatie te kwantificeren. De percelen (2324, 58 en 57) zijn respectievelijk vanaf 1971, 1973 en 1976 in beheer bij Staats Bos Beheer en vertegenwoordigen drie fasen van de successie van *R. serotinus* (Fig. 2). De dichtheden van *R. serotinus* waren respectievelijk 65, 220 en 65 planten m^{-2} in de drie verschillende percelen (Drost, Eekman en Winter, 1982). Drost, Eekman en Winter (1982) hebben gegevens verzameld omtrent zaadproductie en zaadpredatie voor de zaadval, waarop berekeningen van dit onderzoek zijn gebaseerd.

Om de predatie van zaden na de zaadval te kunnen kwantificeren zijn, parallel aan elkaar in de drie percelen zaadmonsters uitgezet in het veld. Hiervoor zijn zaden gebruikt die datzelfde jaar (1981) geoogst zijn van een populatie in fase 2. Porties van 50 goed uitziende zaden, werden gemengd met 50 ml. gezeefde, gesteriliseerde grond afkomstig uit Smalbroek. Om predatie door verschillende groepen organismen te kunnen bepalen, werden drie series gemaakt (Tabel 1).

Tabel 1. Behandeling van *R. serotinus* zaden ten behoeve van het zaadpredatie experiment.

zaden met grond in:	TMTD ⁺	toegankelijk voor:
bakjes met vitragebodern	-	alle organismen
dichte zakjes v. woile	-	schimmels en bacteriën
dichte zakjes v. vitrage	+	kleine insecten, wormen

TMTD = zaadbeschermins en ontsmettingsmiddel en bevat 50% thiram (TMTD)(Aagrunol, 1980-1981).

De zaadmonsters werden random in het veld uitgezet, óp de grond, tussen de vegetatie op een gemaaid en gehooïd deel van het perceel, met een oppervlakte van 10x15 m., ongeveer een maand nadat de meeste zaden rijp geworden waren (Drost, Eekman en Winter, 1982). Om het verdwijnen van het zaad in de tijd te kunnen volgen, werden iedere maand 10 monsters van elke serie meegenomen naar het laboratorium, alwaar de zaden werden uitgespoeld en geteld en het kiemingspercentage (ter Borg, 1972) werd bepaald.

Om de dichtheid en de verticale verdeling van *R. serotinus* zaden in de bodem van de drie percelen te bepalen, zijn kernen gestoken met een zodeboor ($\phi=7.3$ cm.). Dit is drie keer gedaan nl. in augustus en oktober 1981 en januari 1982. Er zijn drie lagen onderscheiden
1) tussen de vegetatie en op de bodem 2) de bovenste 2 cm. van de bodem en 3) de bodemlaag die 2-5 cm diep zit. Ook hier zijn de zaden uitgespoeld en geteld en is het kiemingspercentage bepaald.

2.2 Kiemingsexperimenten.

2.2.1 Invloed van de gastheer.

In het laboratorium zijn experimenten gedaan om te onderzoeken of de aanwezigheid van verschillende gastheren invloed heeft op de kiemsnelheid van gestratificeerde *R. serotinus* zaden. De gebruikte *R. serotinus* zaden waren in 1980 verzameld in Smalbroek. Er werden 12 plantensoorten gekozen, die in de drie verschillende fasen van de successie van *R. serotinus* een belangrijk deel uitmaken van de vegetatie (van Duuren et. al., in prep; Schotsman, 1973)(Tabel 2). Nadat de zaden van de verschillende plantensoorten gekiemd waren op vochtig filtreerpapier in petrischaaltjes in een kiemkast ($25/15^{\circ}\text{C}$; $12/12$ hr.; $100 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), werden de plantjes verder gekweekt tussen twee glasplaten van ca. 16×23 cm. in de klimaatkamer ($21/15^{\circ}\text{C}$; $70\%/90\%$ RV; $16/8$ hr.; $170 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Deze 'sandwiches' (Figuur 3; zie ook de Goede, 1965) werden rechtop in een bak met 0.25 N Hoagland voedingsoplossing gezet en de voedingsoplossing werd met zwart plastic zo goed mogelijk tegen het licht afgeschermd om algengroei te onderdrukken. 1 keer per week werd de voedingsoplossing ververscht. Op 2.5 cm. van de bovenkant van de glasplaat zijn in een plooi in het filtreerpapier 25 gestratificeerde zaden (twee maanden bij 4°C in donker) van *R. serotinus* per 'sandwich' te kiemen gelegd, op het moment dat die zone goed doorworteld was. Twee weken lang werd er daarna gescoord hoeveel zaden er gekiemd waren. Dit experiment is in totaal 4 keer herhaald. Na 2 keer werden er nieuwe gastheerplanten gebruikt. Met de gegevens van de eerste 5 dagen is een regressielijn berekend als maat voor de kiemsnelheid.

2.2.2 Invloed van licht

Om te bepalen of licht (fluorescentie buizen) invloed heeft op de kiemingssnelheid en het kiemingspercentage zijn 2 series petrischalen ($\phi=9$ cm.) met daarin vochtig filtreerpapier en 50 goeduitziende zaden in een kiemkast (5°C ; $12/12$ hr; $1900\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) gezet. de eerste serie bestond uit 7 petrischalen, zonder verdere behandeling. De tweede serie waren 49 petrischalen die elk afzonderlijk in aluminiumfolie werden ingepakt. Na twee maanden begonnen de eerste zaden te kiemen en hierna werd 1 keer per week het aantal gekiemde zaden geteld. Van de eerste serie zijn steeds dezelfde petrischalen gebruikt; van de tweede serie steeds random 7 petrischalen met zaden die nog niet aan het licht blootgesteld waren.

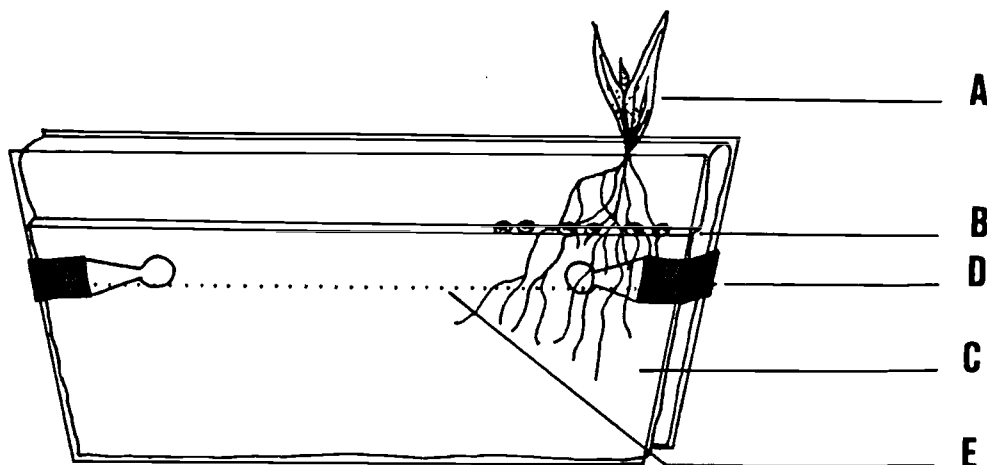
2.2.3 Invloed van diepte en vochtigheid.

Of de diepte waarop zaden zich bevinden in de grond en het vochtgehalte invloed heeft op de kieming werd onderzocht door in plaats van petrischalen p.v.c.-buisjes te gebruiken die 10 cm. lang waren en een diameter van 3.5 cm. hadden. Deze buisjes werden gevuld met een 1 : 2 zand-potgrond mengsel. Per buisje werden 15 zaden (Smalbroek 1980), die er goed uitzagen op respectievelijk 0, 1, 2, 5 en 8 cm. diepte gebracht waarna de buisjes aan beide kanten met plastic folie waarin kleine gaatjes geprikt waren, zijn afgesloten. Eén complete serie buisjes werd onder vochtige omstandigheden, dat wil zeggen in een bak met een laagje water van 1 cm., in een kiemkast (4°C , donker) gezet. Een tweede complete serie werd onder natte omstandigheden, dat wil zeggen in een bak met een laag water van 10 cm. ernaast gezet. Beide bakken werden

Tabel 2. Gastheersoorten gebruikt in groei- en kiemings-
experimenten. In de groeiexperimenten zijn alle
soorten gebruikt; in het kiemingsexperiment
de met + gemerkte.

soort	verzamelpl.	jaar	
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	perceel 854	1980	
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	perceel 854	1980	+
<i>Cerastium holosteoides</i> Fr.	perceel 854	1980	+
<i>Cynosurus cristatus</i> L.	perceel 854	1980	+
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L) P.B.	Ydermade	1980	+
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	perceel 854	1980	+
<i>Holcus lanatus</i> L.	Burgvollen	1975	+
<i>Juncus acutiflorus</i> Ehrh ex Hoffm.	Burgvollen	1977	
<i>Lolium perenne</i> L.	Bolhuis zaden	1977	+
<i>Luzula multiflora</i> (Retz) Lej.	Roodzand	1978	+
<i>Poa trivialis</i> L.	Ydermade	1975	+
<i>Plantago lanceolata</i> L.	perceel 854	1980	+
<i>Ranunculus repens</i> L.	Burgvollen	1975	+
<i>Rumex acetosa</i> L.	?	1980	+
<i>Rumex acetosella</i> L.	?	1980	

Figuur 3. Schematische voorstelling van een 'sandwich'.
A : gastheer. B : plooi in het filtreerpapier
waarin de *R. serotinus* zaden liggen. C : glas-
plaat. D : klem. E : nivo van de voedings-
oplossing (0.25 N Hoagland).



met zwart plastic folie en een glasplaat afgedekt om invloed van licht en verdamping zo klein mogelijk te maken. Na 12 weken werd gekeken hoeveel kiemplantjes er bovengekomen waren en hoeveel er gekiemd waren door uit te spoelen.

2.3 Groei bij verschillende gastheersoorten.

Voor dit experiment zijn planten van 15 verschillende soorten opgekweekt vanuit zaad (Tabel 2). Nadat de zaden gekiemd waren in petrischalen op vochtig filtreerpapier in een kiemkast ($25^{\circ}/15^{\circ}\text{C}$; $12/12$ hr; $11000\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) werden drie gekiemde zaden per pot gepoot in bloempotten, gevuld met een mengsel van zand en potaarde in een verhouding van 1 : 2. De bloempotten werden gerandomiseerd in de klimaatkamer ($21^{\circ}/15^{\circ}\text{C}$; $70\%/90\%$ RV; $16/8$ hr.; $170\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) gezet. Het licht werd geproduceerd door fluorescentie buizen (Philips double flux 33) en philiné (PHI) buizen. Drie maanden later werden in elke pot 5 gekiemde zaden van *R. serotinus* (Smalbroek, 1980) gepoot. Elke week werd 50 ml. 0.25 N Hoagland voedingsoplossing per pot gegeven. De structuur werd buiten beschouwing gelaten door de gastheerplanten opzij te buigen. Na een groeiperiode van 2 maanden zijn de *R. serotinus* planten geoogst, waarbij het aantal knopen, de lengte, het aantal bloemen en het drooggewicht werd bepaald.

3. Resultaten.

3.1 Zaadpredatie en zaadkapitaal.

3.1.1 Zaadpredatie.

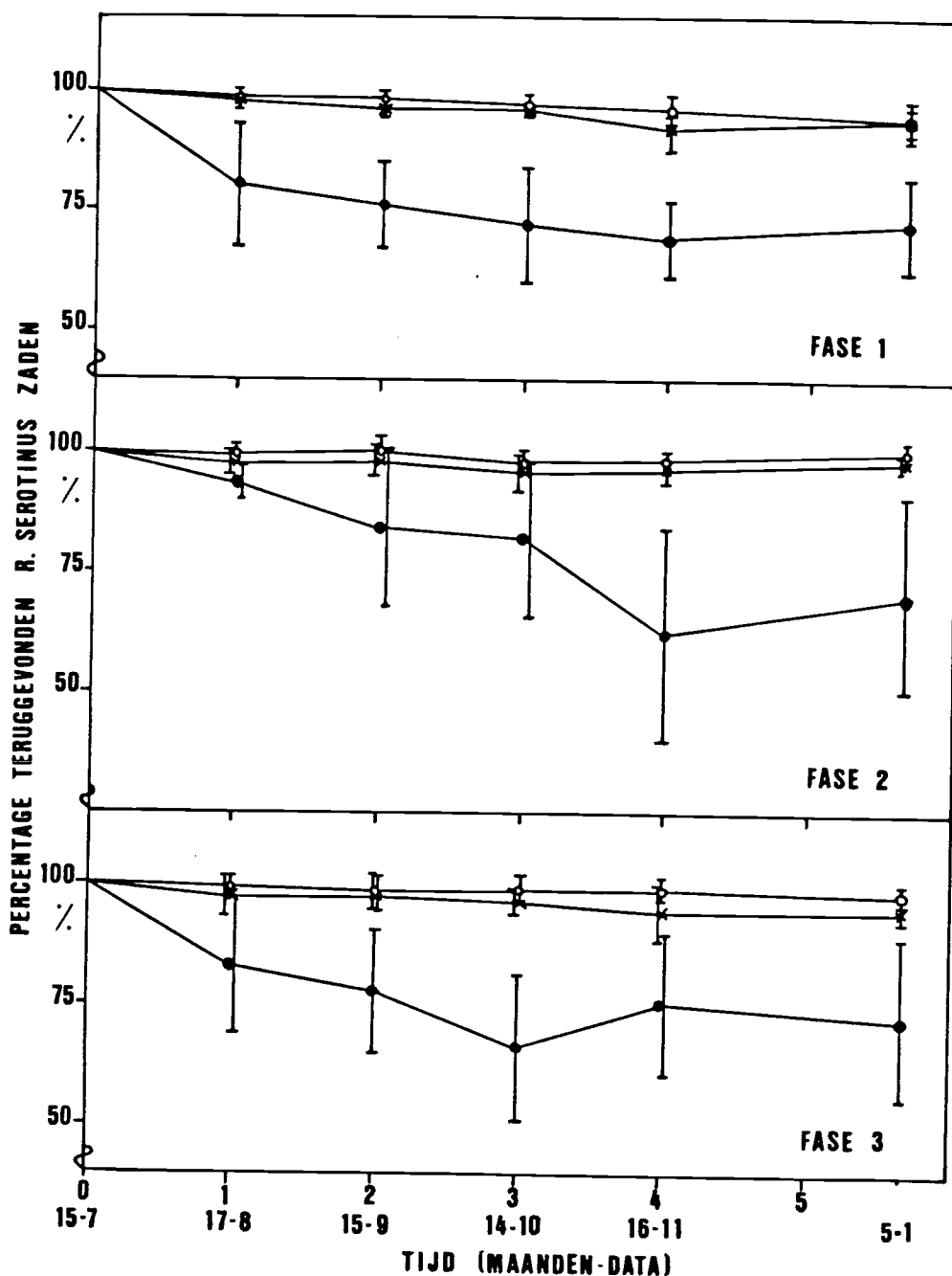
Eén maand na het inzetten van de proef blijkt het gemiddelde aantal zaden in de bakjes op de percelen in fase 1 en fase 3 significant lager dan in de voile en vitrage zakjes (Fig. 4) , maar daalt daarna niet meer. Hieruit blijkt dat de zaden al vóór de eerste meting waren verdwenen. In het perceel in fase 2 verdwijnt nog wel zaad na de eerste waarneming (Fig. 4). In januari is er in totaal 28-30% van het zaad verdwenen en is er geen verschil meer tussen de drie percelen. In alle drie de percelen is de daling van het gemiddelde aantal zaden door activiteiten van kleine dieren, schimmels en bacteriën erg gering.

Het kiemingspercentage van de uitgezette zaden daalt alleen significant van de zaden in de bakjes en in de voile zakjes in het fase 1 perceel. De zaden behandeld met het zaadbeschermingsmiddel kiemen steeds even goed als de niet behandelde zaden die op de andere twee percelen hadden gelegen.

3.1.2 Zaadkapitaal.

In juli en januari is het aantal zaden m^{-2} in het fase 3 perceel significant lager dan in de andere twee percelen. In oktober verschilt alleen het perceel in fase 1 significant van het perceel in fase 3. Het perceel in fase 2 neemt dan een intermediare plaats in (Fig. 5). De daling tussen de eerste en de tweede bepaling is in alle drie percelen significant en er verdwijnt eenderde

Fig. 4. Percentages teruggevonden zaden in bakjes (●), voile zakjes (○) en vitrage zakjes (x), nadat deze in drie verschillende percelen uitgezet waren geweest vanaf 15-7-'81. Gemiddelden gegeven met een 95% betrouwbaarheidsinterval.



tot bijna de helft van het zaad. Tussen oktober en januari verdwijnt er geen zaad meer.

Uit de onderverdeling van drie horizonten blijkt dat de zaden tot twee maanden na de zaadval voornamelijk op de grond en tussen de vegetatie liggen (Fig. 5). Een kleiner deel ligt tussen 0 en 2 cm. diepte, terwijl naar verhouding slechts weinig zaden dieper dan 2 cm. liggen. Na twee maanden is dit beeld veranderd. Er liggen maar weinig zaden meer op de grond en het grootste gedeelte ligt dan tussen 0 en 2 cm. In januari is hetzelfde verdelingspatroon te vinden als in oktober.

Het kiemingspercentage (Fig. 5) blijkt te verschillen voor de drie onderscheiden horizonten. Zaden in de bovenste twee lagen blijken beter te kiemen dan de zaden uit de onderste laag, waarvan 50% kiemt tegenover 70-80% in de bovenste lagen. Dit geldt voor zaden gevonden op percelen in fase 2 en 3. Zaden gevonden op het perceel in fase 1 in diepere lagen blijken ook goed te kiemen.

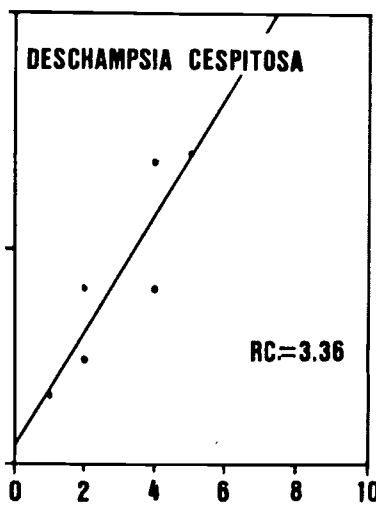
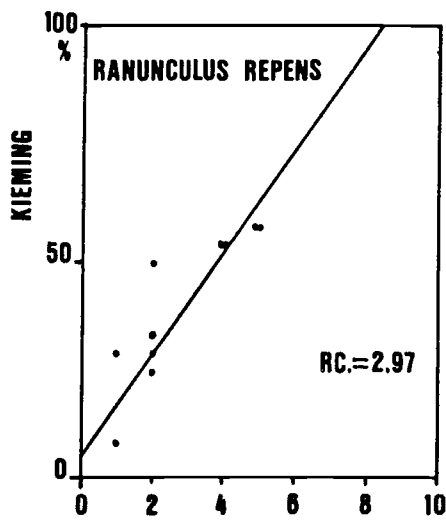
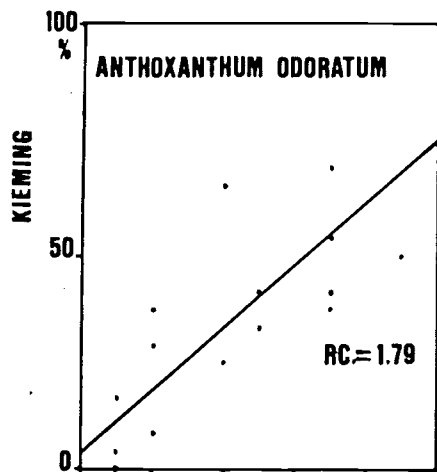
3.2 Kiemingsexperimenten.

3.2.1 Kieming bij verschillende gastheren.

De berekende regressielijnen zijn tegen elkaar getoetst en hieruit blijkt dat *R. serotinus* zaden significant langzamer kiemen bij *Anthoxanthum odoratum* dan bij alle andere plantensoorten die getest zijn. Zaden gekiemd bij *Deschampsia cespitosa* kiemen niet sneller dan zaden gekiemd bij *Holcus lanatus* en *Cynosurus cristatus* maar wel sneller dan bij de andere soorten. (Fig. 6; Tabel 3).

Om te bepalen of de kiemsnelheid bij gastheren uit de verschillende successiestadie als groep nog verschillen zijn alle gegevens per groep samengenomen. Zaden gekiemd

Fig. 6. Kieming van *R. serotinus* zaden bij aanwezigheid van 3 verschillende gastheren.



D A G E N

bij gastheren die in fase 3 voorkomen kiemen langzamer dan bij gastheren uit de andere successiestadia.

3.2.2 Invloed van licht tijdens stratificatie.

Uit Figuur 7 blijkt dat zaden die tijdens het stratificatieproces licht krijgen eerder kiemen dan zaden die geen licht krijgen. Bij de in het licht gestratificeerde zaden blijkt na 7 weken 50% gekiemd te zijn. De in het donker gestratificeerde zaden bereiken dit percentage pas na $8\frac{1}{2}$ week. Het uiteindelijke kiemingsresultaat verschilt echter niet.

3.2.3 Invloed van zaaidiepte en vocht.

De diepte waarop de zaden liggen in een bodem is van invloed op het kiemingssucces (Fig. 8). Zaden die op 8 cm. diepte liggen kiemen onder vochtige omstandigheden helemaal niet meer. Onder natte omstandigheden kiemen alleen zaden die bovenop de grond of op 1 cm. diepte liggen nog. Zaden die dieper liggen niet. Tijdens het experiment zijn geen zaden verdwenen door rotting of iets dergelijks.

3.3 Groei bij verschillende gastheren.

Door middel van een éénwegvariantieanalyse is er getoetst of er verschillen zijn tussen *R. serotinus* planten gekweekt bij verschillende gastheren wat betreft lengte, aantal bladparen, aantal bloemen en drooggewicht. Er blijkt geen verschil te zijn in het gemiddelde aantal bladparen van *R. serotinus*. Voor de drie andere variabelen wel. De significante verschillen tussen gastheren zijn aangegeven in Tabel 4 en Tabel 5.

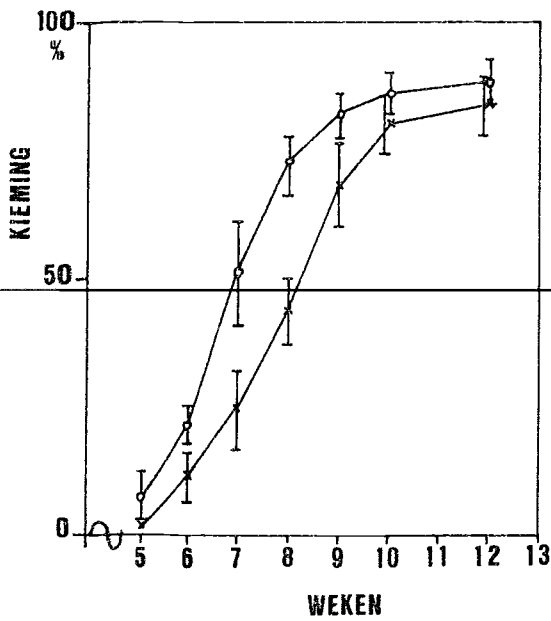


Fig. 7. Kieming van *R. serotinus* zaden die in het donker (x) en in het licht (o) gestratificeerd zijn bij 5°C. Gemiddelden gegeven met een 95% betrouwbaarheidsinterval.

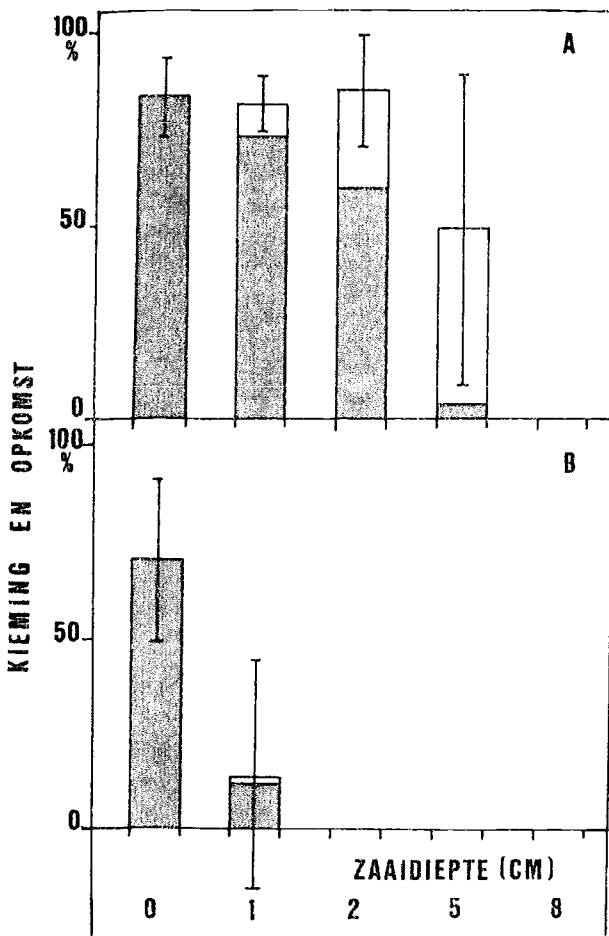



Fig. 8. Kieming en opkomst (%) van *R. serotinus* zaden die op verschillende dieptes (cm) gezaaid zijn en gestratificeerd zijn onder vochtige (A) en natte (B) omstandigheden in het donker bij 4°C. Gemiddelden gegeven met een 95% betrouwbaarheidsinterval.

 opgekomen kiemplant
 gekiemd

Tabel 5. Signifikante verschillen in aantal bloemen van *R. serotinus* na groei bij verschillende gastheren.

	Lolium	Festuca	Juncus	Luzula	Holcus	Ranunculus	Agrostis	Poa	Anthoxanthum	Deschampsia	Cynosurus	Cerastium	<i>R. acetosella</i>	<i>R. acetosa</i>
Lolium				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Festuca				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Juncus						x		x	x	x	x	x	x	x
Luzula	x	x						x	x	x	x	x	x	x
Holcus	x	x						x	x	x	x	x	x	x
Ranunculus	x	x	x							x	x	x	x	x
Agrostis	x	x											x	x
Poa	x	x	x	x	x									x
Anthoxanthum	x	x	x	x	x									
Deschampsia	x	x	x	x	x	x								
Cynosurus	x	x	x	x	x	x								
Cerastium	x	x	x	x	x	x								
<i>R. acetosella</i>	x	x	x	x	x	x	x	x						
<i>R. acetosa</i>	x	x	x	x	x	x	x	x						

Tabel 6. Gemiddeld aantal bloemen, lengte en drooggewicht van *R. serotinus* planten na groei bij drie groepen gastheren die drie fasen van de successie representeren. Gemiddelden gegeven met een 95% betrouwbaarheidsinterval.

	fase 1	fase 2	fase 3
	Festuca <i>R. acetosa</i> Poa Lolium	Agrostis Cerastium Deschampsia Holcus Ranunculus	<i>R. acetosella</i> Cynosurus Anthoxanthum Luzula Juncus
aantal bloemen n =	1.7 [±] 0.2 127	1.1 [±] 0.2 114	1.1 [±] 0.2 124
drooggewicht (10 ⁻³ g) n =	48.1 [±] 6.3 40	28.8 [±] 6.9 43	29.7 [±] 6.2 47
lengte (cm.) n =	12.2 [±] 1.0 127	10.6 [±] 0.7 114	9.9 [±] 0.6 124

Nadat de gastheersoorten in drie groepen, die de verschillende successie stadia vertegenwoordigen, gerangschikt zijn, blijkt dat de gastheersoorten voorkomend in fase 1 significant grotere planten geven met hoger drooggewicht en met meer bloemen per plant. Er is geen ~~verschil tussen fase 2 en fase 3.~~

4. Discussie en Conclusies.

4.1 Zaadkapitaal en zaadpredatie.

In percelen in fase 2 en fase 3 van de successie was voor de zaadval nog zaad aanwezig in de bodem (Fig. 5) ... Blom, 1982). De kiemkracht van deze zaden was echter erg laag en de zaden waren waarschijnlijk niet levend meer. In het perceel in fase 1 zijn geen zaden aangetroffen (Fig. 5 ; Blom, 1982).

De zaadproductie m^{-2} (Drost, Eekman en Winter, 1982) en de gevonden hoeveelheden zaad in de bodem m^{-2} één maand nadat de meeste zaden uit de dozen waren gevallen komen voor twee van de drie percelen overeen (Fig. 5). Voor het perceel in fase 2 is echter een hogere productie berekend dan uiteindelijk gevonden is. Dit verschil is te wijten aan het feit dat er in twee verschillende percelen, beide in fase 2, gemeten is. De proefveldjes in respectievelijk fase 1 en fase 3 waren op dezelfde percelen gelegen.

In Fig. 9 zijn gegevens van productie, zaadkapitaal en predatie samengevoegd. Voor Fig. 9, fase 2, is de aanname gemaakt dat de productie gelijk is aan het aantal gevonden zaden in augustus om bovengenoemde reden. In Fig. 9, fase 1 lijkt het gemiddelde aantal zaden m^{-2} tussen oktober en januari weer toe te nemen. In Fig. 5 is echter te zien dat de spreiding in de laatste waarneming erg groot is.

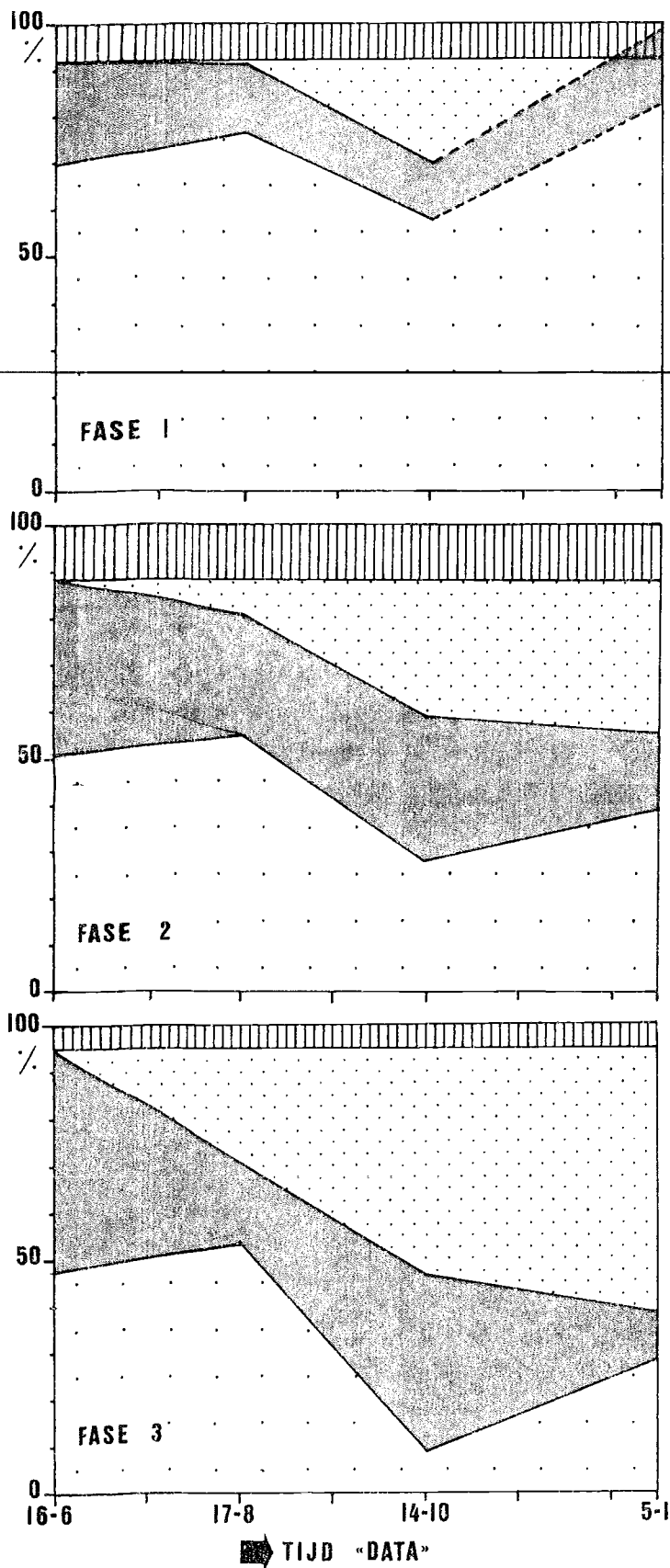


Fig. 9. Zaaddynamica van *R. serotinus* in drie fasen van de successie.

Tevens verschilt het gemiddelde niet significant van het gemiddelde dat in oktober gevonden is.

Er blijken opmerkelijke verschillen te zijn tussen de percelen. In percelen in fase 2 en fase 3 verdwijnt tussen juni en augustus zaad in tegenstelling tot het perceel in fase 1. In deze periode neemt voor deze beide percelen het percentage niet-kiemkrachtig zaad af. Een verklaring hiervoor kan zijn, dat in fase 1 alle zaden nog 'nieuw' zijn met een hoge kiemkracht. In beide andere percelen is een deel van het zaad oud en niet levenskrachtig meer. Dit deel is waarschijnlijk eerder onderhevig aan rottingsprocessen dan het kiemkrachtige zaad. Een onderverdeling in soort predatoren die verantwoordelijk zijn voor het verdwijnen van het zaad is hier niet mogelijk. De daling in kiemkracht in oktober van zaden uit percelen in fase 2 en fase 3 is te wijten aan infecties tijdens het stratificeren en kan niet representatief worden geacht. Uiteindelijk blijft er in de percelen in fase 2 en fase 3 een kleiner percentage kiemkrachtig zaad over dan in perceel in fase 1. Absoluut blijven er echter op het perceel in fase 2 ongeveer evenveel zaden m^{-2} over als op het perceel in fase 1, namelijk ongeveer 1500 zaden m^{-2} . Op het perceel in fase 3 blijven er ongeveer 700 zaden m^{-2} over die kiemkrachtig zijn.

De predatie die voornamelijk in de maanden juli tot september plaatsvindt, is voor een groot deel te wijten aan grote dieren, waarschijnlijk muizen, vogels en slakken (Fig. 4). In soortgelijke vegetatie is door Masselink (1980) een predatie na de zaadval gevonden bij *Melampyrum pratense* L. van 64% veroorzaakt door muizen. Dat predatie juist na de zaadval plaatsvindt wordt veroorzaakt doordat de zaden nog op de grond liggen. Later worden de zaden overgroeid en komen ze

wat dieper in de grond te liggen (Fig. 5) wat predatie moeilijker maakt. Van zoekgedrag van de predatoren lijkt hier geen sprake. Ditzelfde is gevonden door Heithaus (1981). Zaden van drie soorten boskruiden *Asarum canadense* L., *Jeffersonia diphylla* (L) Press. en

Sanguinaria canadensis L. worden door mieren verspreid. Na verspreiding blijkt de predatie door knaagdieren sterk afgenomen te zijn.

In het experiment om de zaadpredatie te bepalen is geen significante daling van het gemiddeld aantal zaden in de voile en vitrage zakjes gevonden (Fig. 4). Een verklaring hiervoor kan zijn, dat er goed uitziende zaden zijn uitgezet. Deze zaden zijn minder vatbaar voor schimmels en bacteriën. McDonald, Bos en Gumel (1981) hebben gevonden dat pinda's die aangetast waren door nematodes een verhoogde kans op infectie van schimmels hadden dan gezonde zaden.

In de monsters zijn in september en oktober eieren van regenwormen gevonden en de maanden daarop ook wormen. Leemburg-de Graaf (1974) heeft experimenten gedaan om te onderzoeken of regenwormen *R. serotinus* zaden eten. Van de aangeboden zaden werd slechts een klein deel geconsumeerd. Een verklaring hiervoor kan zijn, dat de zaden vrij groot zijn. McRill en Sagar (1973) hebben aangetoond dat wormen een preferentie hebben voor kleine zaden. 14 soorten zaden zijn hiervoor getest met als uitersten *Poa annua* en *Hordeum* spp. Consumptie betekent echter niet dat alle zaden verloren gaan. Na passage door het darmkanaal blijven van de meeste geconsumeerde zaadsoorten meer dan 50% levenskrachtig (McRill en Sagar, 1973).

Het percentage zaad dat verdwijnt van het geproduceerde zaad voordat het uit de dozen valt (Fig. 5) en de snelheid waarmee zaad verdwijnt na de zaadval (Fig. 4)

verschilt niet voor de drie verschillende fasen van de successie. De verschillen die er zijn, worden niet beïnvloed door predatie. Predatie kan dus geen verklaring geven voor het populatie gedrag van *R. serotinus*.

4.2 Dormancy en licht.

Licht blijkt het verbreken van de dormancy van *R. serotinus* te versnellen (Fig. 7). 7 weken na het inzetten blijkt 50% van de in het licht gestratificeerde zaden gekiemd te zijn. De in het donker gestratificeerde zaden bereiken dit percentage pas na 8½ week. Maun (1981) heeft gevonden dat zaden van *Calamovilfa longifolia* in het licht sneller kiemen als ze eerst gestratificeerd waren. Evenals *R. serotinus* had het geen effect op het uiteindelijke kiemingspercentage. Zaden van veel kruiden hebben een of meer factoren nodig om dormancy te doorbreken (Villiers, 1975). Door vegetatie gefilterd licht kan dormancy induceren (Silverton, 1980; Cresswell en Grime, 1981). Geen enkele soort wordt echter 100% geremd en om toch op het juiste moment te kiemen veronderstelt Silverton dat er tevens een door een andere factor geïnduceerde dormancy aanwezig moet zijn, bij voorbeeld temperatuur. Dormancy veroorzaakt door afwezigheid van licht kan worden veroorzaakt doordat zaden begraven raken. Wesson en Wareing (1969) en onlangs ook van Baalen (1982) hebben gevonden dat zaden die eerst niet afhankelijk waren van licht voor kieming na contact met de bodem of een periode van begraven te zijn geweest, wel licht nodig hadden om te kiemen. Uit Fig. 5 blijkt dat voor de aanvang van de winter *R. serotinus* zaden dieper in de grond komen te liggen. Omdat de doordringbaarheid van licht in de bodem uitermate klein is, kunnen zaden die in de bovenste laag aarde liggen eerder kiemen. Zaden die dieper liggen volgen enige dagen later.

4.3 Zaaidiepte.

R. serotinus zaden die op een diepte van 5 cm. begraven liggen kunnen nog wel kiemen (Fig. 8). Dit komt overeen met eerdere waarnemingen (ter Borg, 1972).

Na 12 weken is er echter nog wel een verschil te zien in het aantal bovengekomen kiemplanten. Watkinson (1978) heeft bij *Vulpia fasciculata* een verschil van 8% gevonden in het aantal kiemplanten dat was verschenen bij een zaaidiepte van respectievelijk 0 en 3 cm. Hij vond nog wel kieming op 10 cm. diepte, maar er verschenen geen kiemplanten meer. *Calamovilfa longifolia* kiemplantjes kunnen niet meer boven de grond komen als de zaden 6 cm. diep gezaaid zijn (Maun, 1981). Naast het al of niet kunnen verschijnen van kiemplanten door het begraven zijn, zijn er ook verschillen gevonden in tijd van bovenkomen (Symonides, 1978). Zij zaaide *Corynephorus canescens*, *Spergula vernalis* en *Androsace septentrionalis* op 0.5 en 3.0 cm. diepte en vond een verschil in tijd van verschijnen van 2 tot 3 dagen.

4.4 Allelopatische effecten van gastheren.

De aanwezigheid van wortels van een aantal gastheersoorten kan de kieming van gestratificeerde *R. serotinus* zaden remmen en wel zodanig dat de groep gastheren die voorkomen in de derde fase van de successie van *R. serotinus* als geheel een vertraagde kieming te zien geven (Tabel 3). Er is gedurende de eerste dagen van de kieming gemeten en het effect zou versterkt kunnen worden als zaden langer aan een dergelijk wortelmilieu worden blootgesteld. Dit wordt onderzocht door Paul Brugman. Dat excretieproducten van wortels de vegetatie samenstelling kunnen beïnvloeden is aangetoond door

Jackson en Willemsen (1976). *Ambrosia artemisiifolia*, een vertegenwoordiger van de eerste successie vegetatie van verlaten bouwlanden, blijkt via de wortels fenol-zuren af te scheiden. Deze fenolzuren remmen de kieming van soorten van het eerste successiestadium.

4.5 Effecten van hoge bodemvochtigheid.

Een ander aspect dat kieming beïnvloedt, blijkt het vochtgehalte van de bodem te zijn (Fig. 8). Water in plaats van lucht in de poriën verlaagt het zuurstofgehalte in de bodem en als er veel humine zuren in het water opgelost zijn, is de zuurstofconcentratie nog lager. Onder zuurstofarme omstandigheden kunnen zaden stoffen als ethanol, aceton en acetaldehyde afscheiden waarvan gevonden is dat ze kieming remmen. Als er meer zuurstof in de bodem wordt gebracht door beluchten, worden de effecten mindere (Holm, 1972). Tevens kan de remming het gevolg zijn van verhoogde CO₂-concentraties (Karssen, 1980/1981a). 2-4 % CO₂ remt de kieming van *Capsella bursa pastoris* en *Senecio vulgaris* (Popay en Roberts in Karssen, 1980/1981a). In de bodem komt deze concentratie zelden boven 1% CO₂, maar in de directe omgeving van het zaad kan de concentratie anders zijn (Karssen, 1980/1981a).

In het experiment om de predatie te kwantificeren is een afname in kiemkracht van de zaden in de bakjes en de voile zakjes afkomstig uit het perceel in fase 1 gemeten. De zaden die behandeld waren met TMTD (vitrage zakjes) bleven even kiemkrachtig als de niet behandelde zaden op de andere percelen. Gezien het feit dat *R. serotinus* zaden onder experimentele omstandigheden niet of slecht kiemen bij een hoge bodemvochtigheid en het feit dat het proefveld van fase 1 gekenmerkt wordt

door een hogere grondwaterstand dan de andere twee proefveldjes, lijkt het aannemelijk dat grondwaterstand voor een deel de verspreiding van *R. serotinus* in de made-landen bepaalt. Dit argument wordt versterkt door het gegeven dat er in dat deel van het perceel minder planten m^{-2} staan dan verwacht mocht worden (mond. med. Winter).

4.6 Groei bij verschillende gastheersoorten.

Verschillende europese Rhinanthoïdeae blijken niet gastheer specifiek te zijn (Weber, 1976; Wilkins, 1963) evenals de meeste noord-amerikaanse soorten (Musselman en Mann, 1977). Slechts twee van de onderzochte soorten nl. *Striga asiatica* en *Seymeria cassioides* blijken één soort als gastheer te hebben. Verschillende *Odontites* soorten (Scrophulariaceae) blijken ook niet gastheer specifiek te zijn, maar er zijn wel opmerkelijke verschillen gevonden als gevolg van verschillende gastheren (Snogerup, 1982). *R. serotinus* planten kunnen op een reeks plantensoorten parasiteren (Tabel 4, 5 en 6). De planten verschillen dan echter in grootte, drooggewicht en aantal bloemen en dit blijkt gecorreleerd te zijn met gastheren in de vegetatie van de drie successiestadia. Planten groeiend op gastheren van de tweede en derde fase zijn minder groot en produceren minder bloemen.

Atsatt en Strong (1970) vonden een genetisch verschil in haustorie vorming en verschillen in potentie om gastheerproducten te gebruiken, waardoor het al of niet bloeien van *Orthocarpus purpurescens* te verklaren was. Er is een correlatie gevonden tussen de grootte van de plant en het aantal haustoriën dat gevormd is. Dit blijkt genetisch bepaald te zijn, maar kan sterk beïnvloed

worden door chemische stoffen aanwezig in een extract van soja bonen (Atsatt en Hansen, 1978).

Het aantal zaden per zaaddoos verschilt niet significant in de drie successiefasen (Drost, Eekman en Winter, 1982). Door het lager aantal bloemen geproduceerd neemt de reproductieve capaciteit af in de tweede en derde fase van de successie. Het aantal geproduceerde zaden is op zich geen goede maat voor de fitness van een plant, maar het aantal zaden dat ná de predatie voor de zaadval over blijft. Is de predatie dichtheidsafhankelijk dan kan er gecorrigeerd worden en de uiteindelijke bijdrage aan de zaadvoorraad voor het volgend jaar gelijk worden (Zimmerman, 1980). Gebleken is dat de predatie voor de zaadval in de drie stadia niet significant verschilde en er dus geen dichtheidsafhankelijke predatie optreedt. Het aantal zaden cq. zaaddozen die geproduceerd worden kunnen dus als maat voor de fitness fungeren.

4.7 Eindconclusies.

In de loop van de successie verandert de soortensamenstelling van de madelanden in de Drentse A. Met de soortensamenstelling verandert ook de structuur van de vegetatie. Factoren als licht, begraven zijn en allelopatische effecten van gastheren bepalen mede de tijd van kiemen en de kiemsnelheid. Gastheren uit fase 3 van de successie bleken een vertragend effect op de kieming van *R. serotinus* zaden te hebben.

Na hechting en vestiging van keimplanten van *R. serotinus* zijn deze afhankelijk van de gastheren. Gebleken is dat er kwalitatieve verschillen zijn tussen de gastheren.

Gastheren uit fase 2 en fase 3 van de successie bleken kleinere planten met minder bloemen te geven dan gastheren uit fase 1.

De veranderende soortensamenstelling van de omringende vegetatie blijkt van belang te zijn in het successieverloop van *R. serotinus*. De verschillen die gevonden zijn, zijn echter gradueel van aard en kunnen niet alleen het plotselinge afnemen in dichtheid **van *R. serotinus*** na een periode van hoge dichtheid (fase 2) verklaren.

Een verandering in predatiedruk gedurende de successie blijkt niet plaats te vinden. De verschillen die er zijn tussen percelen in een bepaalde fase van de successie worden niet beïnvloed door predatie.

Verder onderzoek naar populatieregulerende factoren is nodig om het populatiegedrag van *R. serotinus* sluitend te kunnen verklaren en voorspellen.

5. Samenvatting.

Onderzocht is de invloed van zaadpredatie en gastheren op het populatiegedrag -successie- van *Rhinanthus serotinus* (Schönh) Oborny.

Zaadpredatie is experimenteel gekwantificeerd voor drie groepen organismen : 1- schimmels en bacteriën, 2- kleine dieren en 3- grote dieren. Het grootste deel (28-30%) van het zaad verdwijnt in de maanden juli en augustus door activiteiten van grote dieren. Daarna verdwijnt er geen zaad meer. De zaadpredatie verschilt echter niet in drie fasen van de successie.

De actuele zaadvoorraad is in augustus en oktober 1981 en in januari 1982 bepaald. Tussen augustus en oktober verdwijnt eenderde tot bijna de helft van het zaad. Dat ná oktober geen zaden meer verdwijnen komt waarschijnlijk doordat de zaden dieper in de bodem (0-2) terecht komen, waardoor ze moeilijker te bereiken zijn voor de predatoren. De successie van *R. serotinus* blijkt niet te verklaren te zijn door predatie verschillen, daar de predatiedruk zowel voor als na de zaadval in alle percelen even groot is.

Bodemvochtigheid kan een factor zijn die de verspreiding van *R. serotinus* mede bepaald, daar hoge bodemvochtigheid het kiemen van *R. serotinus* zaden remt.

Licht tijdens stratificatie blijkt het doorbreken van dormancy te versnellen. In licht zijn na 7 weken 50% van de zaden gekiemd. In het donker duurt dat $8\frac{1}{2}$ week. Het uiteindelijke kiemingspercentage verschilt niet.

Gastheren blijken zowel de kiemsnelheid van gestratificeerde *R. serotinus* zaden te kunnen beïnvloeden als de reproductieve capaciteit. De verschillen zijn echter gradueel en kunnen niet het plotselinge afnemen in dichtheid van *R. serotinus* na een periode van hoge dichtheid geheel verklaren.

Literatuur.

1. AAgrunol, 1980-1981. Gewasbeschermingsmiddelen voor landbouw en tuinbouw en middelen voor gebruik in huis en tuin. Aagrunol b.v. Groningen.
2. Atsatt, P. R. en Hansen, I. M., 1978. Correlation between haustoria formation and parasitic development in Orthocarpus purpurascens. Annals of Botany 42 : 1271-1276.
3. Atsatt, P. R. en Guldberg, L. D., 1978. Host influence on floral variability in *Orthocarpus densiflorus* (Scrophulariaceae). *Plant. Syst. and Evolution* 129-3 : 167-177.
4. Atsatt, P. R. en Strong, D. R., 1970. The population biology of annual grassland hemiparasites. I Host environment. *Evolution* 24-2 : 278-291.
5. Baalen, J. van, 1982. Germination ecology and seed population dynamics of *Digitalis purpurea* L. *Oecologia (Berl)* 53 : 61-67.
6. Batzli, G. O. en Pitelka, F. A., 1970. Influence of meadow mouse populations on California grassland. *Ecology* 51 : 1027-1035.
7. Blom, J., 1982. De betekenis van de selectie in het kiemplantstadium van *Rhinanthus serotinus* met betrekking tot het aantalsverloop van *Rhinanthus* in de loop van de successie. Doct. verslag RUG in prep.
8. Borg, S. J. ter, 1972. Variability of *Rhinanthus serotinus* (Schönh)Oborny in relation to the environment Diss. RUG.
9. Cohen, D., 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *J. of Theoretical Biology* 12 : 119-129.
10. Cresswell, E. G. en Grime, J. P., 1981. Induction of a light requirement during seed development and its ecological consequences. *Nature* 291 : 583-585.
11. Drost, J., Eekman, G. en Winter, L., 1982. Populatie regulatie bij de door hommels bestoven *Rhinanthus serotinus*. Doct. verslag RUG.
12. Duuren, L. van, Bakker, J. P. en Fresco, L. E. M., 1982. From intensively agricultural practices to hay-making without fertilization effects on moist grassland communities. in prep.
13. Goede, P. de, 1965. Onderzoek naar relaties tussen verschillende halfparasieten en hun gastheer. Doct. verslag RUG.
14. Harper, J. L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
15. Heithaus, E. R., 1981. Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants. *Ecology* 62-1 : 136-145.
16. Holm, R. E., 1972. Volatile metabolites controlling germination in buried seeds. *Plant. Physiol.* 50 : 293-297.

17. Howell, N., 1981. The effect of seed size and relative emergence time on fitness in a natural population of *Impatiens capensis*. *Am. Midl. Nat.* 105-2 : 312-320.
18. Hullu, E. de, 1981. De invloed van structuur en gastheer op het populatiegedrag van *R. serotinus*. Voortgangsverslag 2. Lab. v. Ploec., Groningen.
19. Jackson, J. R. en Willemsen, R. W., 1976. Allelopathy in the first stages of secondary succession on the piedmont of New Jersey. *Am. J. Bot.* 63 : 1015-1023.

20. Janzen, D. H., 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2 : 465-492.
21. Jansen, G., 1976. Een aanzet tot populatie dynamisch onderzoek van het zaadstadium van *R. serotinus* (Schönh)Oborny. Doct. verslag RUG.
22. Karssen, C. M., 1980/1981a. Environmental conditions and endogenous mechanisms involved in secondary dormancy of seeds. *Isr. J. of Bot.* 29(1-4) : 45-64.
23. Karssen, C. M., 1980/1981b. Patterns of change in dormancy during burial of seeds in soil. *Isr. J. of Bot.* 29(1-4) : 65-73.
24. Klaren, C. H., 1975. Physiological aspects of the hemiparasite *Rhinanthus serotinus*. Diss. RUG.
25. Leemburg-v.d. Graaf, C. A., 1974. Populatie-dynamica van *Rhinanthus serotinus* (Schönh)Oborny. Doct. verslag RUG.
26. Linhart, Y. B., 1976. Density-dependent seed germination strategies in a colonizing versus non-colonizing plant species. *J. of Ecol.* 64 : 375-380.
27. Maun, M. A., 1981. Seed germination and seedling establishment of *Calamovilfa longifolia* on lake Huron, Canada, sand dunes. *Can. J. Bot.* 59(4) : 460-469.
28. Masselink, A. K., 1980. Germination and seed population dynamics in *Melampyrum pratense* L. *Acta Botanica Neerlandica* 29(5/6) : 451-468.
29. McDonald, D., Bos, W. S. en Gumel, M. H., 1981. Effects of infestation of peanut (groundnut) seed by the testa nematode, *Aphelenchoides arachidis*, on seed infection by fungi and on seedling emergence. *Samaru Res. Bull.* 0(303) : 1-4.
30. McRill, M. en Sagar, G. R., 1973. Earth worms and seeds. *Nature* 243 : 482.
31. Musselman, L. J. en Mann, W. F., 1977. Host plants of some *Rhinanthoideae* (Scrophulariaceae) of Eastern North America. *Pl. Syst. Evol.* 127 : 45-53.
32. Nanninga, H. J., 1981. Variatie van *Rhinanthus serotinus* (Schönh)Oborny in ruimte en tijd. Doct. verslag RUG.
33. O'Dowd, D. J., en Hey, M. E., 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral (*Datura discolor*) : seed escape from rodents. *Ecology* 61(3) : 531-540.
34. Ross, M. A. en Harper, J. L., 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. *J. of Ecology* 60 : 77-88.

35. Sarukhan, J., 1974. Studies on plant demography of *Ranunculus repens*, *Ranunculus bulbosus* and *Ranunculus acris*. II Reproductive strategies and seed population dynamics. *J. of Ecol.* 62 : 151-178.
36. Schipper, P., 1981. De invloed van lichtkwaliteit op de kieming van zaden. Colloquium Ploec. RUG.
37. Schotsman, N., 1973. Madelanden in het stroomdal-landschap Drentse A. ~~Ontwikkeling en typologie van de vegetatie bij een natuurtechnisch beheer.~~
Doct. verslag RUG.
38. Sheldon, J. C., 1974. The behaviour of seeds in soil. III The influence of seed morphology and the behaviour of seedlings on the establishment of plants from surface lying seeds. *J. of Ecol.* 62 : 47-66.
39. Silvertown, J. W., 1980. Leaf canopy induces dormancy in a grassland flora. *New Phytologist* 85(1) : 109-118.
40. Snogerup, B., 1982. Host influence on North-west European taxa of *Odontites* (*Scrophulariaceae*). *Ann. Bot. Fennici* 19 : 17-30.
41. Symonides, E., 1978. Effect of seed size and depth of sowing on the germination and survival of psammophyta seedlings. *Ekol. Pol.* 26 : 123-139.
42. Villiers, T. A., 1975. Dormancy and the survival of plants. *Studies in Biology* no. 57. Edward Arnold Ltd., London.
43. Watkinson, A. R., 1978. The demography of a sand dune annual *Vulpia fasciculata*. II The dynamics of the seed population. *J. of Ecol.* 66 : 35-44.
44. Weber, H. C., 1981. Untersuchungen an parasitischen *Scrophulariaceen* (*Rhinanthoïden*) in Kultur. I Keimung und Entwicklungsweise. *Flora* 171 : 23-28.
45. Weber, H. C., 1976. Ueber Wirtspflanzen und parasitismus einiger mitteleuropäischer *Rhinanthoïdeae* (*Scrophulariaceae*). *Plant. Syst. Evol.* 125(2) : 92-107.
46. Wesson, G. en Wareing, P. F., 1969. The induction of light sensitivity in weed seeds by burial. *J. of Exp. Bot.* 20 : 414-425.
47. Wilkins, D. A., 1963. Plasticity and establishment in *Euphrasia*. *Annals of Botany* 107-27 : 533-553.
48. Yeo, P. F., 1964. The growth of *Euphrasia* in cultivation. *Watsonia* 6 : 1-24.
49. Zimmerman, M., 1980. Reproduction in *Polemonium foliossimum*. Pré-dispersal seed-predation. *Ecology* 61(3) : 502-506.

Bijlage 1a. Resultaten Predatie-experiment.

Fase 1. Het aantal zaden teruggevonden in A : voile zakjes, B : vitrage zakjes en C : bakjes, nadat 10 zaadmonsters per behandeling met elk 50 zaden vanaf 15-7 in het veld uitgezet waren geweest. Gemiddelde van aantal terug gevonden zaden en kiemingspercentage is gegeven met een 95% betrouwbaarheidsinterval.

datum	17-8		15-9		14-10		16-11		5-1			
	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %	gevonden	gekield gevonden	kiem. %	
A	1	50	92.0	50	76.0	49	91.8	50	80.0	43	5	86.0
	2	48	91.7	50	86.0	49	91.8	48	60.4	49	6	79.6
	3	49	91.8	49	95.9	49	95.9	48	87.3	49	14	87.8
	4	50	84.0	49	87.8	49	93.8	49	87.8	46	7	78.3
	5	47	97.9	47	97.9	49	95.9	50	68.0	48	17	81.3
	6	49	93.9	48	97.8	46	97.8	47	87.2	46	0	78.3
	7	50	82.0	50	94.0	49	91.8	45	86.7	50	3	50.0
	8	50	94.0	49	95.9	50	94.0	-	-	-	-	-
	9	50	96.0	49	95.9	-	-	-	-	-	-	-
	10	48	89.6	52	96.2	-	-	-	-	-	-	-
X.	49.1±0.8	91.3±3.6	49.3±1.0	91.9±4.9	48.6±1.0	94.1±1.9	48.1-1.6	79.1-9.9	47.3-2.3		77.3-11.7	
B	1	48	91.7	48	93.8	47	91.5	47	85.1	50	5	84.0
	2	50	94.0	50	92.0	49	98.0	46	93.5	47	17	95.7
	3	50	84.0	48	95.8	48	91.7	41	90.2	44	21	95.5
	4	50	90.0	50	96.0	46	93.5	48	87.5	48	0	79.2
	5	48	95.8	47	97.9	46	100.0	48	97.9	48	0	62.5
	6	49	98.0	49	92.0	48	100.0	48	85.4	48	20	93.8
	7	49	95.9	47	83.0	50	94.0	46	93.5	-	-	-
	8	49	73.5	46	97.8	49	91.8	47	93.6	-	-	-
	9	50	94.0	50	88.0	49	87.8	-	-	-	-	-
	10	49	89.8	48	93.8	48	97.9	-	-	-	-	-
X.	49.2±0.6	90.7±5.1	48.4±1.0	93.0±3.3	48.0±1.0	94.6±2.9	46.4±2.0	90.8±3.8	47.5±2.1		85.1±13.6	
C	1	49	89.8	35	97.1	32	100.0	36	86.1	28	10	100.0
	2	41	95.1	34	94.1	43	93.0	30	83.3	37	8	45.9
	3	28	100.0	37	97.3	46	93.3	33	97.0	29	9	89.7
	4	34	97.1	43	100.0	36	97.2	31	87.1	38	7	81.6
	5	49	93.9	33	93.9	41	95.1	34	97.1	37	0	29.7
	6	34	94.1	48	97.9	34	97.1	44	97.7	35	9	100.0
	7	45	95.6	34	91.2	32	81.3	33	87.9	34	11	91.2
	8	40	97.5	42	83.3	41	90.2	36	86.1	45	21	95.6
	9	40	100.0	38	92.1	32	93.8	36	75.0	42	0	-
	10	44	100.0	39	89.7	27	96.3	-	-	-	-	-
X.	40.4±4.9	96.3±2.6	38.3±3.4	93.7±3.5	36.4±4.3	93.7±3.7	34.8±3.1	88.6±5.8	36.1±4.2		79.7±27.9	

Bijlage 16 . Resultaten Predatie-experiment.

Fase 2. Het aantal zaden teruggevonden in A ; voile zakjes, B : vitrage zakjes en C : bakjes, nadat 10 zaadmonsters per behandeling met elk 50 zaden vanaf 15+7 in het veld uitgezet waren geweest. Gemiddelde van aantal terug gevonden zaden en kiemingspercentage is gegeven met een 95% betrouwbaarheidsinterval.

datum	17-8		15-9		14-10		16-11		5-1	
	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %
A	1 49	87.8	50	90.0	49	91.8	49	95.9	49	89.8
	2 50	84.0	50	98.0	49	87.8	48	83.3	50	96.0
	3 50	92.0	50	94.0	48	95.8	49	89.8	23	98.1
	4 50	96.0	50	96.0	50	94.0	50	96.0	52	98.0
	5 50	96.0	49	93.9	50	90.0	49	87.8	50	96.0
	6 50	84.0	49	95.9	50	90.0	49	86.0	16	98.0
	7 49	85.7	50	94.0	50	84.0	50	44.0	17	98.0
	8 50	96.0	50	96.0	49	100.0	50	96.0	20	94.0
	9 50	92.0	52	98.1	50	100.0	50	96.0	49	95.9
	10 49	95.9	50	96.0	46	91.3	49	89.6	14	90.0
X.	49.7±0.3	90.5±3.4	50.0±0.6	95.2±1.7	49.0±0.9	92.9±3.8	49.2±0.6	86.6±11.3	50.1±0.6	95.4±2.3
B	1 50	76.0	49	85.7	50	98.0	47	91.5	50	96.0
	2 48	83.3	47	89.4	46	89.1	50	98.0	17	98.0
	3 50	94.0	50	90.0	49	100.0	50	96.0	49	93.9
	4 49	87.8	50	96.0	46	93.5	47	97.9	15	95.9
	5 50	98.0	49	100.0	50	90.0	50	98.0	14	85.4
	6 49	91.8	49	92.0	47	95.7	48	87.5	23	53.1
	7 50	82.0	50	92.0	48	97.9	48	89.6	49	85.7
	8 50	90.0	50	94.0	46	89.1	48	60.4	12	91.8
	9 49	93.9	48	95.8	48	95.8	50	98.0	49	79.6
	10 46	100.0	47	95.7	49	79.6	48	79.2	10	-
X.	49.1±0.9	89.7±5.4	49.0±0.9	93.1±2.9	47.9±1.1	92.9±4.4	48.6±0.9	89.6±8.6	49.0±0.4	86.6±10.7
C	1 44	84.1	36	80.6	42	95.2	45	91.1	42	97.6
	2 50	96.0	46	95.7	47	97.9	35	97.1	18	50.0
	3 49	95.9	35	97.1	47	83.0	39	84.6	2	100.0
	4 49	89.4	50	84.0	46	91.3	39	87.2	9	92.5
	5 47	89.4	50	82.0	39	100.0	17	88.2	17	97.1
	6 47	89.4	36	86.1	47	97.9	28	96.4	35	93.8
	7 50	96.0	50	94.0	25	84.0	17	100.0	46	93.5
	8 46	87.0	49	98.0	27	96.3	12	91.7	35	94.3
	9 41	87.8	46	89.1	44	93.2	38	94.7	12	-
	10 44	84.1	26	96.2	47	80.9	41	92.7	11	-
X.	46.7±2.1	90.6±3.8	42.4±6.1	90.3±4.8	41.1±6.0	92.0±4.9	31.1±8.4	92.4±3.4	35.6±8.2	89.9±13.5

Bijlage 1C . Resultaten Predatie-experiment.

Fase 3. Het aantal zaden teruggevonden in A : voile zakjes, B : vitrage zakjes en C : bakjes, nadat 10 zaadmonsters per behandeling met elk 50 zaden vanaf 15-7 in het veld uitgezet waren geweest. Gemiddelde van het aantal teruggevonden zaden en kiemingspercentage is gegeven met een 95% betrouwbaarheidsinterval.

datum	17-8		15-9		14-10		16-11		5-1		
	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %	gevonden	kiem. %	
A	1	50	86.0	49	91.8	49	100.0	50	84.0	0	93.9
	2	50	92.0	50	100.0	50	92.0	50	92.0	9	92.0
	3	50	96.0	50	96.0	50	96.0	50	94.0	2	85.4
	4	50	92.0	48	87.5	52	96.3	47	89.4	12	96.0
	5	50	94.0	49	91.8	49	81.6	50	98.0	49	89.8
	6	50	96.0	50	94.0	50	94.0	51	90.8	3	90.0
	7	50	94.0	50	84.0	50	88.0	51	94.1	4	90.0
	8	51	88.2	49	98.0	50	86.0	48	85.3	5	84.8
	9	48	100.0	50	94.0	50	94.0	50	84.0	0	84.3
	10	48	95.8	49	91.8	48	97.9	49	85.7	10	94.0
X.	49.7±0.7	93.4±2.4	49.4±0.5	92.9±3.6	49.8±0.7	92.6±4.1	49.6±0.9	86.7±7.4	49.3±1.0		90.0±2.9
B	1	49	91.8	49	89.8	49	93.9	45	86.7	16	98.0
	2	49	93.9	49	87.8	50	84.0	49	75.5	13	100.0
	3	50	86.0	47	93.6	49	98.0	48	91.7	6	97.8
	4	51	84.0	50	94.0	47	97.9	39	89.7	1	89.6
	5	50	86.0	49	91.8	49	100.0	49	83.7	9	95.7
	6	44	93.2	47	87.2	48	95.8	49	65.3	8	93.8
	7	49	85.7	50	88.0	49	89.8	49	98.0	8	93.8
	8	49	91.8	50	90.0	49	91.8	45	98.0	7	87.5
	9	46	91.3	48	100.0	50	90.0	50	94.0	6	81.6
	10	50	88.0	50	90.0	48	97.9	48	100.0	14	97.9
X.	48.7±1.5	89.2±2.5	48.9±0.9	91.2±2.8	48.8±0.7	93.9±3.8	47.1±2.4	87.8±7.6	47.8±0.8		93.1±4.2
C	1	37	78.4	40	97.5	30	90.0	33	100.0	6	100.0
	2	25	96.0	27	96.3	17	100.0	45	57.8	11	84.8
	3	45	88.9	29	100.0	36	88.9	27	96.3	19	82.6
	4	49	79.6	39	94.9	27	92.6	36	94.4	24	97.6
	5	46	93.5	47	80.9	35	100.0	44	90.9	6	93.8
	6	36	97.2	44	100.0	39	97.4	40	85.0	32	93.8
	7	43	95.3	45	95.6	33	93.9	27	100.0	7	41.9
	8	47	89.4	36	88.9	33	100.0	39	100.0	19	95.1
	9	46	93.5	41	95.1	42	97.6	37	93.5	8	94.6
	10	42	92.9	40	82.5	41	87.8	46	52.5	12	94.4
X.	41.6±5.1	90.5±4.7	38.8±4.7	93.2±4.9	33.3±5.3	94.8±3.4	37.7±4.9	87.0±12.5	36.0±6.4		87.9±12.1

Bijlage 2
Bepaling kiemkracht van zaden behandeld met TMTD.

10 zaadmonsters van elk 50 zaden die behandeld waren met TMTD en 10 zaadmonsters zonder verdere behandeling, ook met elk 50 zaden werden bij 4°C in het donker te kiemen gezet. Het uiteindelijke aantal gekiemde zaden werd geteld. Er bleek geen significant verschil in kiemingsresultaat te zijn. Gemiddelde is gegeven met standaardafwijking.

Met TMTD behandelde zaden :

32	38	39	40	36	36	42	41	43	X.=38,5 [±] 3,3
----	----	----	----	----	----	----	----	----	--------------------------

Onbehandelde zaden :

43	36	43	39	43	41	41	40	42	40	X.=41,7 [±] 3,4
----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	--------------------------

.....

Bijlage 3
Bepaling zaadkapitaal en verticale verdeling van R. serotinus zaden in de bodem.

Kernen gestoken met een zodeboor ($\phi=7,3$ cm.) zijn onderverdeeld in 3 horizonten, toplag, 0-2 cm. en 2-5 cm. Hierin is het aantal R. serotinus zaden geteld. Het gemiddelde is gegeven met 95% betrouwbaarheidsinterval.

Fase 1.

datum nr.	17-8			14-10			5-1					
	tot.	topl	0-2	2-5	tot.	topl	0-2	2-5	tot.	topl	0-2	2-5
1	4	1	1	2	7	0	7	0	13	0	13	0
2	26	14	12	0	8	4	4	0	5	0	5	0
3	11	5	6	0	4	0	4	0	5	0	5	0
4	7	6	1	0	3	2	1	0	4	0	4	0
5	38	17	21	0	5	0	5	0	10	0	9	1
6	10	7	3	0	4	0	4	0	5	0	4	1
7	10	7	3	0	4	0	4	0	5	0	4	1
8	11	10	1	0	4	1	3	0	4	0	4	0
9	17	7	10	0	8	0	8	0	13	13	24	7
10	6	3	3	0	4	0	4	0	4	3	10	0
11	23	19	4	0	11	0	11	0	20	5	15	0
12	26	18	6	2	4	1	3	0	18	3	12	3
13	17	11	6	0	4	0	4	0	7	0	7	0
14	20	10	10	0	14	2	16	0	9	0	9	0
15	20	11	6	3	5	0	5	0	10	0	8	2
16	18	13	4	1	8	0	8	0	27	0	27	0
17	15	8	3	4	6	0	6	0	2	0	2	0
18	11	6	5	0	15	0	12	3	18	0	18	0
19	12	5	7	0	13	0	11	2	0	0	0	0
20	7	6	1	0	14	0	14	0	0	0	0	0
X.	15,5 ±3,0	9,2 ±2,3	5,7 ±2,2	0,6 ±0,6	8,8 ±2,4	0,6 ±0,5	7,9 ±2,3	0,3 ±0,4	12,3 ±5,5	1,4 ±1,5	10,0 ±3,9	0,9 ±0,9

Fase 3.

datum nr.	17-8			14-10			5-1					
	tot.	topl	0-2	2-5	tot.	topl	0-2	2-5	tot.	topl	0-2	2-5
1	4	3	1	0	1	0	1	0	3	0	3	0
2	9	7	2	0	4	0	3	0	6	0	6	0
3	8	6	2	0	2	0	2	0	5	0	5	0
4	12	6	6	0	3	0	3	0	4	0	4	0
5	6	4	2	0	0	0	0	0	2	0	2	0
6	6	3	3	0	3	0	3	0	5	0	5	0
7	18	7	11	0	7	0	7	0	3	0	3	0
8	7	2	5	0	9	1	8	0	6	0	6	0
9	16	11	4	1	8	3	5	0	3	0	3	0
10	2	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
11	16	9	6	1	4	2	2	0	6	0	6	0
12	5	3	2	0	7	0	7	0	2	0	2	0
13	19	13	6	5	4	0	4	0	4	0	4	0
14	20	9	6	6	5	0	5	0	8	0	8	0
15	7	4	3	2	6	0	6	0	9	0	9	0
16	12	5	3	3	6	0	6	0	6	0	6	0
17	14	9	5	4	4	0	4	0	6	0	6	0
18	2	1	0	1	4	0	4	0	0	0	0	0
19	2	1	0	1	8	0	8	0	0	0	0	0
20	22	11	10	1	11	0	11	0	0	0	0	0
X.	10,6 ±2,0	5,6 ±1,7	4,3 ±1,4	0,7 ±0,6	5,2 ±1,9	0,3 ±0,4	4,4 ±1,8	0,2 ±0,2	4,3 ±1,2	0,0 ±0,0	3,6 ±1,3	0,7 ±0,6

Fase 2.

datum nr.	17-8			14-10			5-1					
	tot.	topl	0-2	2-5	tot.	topl	0-2	2-5	tot.	topl	0-2	2-5
1	22	16	5	1	7	0	5	2	5	0	5	0
2	12	10	1	1	7	1	6	0	10	0	10	0
3	3	3	1	0	11	0	5	6	24	0	22	2
4	17	10	1	6	7	0	17	0	6	0	6	0
5	8	0	6	2	17	2	15	0	15	0	15	0
6	21	12	9	0	5	2	3	0	7	0	5	2
7	11	6	4	1	6	2	4	0	9	0	6	3
8	22	17	5	0	10	7	3	0	10	0	9	1
9	7	6	0	1	0	0	0	0	10	0	10	0
10	19	10	6	3	12	5	7	0	4	0	4	0
11	6	2	4	0	10	0	10	0	5	0	5	0
12	12	9	3	0	16	0	16	0	0	0	0	0
13	33	16	17	0	6	0	6	0	5	1	4	0
14	8	5	3	0	10	5	5	0	5	2	3	0
15	5	1	2	2	4	1	3	0	5	0	5	0
16	11	8	3	0	8	0	8	1	5	0	5	0
17	15	7	7	1	4	0	4	0	2	0	2	0
18	26	10	15	1	4	0	4	0	0	0	0	0
19	18	7	11	0	1	0	1	0	1	0	1	0
20	10	6	3	1	1	0	1	0	15	0	11	4
X.	14,3 ±3,7	7,9 ±2,3	5,4 ±2,2	1,0 ±0,7	7,6 ±2,2	1,3 ±1,0	5,7 ±2,1	0,6 ±0,7	7,3 ±2,7	0,2 ±0,2	6,4 ±2,5	0,8 ±0,6

Rijlage 4. Gegevens betreffende de zaaddynamica van R. serotinus in drie fasen van de successie. Gegevens zaadbank : Blom, 1982. Gegevens zaadproductie : Drost, Bekman en Winter, 1982.

Fase 1.

	zaadbank (m ⁻²)	totaal	toplaag	0-2	2-5
		0			
	productie (m ⁻²) aangetast of weg kiem %	2975 247 74.9%			
17-8	X. (m ⁻²) n=20 aantal gevonden zaden gekiemd kiem % niet kiemkrach- tig (m ⁻²)	2725±692 308 255 82.8% 469	1622±410 184 162 88.0% 195	997±396 112 84 75.6% 243	106±98 12 9 75.0% 27
14-10	X. (m ⁻²) n=20 aantal gevonden zaden gekiemd kiem % niet kiemkrach- tig (m ⁻²)	2090±582 175 144 82.3% 370	143±117 12 10 83.3% 24	1875±548 157 130 82.8% 323	72±89 6 4 66.6% 24
5-1	X. (m ⁻²) n=17 aantal gevonden zaden gekiemd kiem % niet kiemkrach- tig (m ⁻²)	2937±1267 334 281 84.1% 470	323±370 31 28 90.3% 31	2389±903 278 234 84.2% 377	225±216 25 19 76.0% 54

Fase 2.

	zaadbank (m ⁻²)	totaal	toplaag	0-2	2-5
		585.3±589			
	productie (m ⁻²) aangetast of weg kiem %	3386 380 74.2%			
17-8	X. (m ⁻²) n=20 aantal gevonden zaden gekiemd kiem % niet kiemkrach- tig (m ⁻²)	2523±645 286 194 67.8% 812	1402±408 159 101 63.5% 512	943±376 107 83 77.6% 211	176±120 20 10 50.0% 88
14-10	X. (m ⁻²) n=19 aantal gevonden zaden gekiemd kiem % niet kiemkrach- tig (m ⁻²)	1823±515 145 69 47.6% 955	315±243 25 20 80.0% 63	1357±495 108 49 45.4% 741	151±177 12 0 0% 151
5-1	X. (m ⁻²) n=20 aantal gevonden zaden gekiemd kiem % niet kiemkrach- tig (m ⁻²)	1744±640 146 104 71.2% 502	36±117 3 3 100.0% 0	1517±1285 127 93 73.2% 407	191±306 16 8 50.0% 80

Fase 3.

	zaadbank (m ⁻²)	totaal	toplaag	0-2	2-5
		824.2±1049			
	productie (m ⁻²) aangetast of weg kiem %	1810 128 75.1%			
17-8	X. (m ⁻²) aantal gevonden zaden gekiemd kiem % niet kiemkrach- tig (m ⁻²)	1861±515 211 160 75.8% 450	988±306 112 93 83.0% 170	759±243 86 60 69.8% 229	124±107 14 7 50.0% 62
14-10	X. (m ⁻²) aantal gevonden zaden gekiemd kiem % niet kiemkrach- tig (m ⁻²)	1242±446 104 20 19.2% 1004	72±89 6 6 100.0% 0	1135±438 95 13 13.7% 979	36±41 3 1 33.3% 24
5-1	X. (m ⁻²) aantal gevonden zaden gekiemd kiem % niet kiemkrach- tig (m ⁻²)	1022±284 77 56 72.7% 279	0 0 0 0.0% 0	849±303 64 48 75.0% 212	173±140 13 8 61.5% 67

Bijlage 7. Resultaten kieming van *R. serotinus* zaden in aanwezigheid van verschillende gastheren. (sandwichproef)

kiemtijd (dagen)	1 2 5 7 12							1 2 5 7 9						
	gastheer													
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	4	7	10	13	13			0	2	8	10	10		
<i>Cerastium holosteoides</i>	4	10	11	12	12			1	6	7	9	9		
<i>Cynosurus cristatus</i>	8	14	17	17	17			1	4	11	11	12		
<i>Festuca pratensis</i>	7	12	18	18	18			1	4	8	8	9		
<i>Holcus lanatus</i>	8	10	15	17	17			1	7	14	14	14		
<i>Lolium perenne</i>	5	8	12	12	12			2	4	12	12	13		
<i>Luzula multiflora</i>	9	12	18	19	19			2	7	11	12	12		
<i>Plantago lanceolata</i>	10	18	22	22	22			3	7	12	12	13		
<i>Poa trivialis</i>	6	11	13	15	15			0	8	11	12	14		
<i>Ranunculus repens</i>	7	12	14	14	14			2	7	14	14	14		
<i>Rumex acetosa</i>	7	11	15	15	17			2	9	11	13	13		
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1	9	16	17	17			0	6	9	12	12		
<i>Cerastium holosteoides</i>	4	10	15	17	18			5	16	18	18	18		
<i>Cynosurus cristatus</i>	5	15	18	19	19			2	11	13	13	13		
<i>Deschampsia cespitosa</i>	4	10	17	18	19			6	10	16	16	16		
<i>Festuca pratensis</i>	6	12	19	21	21			2	8	11	12	12		
<i>Holcus lanatus</i>	7	12	15	18	18			11	14	14	14	14		
<i>Lolium perenne</i>	4	7	14	14	14			5	10	10	10	10		
<i>Luzula multiflora</i>	5	9	15	16	18			2	8	10	11	11		
<i>Plantago lanceolata</i>	3	5	11	13	13			1	6	10	10	10		
<i>Poa trivialis</i>	3	9	17	19	19			3	10	13	13	13		
<i>Ranunculus repens</i>	0	8	13	15	15			6	13	14	14	14		
<i>Rumex acetosa</i>	2	5	11	14	16			4	9	11	14	14		
kiemtijd (dagen)	1	2	4	7	10			2	4	7	9	13		

Bijlage 8. Getallen behorende bij Fig. 9.

	m ⁻²	%	m ⁻²	%	m ⁻²	%	fase 1		fase 2		fase 3	
							m ⁻²	%	m ⁻²	%	m ⁻²	%
zaadbank	-		585		824							
productie	2975		3386		1810							
totaal	2975	100	3108	100	2635	100						
pred. v. zaadval	247	8.3	379	12.2	129	4.9						
gekiemd		68.7		65.2		47.1						
gevonden	2725	91.6	2523	81.2	1861	70.6						
gekiemd	2261	76.0	1710	55.0	1412	54.0						
weg	250	8.4	585	18.8	774	29.3						
gevonden	2090	70.2	1823	58.7	1242	47.1						
gekiemd	1720	57.8	867	27.9	238	9.0						
weg	885	29.7	1285	41.3	1393	52.9						
gevonden	2937	98.7	1744	56.1	1022	38.8						
gekiemd	2481	83.4	1242	39.9	743	28.2						
weg	38	1.3	1364	43.9	1613	61.2						

Bijlage 9. Gegevens betreffende groei bij 14 verschillende gastheren. Gemiddelden gegeven met een 95% betrouwbaarheidsinterval.

	<i>Feuura pratensis</i> (n=30)	<i>Inulium perenne</i> (n=17)	<i>Poa trivialis</i> (n=36)	<i>Rumex acetosa</i> (n=24)	<i>Agrimonia tenuis</i> (n=9)	<i>Cerastium holosteoides</i> (n=24)	
lengte (cm.)	1 12.0 15.5 12.0 2 17.0 16.5 14.0 12.5 3 12.5 13.0 9.0 4 7.5 17.5 5 11.0 16.0 13.0 6 15.0 17.5 16.0 7 17.5 14.0 13.0 13.5 8 18.0 18.0 22.0 9 13.0 12.0 9.5 10 12.0 14.0	10.0 14.0 21.0 19.0 11.0 10.0 24.0 10.5 20.0 15.0 16.0 9.5 14.0 3.0 13.5 15.0 17.0 16.0 11.5 11.5 17.0 16.0 11.0 11.0 18.0 11.5 17.0 19.0 17.5 16.0 9.0 5.5 15.0	17.0 8.0 9.5 4.0 15.0 11.0 20.0 14.5 8.0 10.0 14.0 15.0 12.5 10.0 8.0 9.0 3.5 11.0 12.0 9.0 6.5 15.5 7.0 8.0 11.5 9.0 14.0 15.5 14.0 17.0 21.5 22.0 12.0	4.5 7.5 7.0 6.0 7.0 8.5 3.0 2.0 6.0 3.0 8.0 4.5 4.8 9.5 4.0 9.0 4.8 9.5 4.0 7.0 5.5 4.0 5.2 3.5	11.0 15.0 17.0 15.0 10.5 14.0 7.5 6.5 6.0 11.5 17.0 5.5 2.0 8.0 11.5 10.0 8.5 9.0 6.5 9.5	3.5 8.5 10.0 4.5 8.0 8.0 6.0 7.5 5.0 6.0 11.5 9.5 4.0	7.0 8.5 10.0 4.5 8.0 8.0 6.0 7.5 5.0 6.0 11.5 9.5 4.0
aantal knopen	1 10 13 10 2 11 9 9 7 3 11 10 9 4 9 12 5 8 9 9 6 12 10 11 7 12 11 11 11 8 16 11 10 9 10 10 9 10 9 10	12 11 12 11 11 14 13 13 11 12 12 6 12 9 8 10 12 9 12 14 14 14 9 10 11 11 12 9 10 11 13 10 10 11 10 10 11	11 10 8 8 8 11 11 9 11 11 11 9 13 12 12 10 9 10 11 9 12 11 9 10 9 9 16 11 11 12 12 11 9	11 10 10 9 13 10 8 3 10 5 13 11 9 11 7 10 9 11 7 10 11 9	9 10 10 12 10 11 10 11 8 10 6 13 14 10 6 9 14 11 10 10 12 8	7.0 8.5 9.5 8.0 8.0 6.0 7.5 5.0 6.0 11.5 9.5 4.0	7.0 8.5 9.5 8.0 8.0 6.0 7.5 5.0 6.0 11.5 9.5 4.0
aantal bloemen	1 2 3 2 2 2 4 1 1 3 2 2 1 4 1 5 5 1 2 1 6 3 1 4 7 4 3 2 1 8 4 2 3 9 3 3 1 10 5 4	1 4 2 6 1 2 3 2 4 3 2 0 2 0 1 2 6 3 2 2 4 4 1 1 2 6 3 2 3 2 3 5 4 1 0 0 2	0 0 0 0 1 0 1 1 0 2 1 1 2 1 1 1 0 1 1 0 1 1 1 0 1 1 0 1 1 0 3 4 2 4 1 2	0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0	2 1 2 2 1 2 1 0 0 1 1 3 1 0 0 14 11 10 10 12 8	10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2	10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2 10.0 2.2
gem. droogge- wicht per plant per pot (10 ⁻² g)	1 8.73 2 6.38 3 4.23 4 7.20 5 4.73 6 8.53 7 8.50 8 9.73 9 5.73 10 11.30	11.07 6.35 10.50 5.03 7.43 10.35 5.70 7.98 8.68 4.00	0.55 1.55 3.05 4.28 1.30 1.63 2.00 3.43 7.80 6.88	0.40 0.77 0.77 0.20 1.40 0.70 0.73 1.80 0.70 0.35	3.80 4.70 1.00 0.20	0.60 0.85 0.53 2.30 0.45 3.33 0.10 - 2.25 1.55	0.60 0.85 0.53 2.30 0.45 3.33 0.10 - 2.25 1.55
	7.51 ± 2.26	7.71 ± 2.45	3.25 ± 2.45	0.78 ± 0.48	2.43 ± 2.16	1.33 ± 1.09	

	<i>eschampia leptotoma</i> (n=28)	<i>Holcus lanatus</i> (n=24)	<i>Hanarunculus repens</i> (n=20)	<i>Anthoxanthum odoratum</i> (n=27)	<i>Cynosurus cristatus</i> (n=23)	<i>Juncus acutiflorus</i> (n=23)	<i>Luzula multiflora</i> (n=25)	<i>Rumex acetosella</i> (n=20)
lengte (cm.)	7.5 7.0 11.5 6.5 16.5 4.0 5.8 4.0 4.5 3.5 7.0 8.0 5.5 8.0 7.5 3.5 5.0 11.5 10.5 4.5 6.0 5.0 14.5 18.5 0.5 10.0 9.5 8.5 12.5	6.5 16.5 10.5 17.0 16.0 17.5 8.0 9.5 5.0 13.0 12.5 14.0 21.0 14.5 13.0 14.0 16.0 19.0 15.0 18.0 14.5 8.0 13.5 13.0 0	5.0 4.5 9.0 6.5 17.5 7.0 15.0 26.5 18.5 26.5 15.5 13.0 11.5 12.0 11.0 11.0 13.0 10.0 6.0 12.0 13.5 10.0 5.5 15.0 9.0	7.5 7.5 5.5 10.5 6.5 7.5 9.0 15.5 5.0 10.0 6.0 11.5 5.0 11.5 11.5 7.0 11.0 6.5 15.5 8.5 18.0 10.0 5.0 7.0 11.5 15.5 12.0	- 12.0 7.0 10.0 12.5 9.0 9.0 9.5 12.0 7.0 12.0 3.5 7.0 8.0 10.5 9.0 8.0 5.0 8.5 8.5 6.0 7.5 10.5 8.0	11.0 11.0 17.0 17.0 17.0 17.0 16.5 9.0 9.5 14.0 9.5 13.0 17.5 13.0 16.5 6.5 20.0 12.0 12.0 10.0 10.5 13.5 12.0 17.5 19.0	18.0 9.0 10.0 15.0 11.0 14.5 7.0 4.5 11.0 14.0 12.5 11.0 13.0 10.0 10.0 16.0 9.0 5.0 9.0 10.5 16.0 14.0 11.0 10.5 11.0 10.5	9.5 4.8 9.0 8.5 4.5 2.5 7.0 7.5 11.0 5.0 2.0 5.5 13.5 4.5 5.0 7.5 8.5 3.0 8.0 5.0 3.0 1.5 13.0 13.5 10.5 2.5
aantal knopen	0 8 12 10 7 11 8 10 9 0 11 9 1 9 0 10 13 12 1 8 0 8 10 1 11	11 10 13 12 13 8 11 10 10 11 12 12 11 12 9 10 11 9 10 10 7 9 10 8	8 7 10 9 11 9 10 11 9 8 13 11 11 11 9 9 8 11 12 12 11 12 12 10 11	10 9 11 10 9 9 11 10 6 10 8 10 9 11 10 7 13 9 11 10 12 10 12 7 9 11 9	13 12 9 10 12 11 10 10 10 12 8 12 10 11 11 - 10 9 9 9 9 10 9 11	10 9 11 11 13 12 11 - 13 9 10 13 11 14 8 14 9 11 9 12 10 10 12 11	11 8 12 12 9 12 10 8 10 12 13 12 12 12 10 8 8 7 9 10 12 12 10 10 12 10	11 9 11 11 10 5 10 9 13 6 5 9 11 5 12 9 11 8 10 8 8 4 12 12 12 7
	10.3 ± 1.7	10.4 ± 1.6	10.1 ± 1.6	9.7 ± 1.6	10.3 ± 1.3	11.1 ± 1.8	10.4 ± 1.7	9.0 ± 2.4
gem. droogge- wicht per plant per pot (10 ⁻² g)	2.10 4.90 6.10 2.40 4.47 8.53 3.20 4.30 2.70 2.20	0.50 1.33 3.35 1.80 5.33 12.45 3.20 2.42 1.97 5.37 3.84	2.30 1.70 3.35 2.80 0.60 3.03 1.80 3.10 1.70 2.46 5.70	2.30 1.70 1.80 2.80 0.60 3.03 1.80 3.10 1.70 2.46 5.70	- 6.40 2.00 1.55 3.03 1.18 - 0.60 - 0.58 0.65	1.00 6.20 2.35 - 1.75 3.53 7.70 - 2.40 9.55	8.65 4.00 1.67 6.29 6.93 6.27 0.10 0.57 4.53 10.68	0.95 1.34 1.08 0.47 1.45 0.90 1.30 0.57 4.40 0.85
	4.13 ± 2.01	4.16 ± 3.39	2.39 ± 1.36	1.90 ± 1.97	4.13 ± 2.04	7.71 ± 2.45	1.33 ± 1.13	