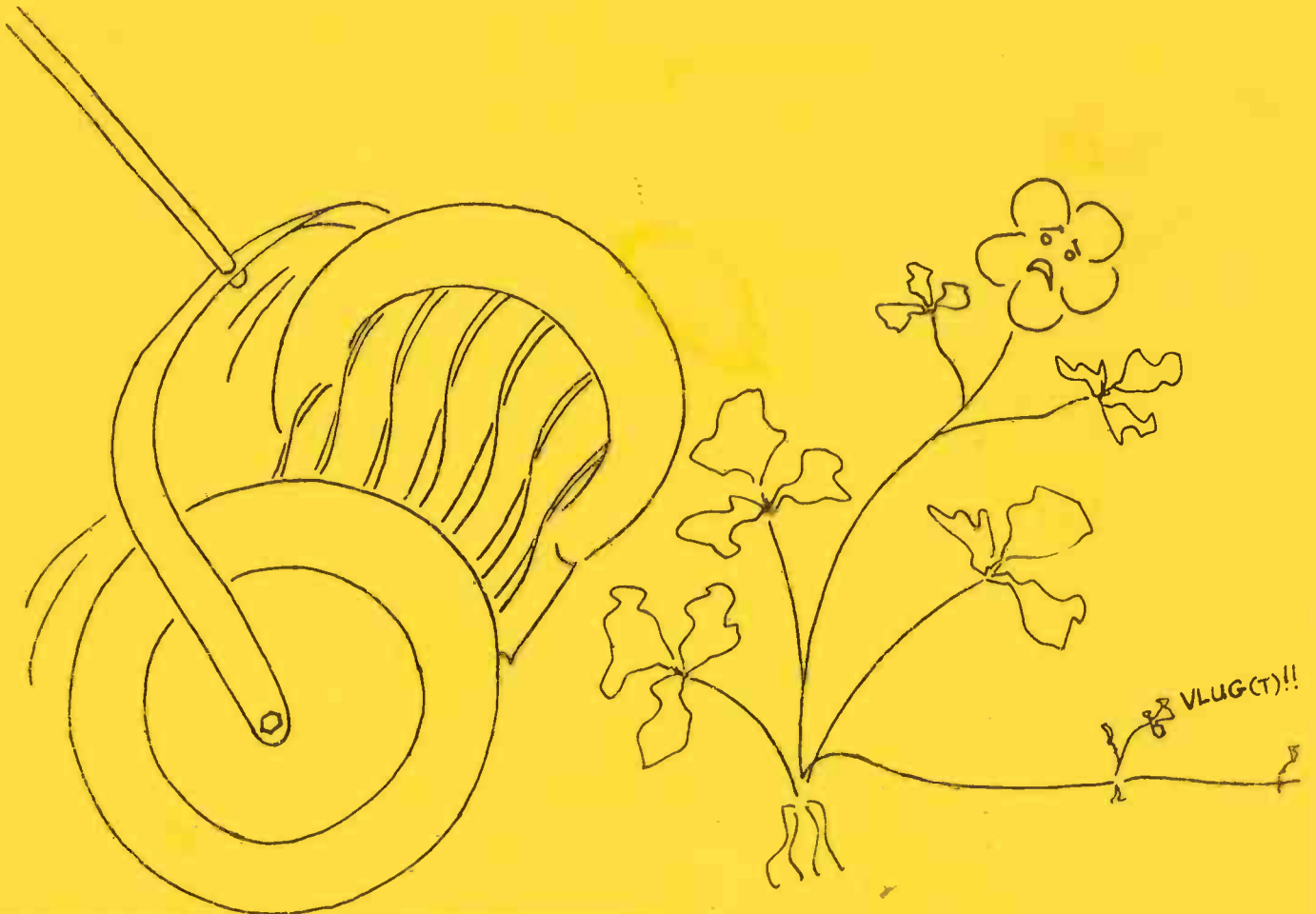


De invloed van maaien op de fenologie

van *Ranunculus repens*

en *Rumex acetosa*



Belia van den Berg

D. 256

276

Rijksuniversiteit Groningen
Lab. voor Plantenoecologie
Haren

De invloed van maaien op de fenologie

van *Ranunculus repens*

en *Rumex acetosa*

Doctoraalverslag Belia van den Berg, 1982

Begeleiding J.P. Bakker en D.M. Pegtel

Doctoraalverslagen van de Vakgroep Plantenoecologie zijn interne rapporten, dus geen officiële publicaties. De inhoud varieert van een eenvoudige bespreking van onderzoeksresultaten tot een concluderende discussie van gegevens in wijder verband. De conclusies, veelal slechts gesteund door kortlopend onderzoek, zijn meestal van voorlopige aard en komen voor rekening van de auteur. Overname en gebruik van gegevens slechts toegestaan na overleg met auteur en/of vakgroepbestuur.

Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN (Gn.)

INHOUDSOPGAVE

	pagina
1. Inleiding	
1.1 Historisch overzicht	1
1.2 Vraagstelling	3
2. Materiaal en Methode	
2.1 Opzet van het onderzoek	4
2.2 <i>Ranunculus repens</i> L.	5
2.3 <i>Rumex acetosa</i> L.	6
2.4 De veldexperimenten	6
2.5 De cōntrôle in de proeftuin	7
2.6 Contrôle 1982	7
2.7 Statistische verwerking	8
3. Resultaten <i>Ranunculus repens</i>	
3.1 Bloei	9
3.2 Bloeiintensiteit	11
3.3 Zaadproductie	12
3.4 Zaadgewicht	14
3.5 Kieming	14
3.6 Terugzaaien	15
3.7 Het lot van kiemplanten	16
4. Resultaten <i>Rumex acetosa</i>	
4.1 Bloei	17
4.2 Aantal scheuten in bloei	19
4.3 Verdeling der sexen	19
4.4 Zaadproductie	21
4.5 Zaadgewicht	22
4.6 Kieming	23
4.7 Terugzaaien	24
4.8 Het lot van kiemplanten	24
5. Discussie	
5.1 Algemeen	26
5.2 <i>Ranunculus repens</i>	26
5.3 <i>Rumex acetosa</i>	31
5.4 Algemene einddiscussie	36

6. Conclusies	
6.1 Ranunculus repens	38
6.2 Rumex acetosa	38
7. Suggesties voor verder onderzoek	
7.1 Algemeen	40
7.2	40
7.3 Rumex acetosa	40
8. Samenvatting	41
9. Literatuur	42
10. Bijlagen	46

1. INLEIDING

1.1 Historisch overzicht

In het kader van de tot stand koming van het 'Stroomdallandschap Drentsche Aa' is in 1972 het perceel Loefvledder door Staatsbosbeheer aangekocht. Dit perceel (figuur 1) is bestemd om verschillende beheersvormen binnen één perceel te vergelijken (Bakker 1976). Zó kan uitgegaan worden van een zo goed mogelijk vergelijkbare beginsituatie, waarbij verschillen betreffende abiotische factoren en het beheer door vroegere eigenaren geminimaliseerd worden.

In 1977 zijn aan een aantal beheersvormen, die verschillen in maairegime, waarnemingen gedaan betreffende de bloei van een aantal plantesoorten. De resultaten van deze waarnemingen suggereren, voor een aantal plantesoorten, een faseverschil in fenologische stadia als bloei en zaadsetting tussen de verschillende beheersvormen.

Onder fenologie wordt in het algemeen verstaan de kennis van afhankelijkheid van planten van jaarlijkse perioden, zoals knopbreuk, bloei en bladverkleuring, en de invloed van klimaat en bodem hierop (Kempen 1974). Enkele voorbeelden van traditioneel fenologisch onderzoek, waarbij het faseverschil in fenologische stadia van een soort in geografisch verschillende gebieden bekeken wordt, zijn het onderzoek van Balátová-Tuláková (1971), Falinska (1976), Wielgolaski & Kärenlampi (1976) en Schemske (1977).

Aanpassing aan plaatselijke milieuomstandigheden (droogte, nutriëntenaanbod, maar ook klimaat, begin en lengte der seizoenen) kan genetisch vastgelegd worden. Reeds in het begin van deze eeuw onderzocht Turesson de aanpassing van plantesoorten aan plaatselijke milieufactoren. Hij ontdekte, dat planten van één soort, groeiend in verschillende milieu's, soms niet alleen fenotypisch, maar ook genotypisch van elkaar verschillen (Turesson 1922, 1925, 1930). Om genotypische en fenotypische componenten van variatie te splitsen, paste Turesson transplantatietechnieken toe. Planten uit verschillende milieu's werden in een proeftuin onder standaardomstandigheden voortgekweekt. Wanneer onderlinge verschillen tussen planten uit verschillende milieu's zich in de proeftuin handhaafden, concludeerde Turesson dat deze verschillen genotypisch van aard waren. Genetische variëteiten binnen een soort noemde hij oecotypen. Voor een groot aantal soorten zijn door Turesson oecotypen beschreven (Krebs 1972). Sindsdien is veel onderzoek aan oecotypen verricht, bijvoorbeeld aan oecotypenvorming onder invloed van verschillen in temperatuur en vochtigheid voor Achillea borealis en A. lanulosa (Clausen, Keck & Hiesey 1948), verschillen in bodemfactoren voor Festuca ovina,

Agrostis tenuis (Bradshaw & Snaydon 1959) en Rumex acetosella (Kruckeberg 1967), verschillen in beheer ten gevolge van maaien voor Rhinanthus serotinus (ter Borg 1972) en ten gevolge van begrazing voor Puccinellia maritima (Gray, Parsell & Scott 1977). Daarnaast is voor een aantal plantesoorten het voorkomen van oecotypen in verschillende habitats beschreven, bijvoorbeeld een kust- en een akkertype van Sonchus arvensis (Pegtel 1976) en een bos- en een weidetype voor Ranunculus repens (Lovett Doust 1981a, 1981b). Bij genoemde onderzoeken gaat het echter aldoor om reeds tenminste 100 jaar bestaande verschillen voor de betreffende factor. Daarnaast zijn wellicht binnen korte tijd oecotypen ontstaan voor Plantago lanceolata, waarbij planten in vroeg gemaaide percelen vroeg in bloei komen (van der Toorn, Bruggeman & ten Hove 1978). Ook verschillen in maaitijdstip kunnen dus van grote invloed zijn. Geerts (1977) beschrijft onderzoek naar de invloed van verschillende maaitijdstippen op de generatieve verspreiding van plantesoorten in een grasland. Geerts concludeert daarbij, dat vroeg maaien (medio mei) een overdadige bloei van kruiden geeft, wat echter niet resulteert in een hoger percentage kiemplanten in het najaar. Maaien in juli of later daarentegen geeft zeer grote aantallen kiemplanten van veel grassen. In een dergelijk onderzoek van van Zeist (1978) wordt geconcludeerd, dat er twee kiempieken optreden. De eerste, aan het eind van het groeiseizoen, betreft voornamelijk graszaden, die geen koudeperiode nodig hebben om te kiemen. Dit in tegenstelling tot de meeste kruidenzaden, die dan ook pas na de winter kiemen volgens van Zeist. Maaien in juni gaf weinig kiemplanten, maar ook een lage kiemplantmortaliteit, in tegenstelling tot maaien in augustus: veel kiemplanten, hoge mortaliteit.

Brands & Hoekstra (1980) onderzochten de invloed van knip- en bemestings-experimenten op de kieming van zowel aanwezige als geïntroduceerde plantesoorten. Bakker, Dekker & de Vries (1980) beschrijven behalve het effect van verschillend beheer op kiemplanten ook de gevolgen van verschillende beheersmaatregelen voor de samenstelling van de vegetatie in de loop van een aantal jaren.

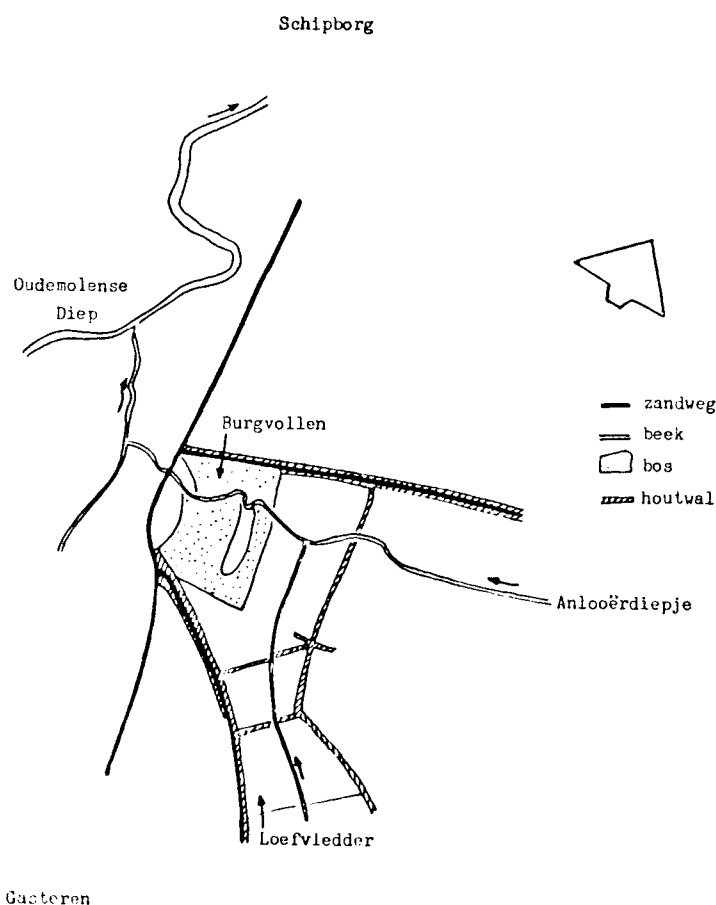
Fenologische waarnemingen aan gehele vegetaties zouden hierop aansluitend een indicatie kunnen geven wat betreft veranderingen in die vegetatie op de middellange termijn en worden als zodanig gebruikt in het graslandonderzoek van Krüsi (1981). Hierbij is met name ook de bloeiïntensiteit van belang. Krüsi concludeert, dat fenologische waarnemingen habitatveranderingen eerder aan kunnen geven dan traditionele phytosociologische methodes. Als zodanig kan fenologie een zeer belangrijke signaalfunctie vervullen bij het beheer van natuurterreinen met betrekking tot zeldzame soorten, aldus Krüsi.

1.2 Vraagstelling

Op basis van deze literatuurgegevens en de waarnemingen in 1977 is het niet onmogelijk dat in perceel Loefvledder sedert 1972 oecotypen (zijn) ontstaan betreffende aspecten van bloei en zaadzetting. Gedacht kan worden aan bloeitijd en -intensiteit, zaadproductie en -kwaliteit en de verhouding tussen generatieve en vegetatieve reproductie.

Aldus is de volgende vraagstelling geformuleerd:

- 1° Zijn er, onder invloed van verschillen in maaibeheer, verschillen in:
 - bloeitijd
 - aantal bloemen per plant of per bloeiwijze
 - aantal zaden per bloem of per bloeiwijze
 - zaadgewicht
 - kiemkracht van het zaad?
- 2° Zijn de verschillen genotypisch dan wel fenotypisch van aard?
- 3° Van welk belang is de tijdige productie van rijp zaad en wat is het lot van kiemplanten?



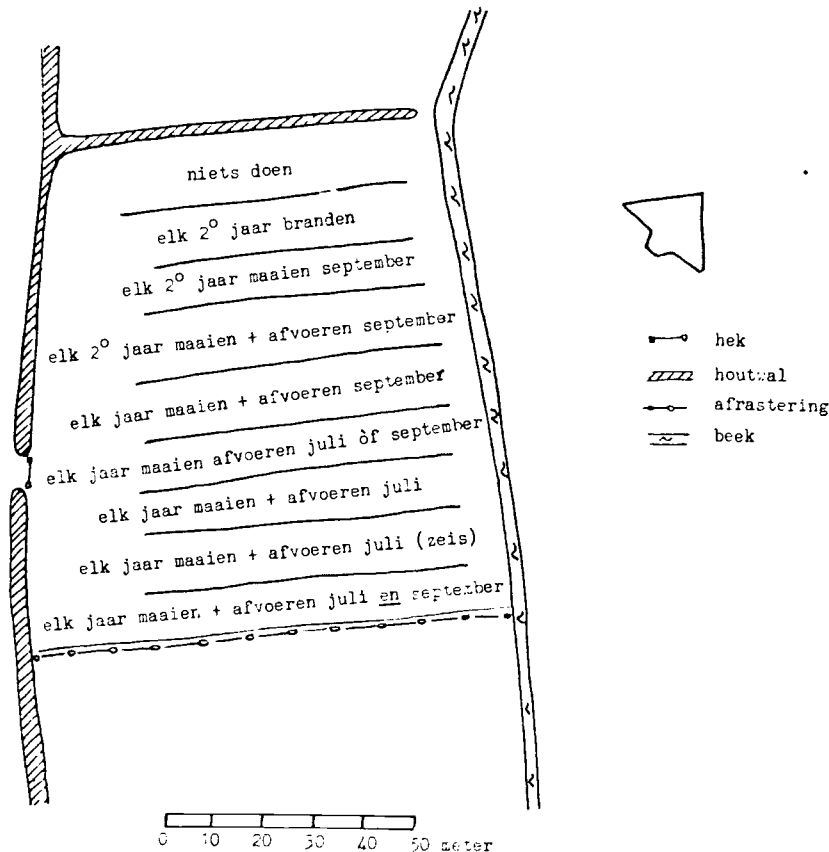
Figuur 1. Geografische ligging van het perceel Loefvledder.

2. MATERIAAL en METHODEN

2.1 Opzet van het onderzoek

Teneinde de invloed van verschillende beheersvormen goed te kunnen vergelijken, is het onderzoek uitgevoerd op perceel Loefvledder. Zoals vermeld worden hier sinds 1972 verschillende vormen van beheer binnen één perceel gevoerd. Uit de aanwezige beheersvormen (figuur 2) zijn de regimes 'elk jaar maaien en afvoeren in juli en september', 'elk jaar maaien en afvoeren in juli', 'elk jaar maaien en afvoeren in september' en 'niets doen' gekozen voor een onderlinge vergelijking. Juist deze vier beheersvormen zijn gekozen, omdat hierbij ieder jaar op dezelfde wijze ingegrepen wordt, wat sneller effect op de fenologie van de proefplanten zou kunnen hebben dan eens per twee jaar maaien.

Bij wijze van vergelijking tussen de aldus gekozen beheersvormen en de uitgangssituatie, te weten agrarisch beheer, is ook het perceel ten oosten van perceel Loefvledder in het onderzoek betrokken. Dit perceel was ten tijde van het onderzoek nog in agrarisch beheer. Begin mei is kunstmest getrooid, eind mei-begin juni is het perceel gehooid en vervolgens nageweid. In voorgaande



Figuur 2. Overzicht van de verschillende beheersvormen, zoals deze sinds 1972 door Staatsbosbeheer op perceel Loefvledder worden gevoerd.

jaren is het soms nagehooïd.

De betreffende percelen zullen verder aangeduid worden als perceel Mei, perceel Juli+September, perceel Juli, perceel September en perceel Niets Doen.

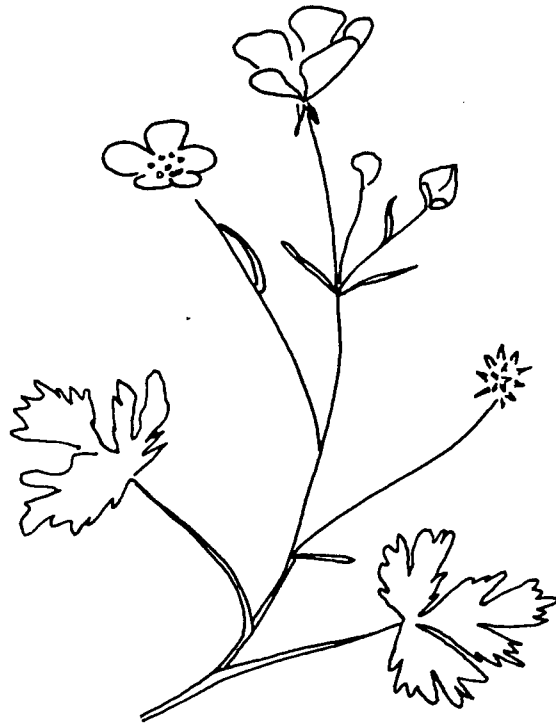
Ranunculus repens en *Rumex acetosa* zijn de enige twee soorten dicotylen die in al deze beheersvormen voorkomen en zich wat hun bloeiwijze betreft lenen voor dit onderzoek. Mede doordat van deze soorten al vegetatief materiaal in de proeftuin aanwezig was, zijn zij gekozen om het onderzoek aan te verrichten. Dit vegetatieve materiaal, dat in 1980 verzameld is, is van belang om een aanwijzing te krijgen of de in het veld waargenomen verschillen genotypisch dan wel fenotypisch van aard zijn. Het is namelijk mogelijk, dat in de veldsituatie één genotype, onder invloed van standplaatsfactoren, in verschillende fenotypen resulteert. Door een gelijke behandeling van individuen afkomstig uit percelen met een verschillende beheersvorm kan de directe invloed van standplaatsfactoren uitgeschakeld worden. Een historisch effect blijft altijd mogelijk, ook wanneer met kiemplanten of zaad gewerkt wordt.

2.2 *Ranunculus repens* L.

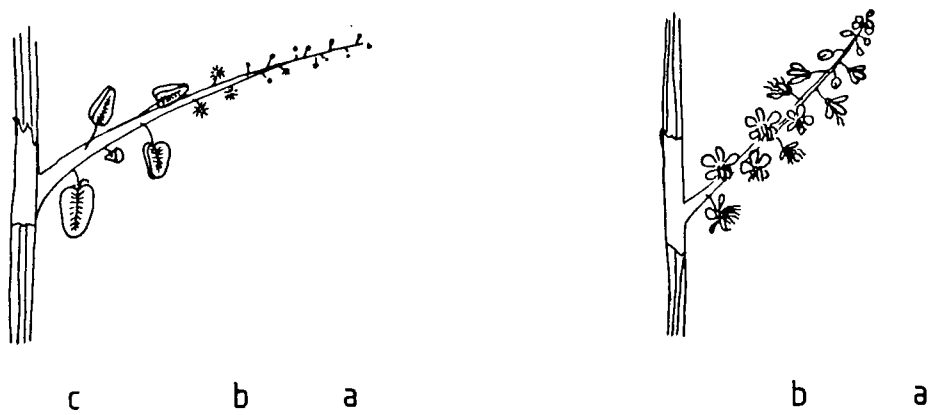
Ranunculus repens, Kruidende boterbloem (figuur 3), is volgens Heukels & van Ooststroom (1977) een zeer algemene soort, onder andere kentaxon van het *Agropyro-Rumicion crispi*. De soort komt voor op vochtige grazige plaatsen, aan slootkanten, maar ook ruderaal. Het is een meerjarige, die bloeit in de periode van mei tot juli (Harper 1957).

De gemiddelde bloeitijd per bloem is 7,25 dagen. De stempels worden als eerste ontvankelijk en kunnen bestoven worden door insecten. Insecten die *Ranunculus repens* bezoeken, zijn zweefvliegen (*Chrysogaster hirtella*, *Merodon equestris*, *Eristalis arbustorum* en *E. intricarius*), motvlinder (*Cidaria albulata*) en trips (Boudewijn 1981). Daarna worden de meeldraden rijp, en wel eerst de meer naar buiten gelegen draden. In dit stadium is ook zelfbestuiving met behulp van een insect of door regen mogelijk. In dit laatste geval blijft er een regendruppel in de bloem liggen, waarop pollen gaat drijven. Door capillaire werking kan het water met pollen opstijgen tussen de dicht opeen staande stempels. Hierdoor kan pollen op de stempel terecht komen.

Behalve generatief kan *Ranunculus repens* zich ook vegetatief voortplanten door middel van de vorming van stolonen, waaraan zich weer dochterplanten vormen.



Figuur 3. Bloeiwijze van *Ranunculus repens*, \pm ware grootte.



Figuur 4. Vrouwelijke (links) en mannelijke (rechts) bloeiwijze van *Rumex acetosa*, \pm ware grootte.
 a = knopstadium, b = bloei, c = zaad in karpellen.

2.3 *Rumex acetosa* L.

Rumex acetosa, Veldzuring, is eveneens een zeer algemene soort (Heukels & van Ooststroom 1977). De plant komt voor op bemeste, grazige grond en is een kentaxon van het Molinio-Arrhenatheretea. Het is evenals *Ranunculus repens* een meerjarige die bloeit in mei en juni. *Rumex acetosa* is tweehuizig. Mannelijke planten zijn kleiner dan vrouwelijke planten, bloeien iets eerder, waarna de mannelijke bloeiwijze afsterft (Figuur 4). Bevruchting vindt plaats door windbestuiving. Daarnaast kan enige vegetatieve vermenigvuldiging optreden door middel van ondergrondse spruiten aan een verdikt wortelstelsel.

2.4 De veldexperimenten

Materiaal

De vegetatie van perceel Loefvledder bestond in 1973, bij de aanvang van de beheersexperimenten, voornamelijk uit *Agrostis* spp, *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Holcus lanatus*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Ranunculus repens*, *Lolium perenne*, *Taraxacum* sp., *Cardamine pratensis*, *Cerastium holosteoides*, *Rumex acetosa* en *Alopecurus geniculatus* (Bakker et al. 1980).

De ontwikkeling van de afzonderlijke proefstroken vanaf 1973 is weergegeven in figuur 5. In de vier gekozen proefpercelen treedt binnen enkele jaren een drastische toename van de bedekking van *Holcus lanatus* op. In de jaren hierop volgend fluctueert dit percentage, altemnerend met de bedekking door *Ranunculus repens*, *Poa trivialis*, *Agrostis* spp., *Cirsium arvense*, *Cardamine pratensis* en *Rumex acetosa*.

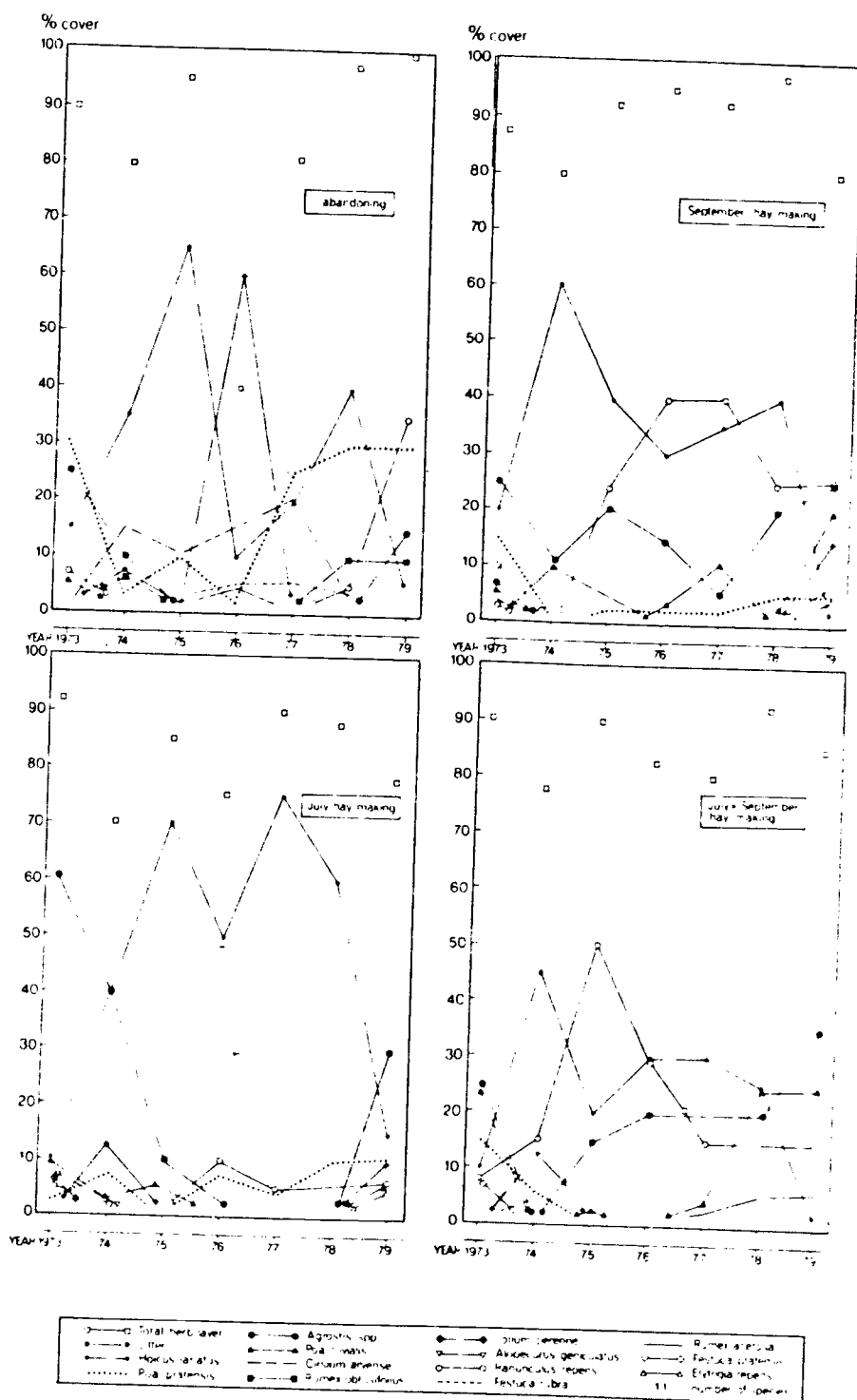
Per beheersmaatregel zijn van zowel *Ranunculus repens* als van *Rumex acetosa* honderd individuen uitgekozen door een draad dwars over het betreffende proefperceel te spannen en alle exemplaren die zich precies onder de draad bevonden te merken. Hierdoor zijn ook kiemplanten evenredig vertegenwoordigd. De gemerkte exemplaren zijn zó genummerd, dat elk individu herkend kon worden. Deze raaien met gemerkte individuen bevonden zich op ongeveer gelijke afstand tot de beek.

Daar perceel Mei op 10 juni onverwacht gemaaid is, zijn vanaf dat moment geen gegevens betreffende dit perceel meer voor handen.

Methode

Aan de gekozen individuen zijn de volgende werkzaamheden verricht:

- telling van het aantal bloemen in bloei (*Ran. repens*) of het aantal



Figuur 5. Bedekkingspercentages van enkele belangrijke soorten bij verschillende beheersvormen van 1973 tot en met 1979 (1973 opgenomen medio mei, andere jaren in juni). Naar Bakker, Dekker en de Vries 1980.

- bloeiwijzen in bloei (*Rum. acetosa*), in de periode van begin mei tot eind juni ongeveer eens per week,
- omhullen van de bloeiwijzen voor de zaadval,
 - oogsten van het zaad vlak voordat in juli gemaaid wordt,
 - tellen en wegen van het zaad,
 - doen van kiemprouven met het zaad, voor *Ran. repens* bij een wisselregime van 12 uur licht/25°C, 12 uur donker/15°C, voor *Rum. acetosa* bij een wisselregime van 12 uur licht/20°C, 12 uur donker/10°C,
 - terugzaaien van zaad in gesteriliseerde grond afkomstig uit het betreffende perceel, in de oorspronkelijke vegetatie, in 5 ringen van 5 cm. Ø, met elk 25 zaden,
 - observeren van het wel en wee van de gemerkte kiemplanten.

2.5 De contrôle in de proeftuin

Materiaal

In mei 1980 zijn voor zowel *Ranunculus repens* als *Rumex acetosa* in de percelen Juli, September en Niets Doen kiemplanten verzameld. In september 1980 zijn volwassen planten uit de percelen Juli, September en Niets Doen verzameld en kiemplanten uit de percelen Juli en Juli+September, wederom van beide soorten. Van de verzamelde planten is de aanhangende grond afgespoeld, waarna ze gezamenlijk in bakken met grond in de "couveuse" geplaatst zijn bij een temperatuur van $\pm 25^{\circ}$ C. en 80% luchtvochtigheid. Na enkele maanden zijn ze overgepoot in potten met een diameter van 20 cm. De planten hebben de gehele winter zonder bescherming buiten doorgebracht.

Methode

Aan het materiaal wat zodoende voorjaar 1981 beschikbaar was, zijn dezelfde waarnemingen gedaan als onder 2.2 voor de veldexperimenten beschreven is, met uitzondering van het terugzaai-experiment.

2.6 Contrôle 1982

In 1982, het jaar volgend op de experimenten, is in hetzelfde perceel Loefvledder een kleine contrôle op de bloei van *Ranunculus repens* uitgevoerd. In dezelfde proefpercelen zijn van begin mei tot eind juni de bloeitijd en -intensiteit van 25 volwassen planten per perceel genoteerd. Deze gegevens zijn op dezelfde wijze bewerkt.

2.7 Statistische verwerking

Alvorens te toetsen of verschillen significant zijn, is met behulp van een mediaantest (Tate & Clelland 1957) nagegaan of groepen gegevens uit verschillende percelen opgevat kunnen worden als steekproeven uit verschillende universa. Alleen wanneer dit het geval is, mogen de groepen met behulp van de toets van Wilcoxon twee aan twee op significante verschillen worden getoetst.

Deze verdelingsvrije toets is gekozen, omdat niet strikt voldaan is aan de eis voor een normale verdeling dat de planten een aselechte steekproef vormen uit de veldpopulatie.

De toets bestaat uit het vergelijken van twee steekproeven. Hiertoe wordt iedere uitkomst van steekproef A vergeleken met iedere uitkomst van steekproef B. Het scoreverschil vormt de toetsingsgrootte, Q .

Voor steekproeven groter dan 10 mag een normale benadering van Q toegepast worden, waarin $\mu_Q = 0$ en $\sigma_Q = \sqrt{n_1 n_2 (n_1 + n_2 + 1) / 3}$

Met behulp van de excentriciteit $u = \frac{Q}{\sigma_Q}$ kan uit tabellen afgelezen worden of deze waarden significant zijn, met andere woorden of de steekproeven A en B significant verschillen (Tate & Clelland 1957, Wijvekate 1972). Hierbij is steeds een overschrijdingskans van 5% aangehouden. Significante verschillen zijn in de tabellen steeds met een * aangegeven.

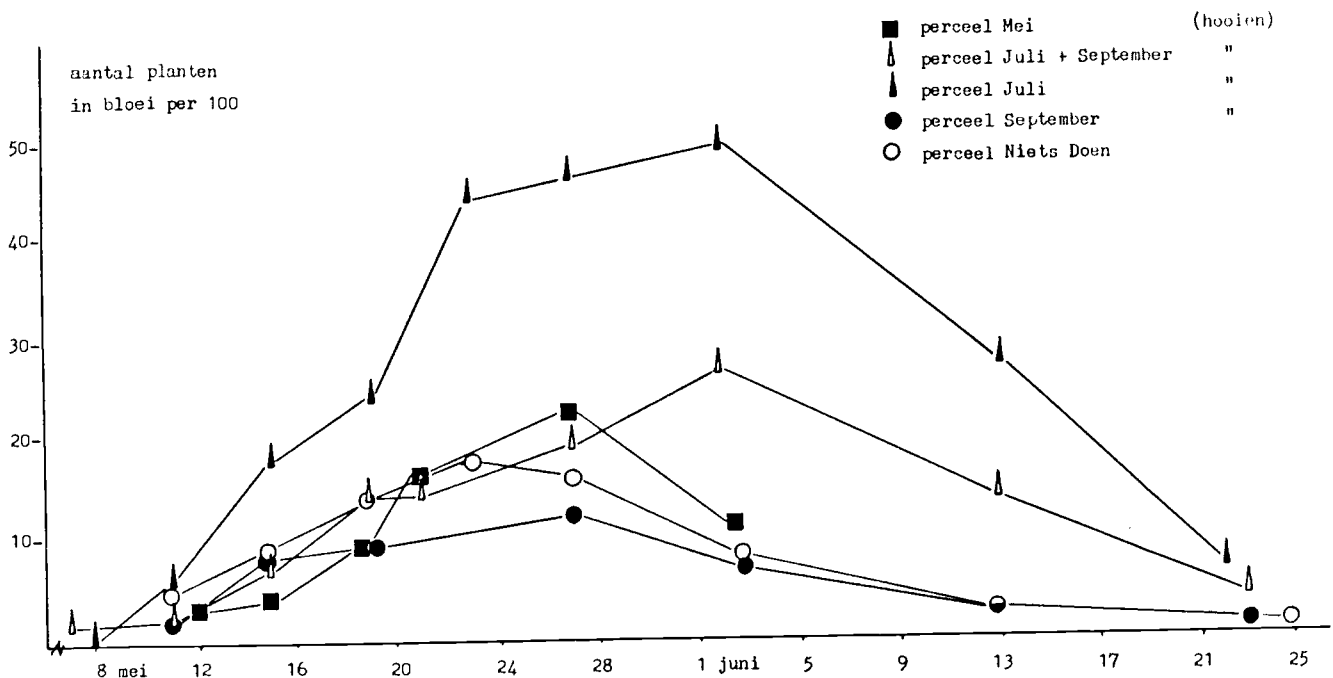
3. RESULTATEN RANUNCULUS REPENS

3.1 Bloei

Veld

De bloei van *Ranunculus repens* strekte zich in het veld uit van begin mei tot eind juni (figuur 6). De bloeitop, het maximum aantal planten dat op één dag bloeide, ligt voor perceel Niets Doen op 23 mei, voor de percelen September en Mei op 27 mei en voor de percelen Juli+September en Juli op 2 juni.

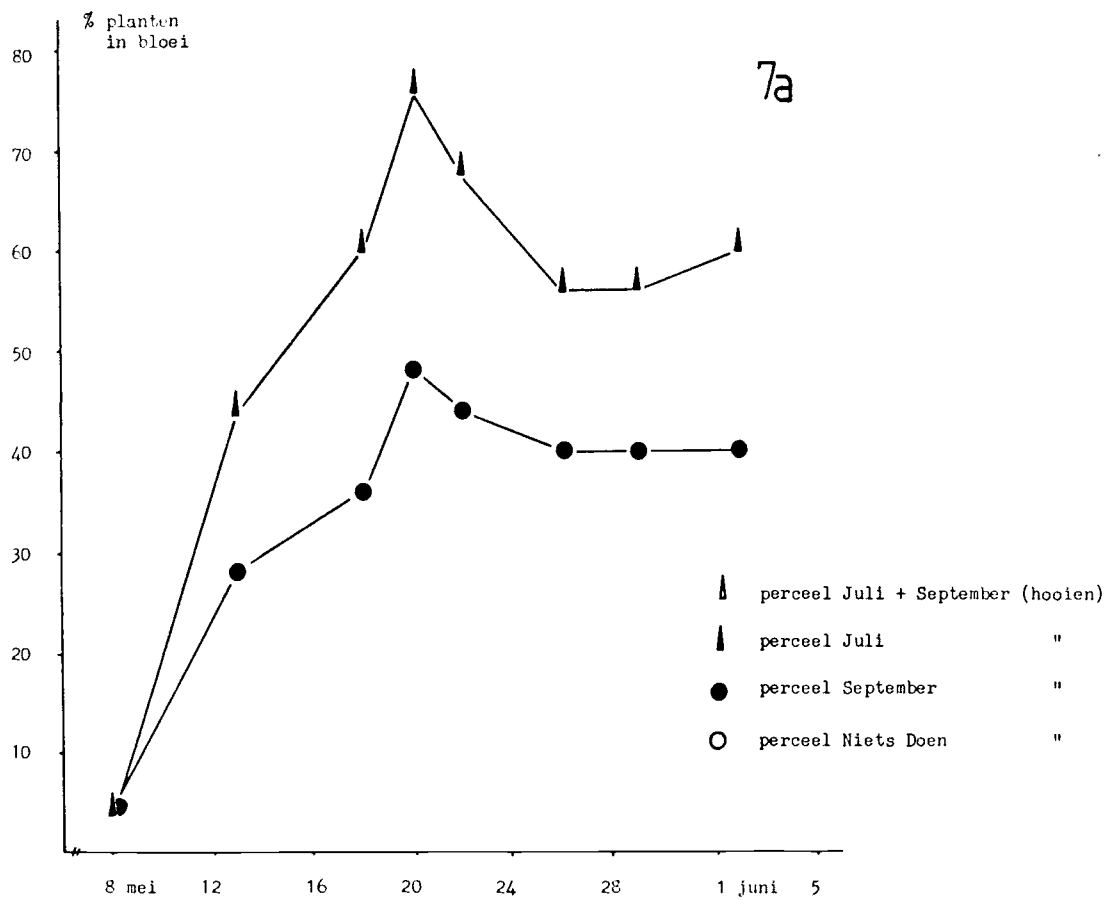
De hoogte van de bloeitop (figuur 6) verschilde per perceel, waarbij perceel Juli significant afwijkt van de overige percelen door een bloeipercentage van 49%. Perceel September valt op door een significant lager bloeipercentage, te weten 12%.

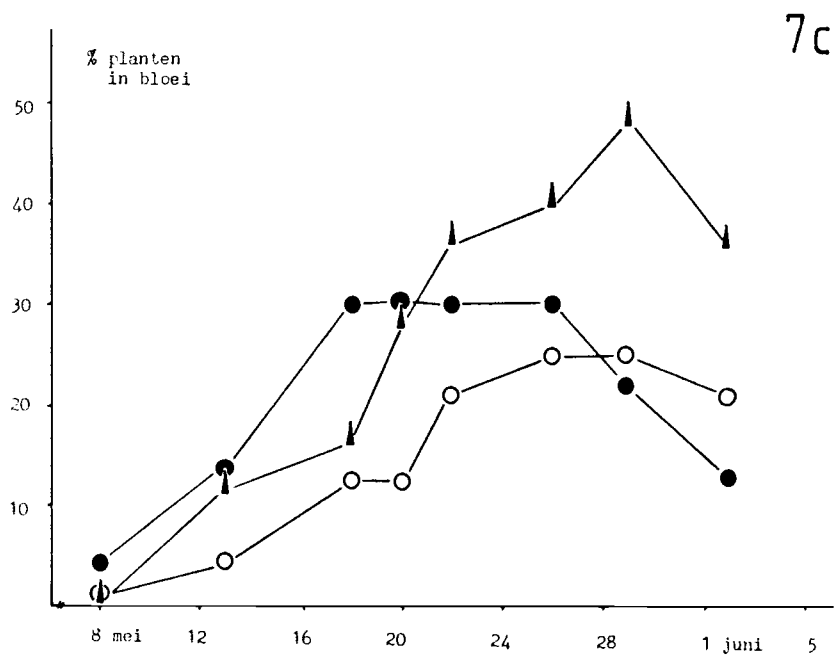
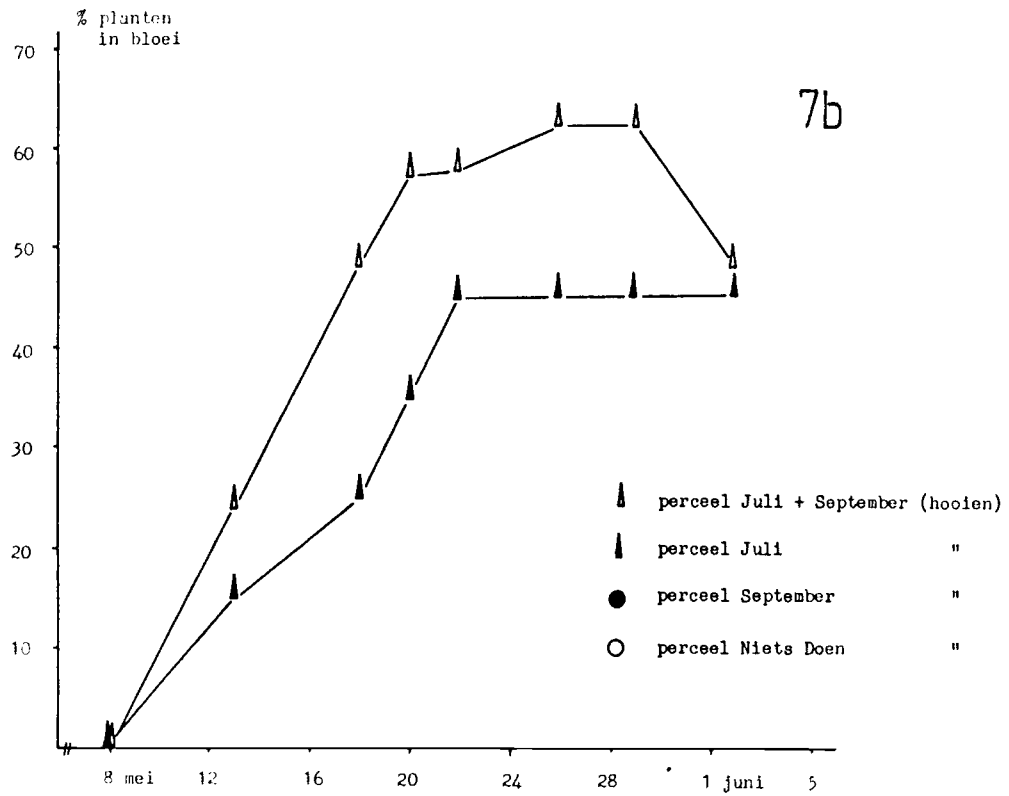


Figuur 6. Bloeiverloop van *Ranunculus repens* in vijf graslandpercelen die sinds 1972 onder verschillend beheer staan. In elk perceel zijn 100 individuen gedurende één seizoen gevolgd. Waarnemingen 1981.

Proeftuin

In figuur 7 zijn de bloeigegevens van de contrôleplanten in de proeftuin samengevat. De data van de toppen van geen der series contrôleplanten vertonen dezelfde trend als in de veldwaarnemingen optreedt. De hoogte van deze toppen laten echter voor de series "kiemplanten voorjaar" en "volwassen planten" wel dezelfde trend zien.

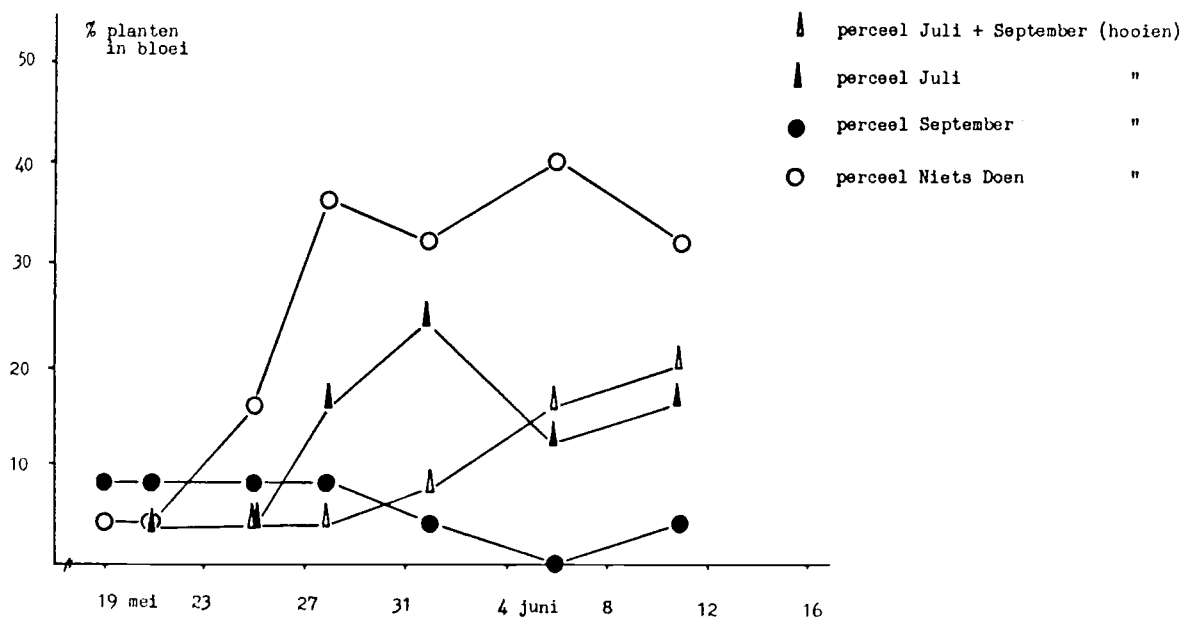




Figuur 7. Bloeverloop van *Ranunculus repens* in het proeftuinexperiment met groepen individuen afkomstig uit vier percelen, die sinds 1972 onder verschillend beheer staan.
a = kiemplanten voorjaar, b = kiemplanten najaar, c = volwassen planten.

Contrôle 1982

De gegevens betreffende de bloeitop van *Ranunculus repens*, die verkregen zijn uit de kleine controle in 1982, bevestigen het beeld van 1981 niet. Het meest opvallend is, dat de significant hogere bloeitop van perceel Juli in 1981 niet opnieuw is waargenomen (figuur 8).



Figuur 8. Bloeiverloop van *Ranunculus repens* in vier graslandpercelen, die sinds 1972 onder verschillend beheer staan. In elk perceel zijn 25 individuen gedurende één seizoen gevolgd. Waarnemingen 1982.

3.2 Bloeiintensiteit

Veld

Met de mediaantest kunnen geen verschillende universa aangewezen worden in de veldgegevens betreffende het aantal bloemen per bloeiende plant (tabel 1), zodat er niet statistisch getoetst kan worden. Er is echter wel een duidelijke trend waarneembaar in het aantal bloemen dat in het gehele bloeiseizoen aan één plant tot ontwikkeling komt. In perceel Juli worden gemiddeld de meeste bloemen per bloeiende plant gevormd, in perceel Niets Doen het minst.

Proeftuin

Ook in de gegevens betreffende het aantal bloemen per bloeiende plant van de controleplanten in de proeftuin kunnen geen verschillende universa aangewezen worden. Opvallend is wel, dat in alle series deze zelfde trend optreedt (tabel 1).

Tabel 1. De invloed van verschillend maaibeheer op het aantal bloemen per bloeiende plant voor *Ranunculus repens*. Planten die niet in bloei komen zijn hierbij buiten beschouwing gelaten.

PERCEEL	VELD		PROEFTUIN		volwassen planten
	1981	1982	kiemplanten voorjaar	kiemplanten najaar	
Juli	5,83	4,67	5,33	4,89	3,14
Juli + September	4,08	3,60	-	3,86	-
September	3,68	2,33	3,38	-	2,75
Mei	3,64	-	-	-	-
Niets Doen	3,47	4,30	-	-	2,50

Contrôle 1982

Ook in 1982 zijn in perceel Juli gemiddeld meer bloemen per bloeiende plant gevormd dan in de overige percelen. De resultaten voor perceel Niets Doen zijn nu relatief echter aanzienlijk hoger dan in 1981 (tabel 1).

3.3 Zaadproductie

Veld

Per gevormde bloem zijn in perceel September de meeste zaden geproduceerd (tabel 2). De verschillen tussen de percelen kunnen wat dit aspect betreft echter niet statistisch getoetst worden, omdat geen verschillende universa aangetoond kunnen worden.

Dankzij het hoge percentage planten in bloei en het grote aantal bloemen dat per bloeiende plant gevormd is, ligt de totale zaadproductie van de 100 gemerkte individuen in perceel Juli veel hoger dan in de overige percelen. Dit ondanks het feit dat er in perceel Juli minder zaden per bloem gevormd zijn dan in perceel September. Ondanks een groot aantal zaden per bloem ligt de totale zaadproductie in perceel September toch laag. Dit is te wijten aan het lage aantal bloemen per bloeiende plant.

Tabel 2. De invloed van verschillend maaibeheer op de zaadproductie in het veld per bloem en per 100 planten voor *Ranunculus repens*.

PERCEEL	AANTAL ZADEN PER BLOEM	PERCEEL	TOTAAL AANTAL ZADEN
September	29,00	Juli	8.420 *
Juli	24,90	Juli + September	3.349 *
Niets Doen	23,85	September	2.028 } *
Juli + September	22,80	Niets Doen	1.903 }

Proeftuin

In de proeftuin geeft de zaadproductie per bloem voor de series "kiemplanten voorjaar" en "kiemplanten najaar" dezelfde trend als de veldwaarnemingen te zien (tabel 3). De waarnemingen aan de serie "volwassen planten" stemmen hier echter niet mee overeen.

Tabel 3. De invloed van verschillend maaibeheer op de zaadproductie in de proeftuin per bloem voor *Ranunculus repens*.

PERCEEL	AANTAL ZADEN PER BLOEM		
	kiemplanten voorjaar	kiemplanten najaar	volwassen planten
September	24,2	-, -	20,7
Juli	20,2	26,4	28,2
Niets Doen	-, -	-, -	21,5
Juli+September	-, -	25,7	-, -

3.4 Zaadgewicht

Veld

Het gewicht van 100 zaden geproduceerd in perceel Juli+September ligt significant hoger dan voor de andere percelen (tabel 4).

Tabel 4. De invloed van verschillend maaibeheer op het zaadgewicht van *Ranunculus repens* in het veld.

PERCEEL	GEWICHT in 10^{-3} gram/100 zaden
Juli + September	223 *
Juli	169
Niets Doen	161
September	159

Proeftuin

Van de contrôleplanten in de proeftuin zijn geen gegevens beschikbaar betreffende het zaadgewicht.

3.5 Kieming

Veld

Van de half juli in het veld verzamelde zaden kiemden de zaden van planten uit perceel Juli relatief het best (tabel 5). Het kiempercentage na 28 dagen van de zaden van planten uit perceel Juli+September ligt significant lager dan dat van de planten uit de percelen Juli en September.

Tabel 5. De invloed van verschillend maaibeheer op de kieming van zaden van *Ranunculus repens* in de kiemkast, bij een wisselregime licht, 25° C / donker, 15° C, na 28 dagen.

PERCEEL	VELD	GEKIEMD (in %)		
		PROEFTUIN		volwassen planten
		kiemplanten voorjaar	kiemplanten najaar	
September	77,3	78,8	-, -	73,7
Niets Doen	73,3	-, -	-, -	67,9
Juli	71,0	70,0	71,0	48,0
Juli + September	56,0 *	-, -	75,3	-, -

Proeftuin

De kiempercentages van de zaden van geen der series controleplanten komen overeen met de percentages die voor de zaden uit het veld gevonden zijn (tabel 5).

3.6 Terugzaaien

Van de zaden die in ringen in de oorspronkelijke vegetatie gezaaid werden, zijn steeds in perceel Juli+September de meeste kiemplanten per ring waargenomen (tabel 6). Alleen de gegevens met betrekking tot het terugzaaien in de percelen September en Niets Doen zijn onderling niet significant verschillend. De waarnemingen zijn voortgezet tot het voorjaar van 1982.

Tabel 6. De invloed van verschillend maaibeheer op de resultaten van het terugzaai-experiment bij *Ranunculus repens*.

PERCEEL	AANTAL KIEMPLANTEN per ring met 25 zaden
Juli + September	8,5 *
Juli	5,0 *
September	0,0
Niets Doen	0,0

3.7 Het lot van kiemplanten

In tabel 7 is het aantal levende kiemplanten per 100 gemerkte individuen aan begin en eind van het experiment weergegeven. De sterfte ligt in perceel Niets Doen het hoogst: 100%!

Tabel 7. De invloed van verschillend maaibeheer op de kiemplantmortaliteit gedurende de zomer voor *Ranunculus repens*, berekend als percentage van het in het voorjaar aanwezige aantal kiemplanten p-r 100 gemerkte individuen.

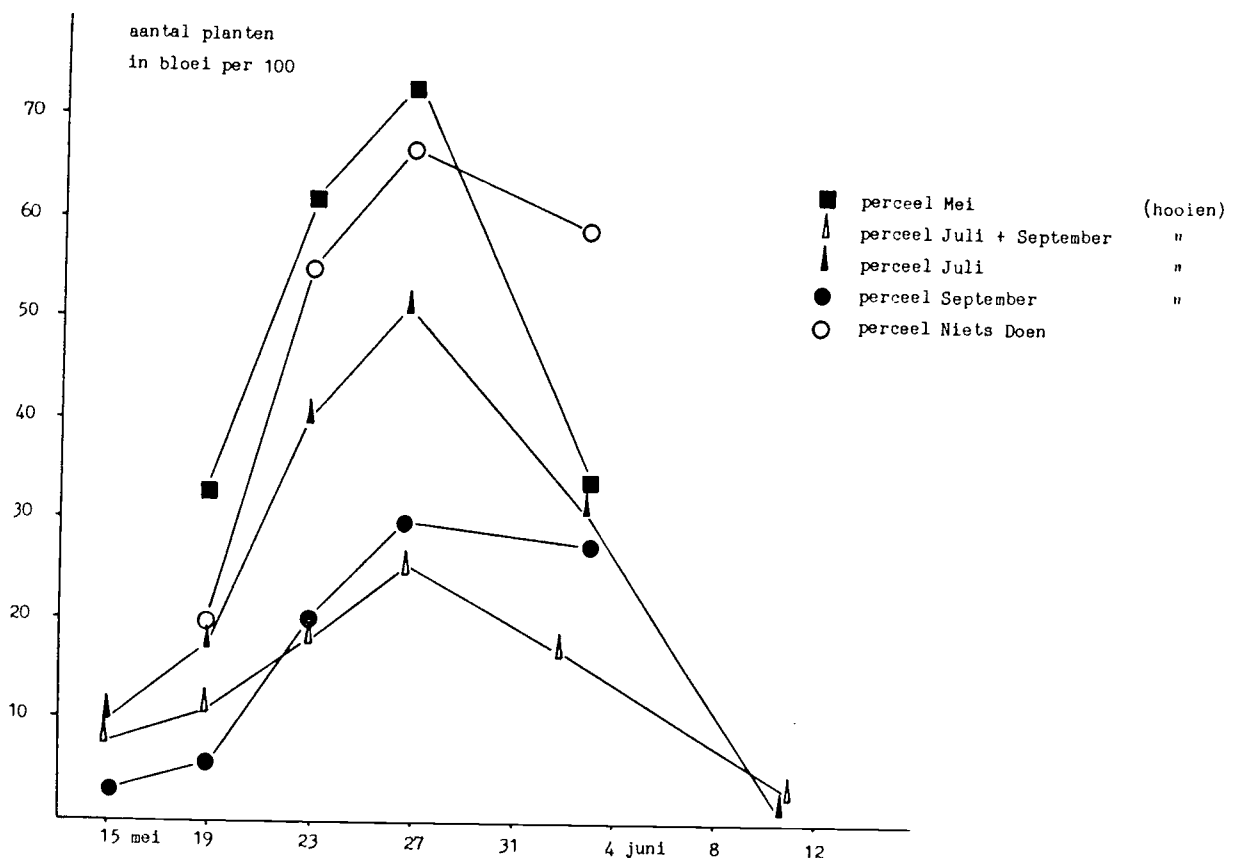
PERCEEL	MEI 1981 aanwezig per 100	NOVEMBER 1981 nog in leven	VERDWENEN in %
Juli	14	6	57
Juli + September	21	7	67
September	25	7	72
Niets Doen	17	0	100

4. RESULTATEN RUMEX ACETOSA

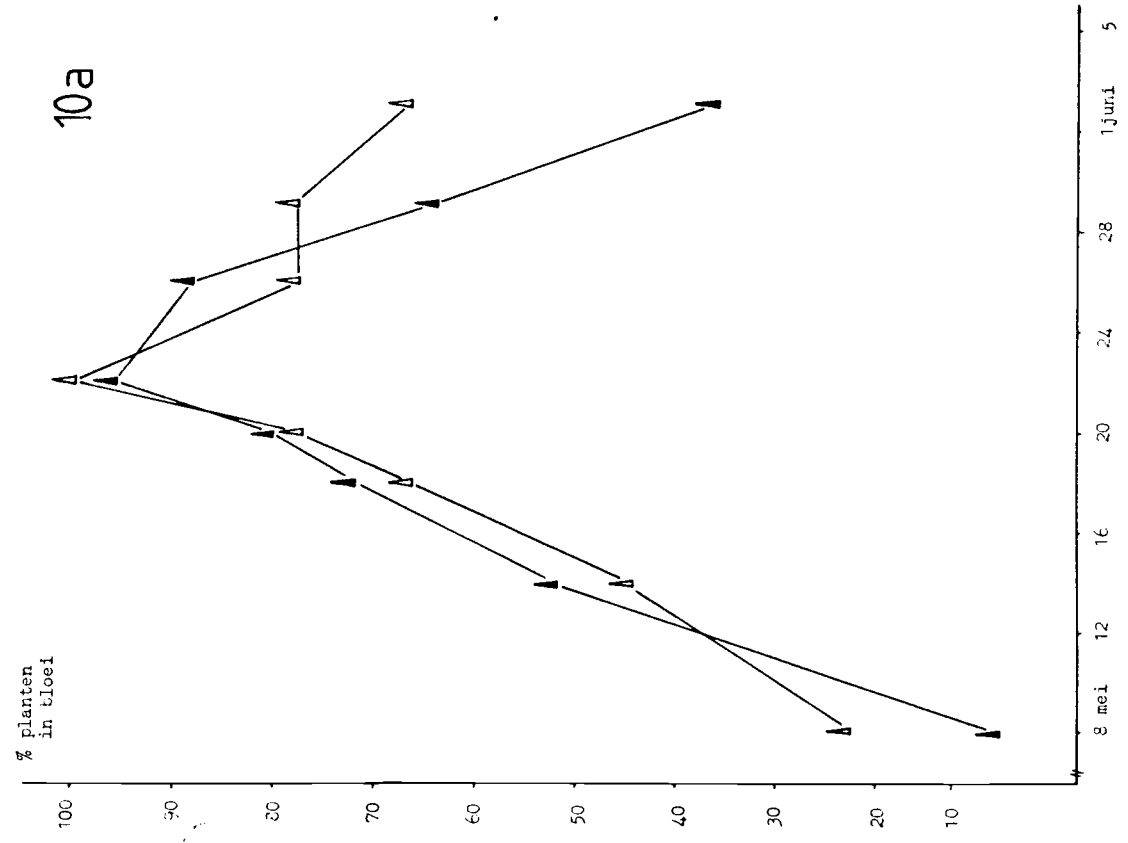
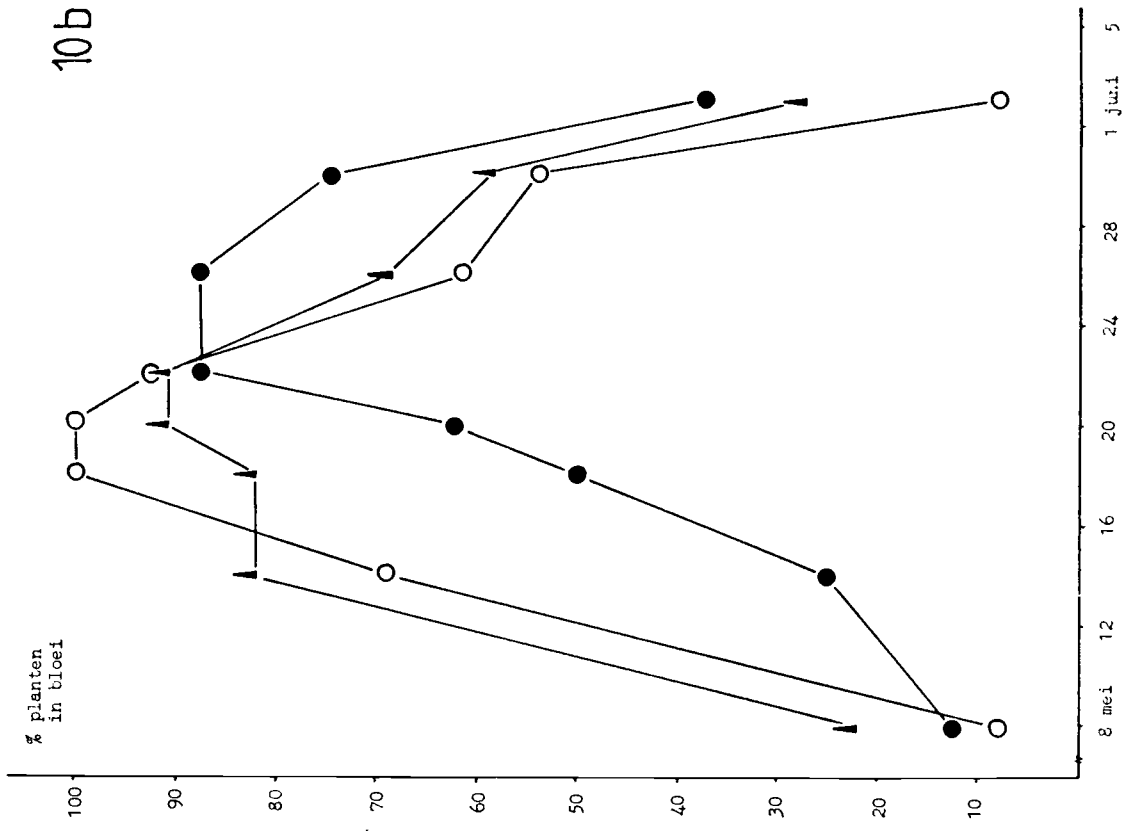
4.1 Bloei

Veld

De bloei van *Rumex acetosa* (figuur 9) begint vroeg in mei. Op de eerste waarnemingsdatum, 15 mei, bloeit al een aantal scheuten. De bloeitop, de dag waarop het maximum aantal scheuten bloeit, ligt voor alle onderzochte proefpercelen op 27 mei. Op 15 juni zijn bijna alle scheuten uitgebloeid. Opvallend is het verschil in hoogte van de bloeitop tussen de verschillende beheersvormen. De percelen Mei en Niets Doen liggen aan top, in het twee maal per jaar gemaaide perceel Juli+September bloeit het kleinste aantal scheuten.

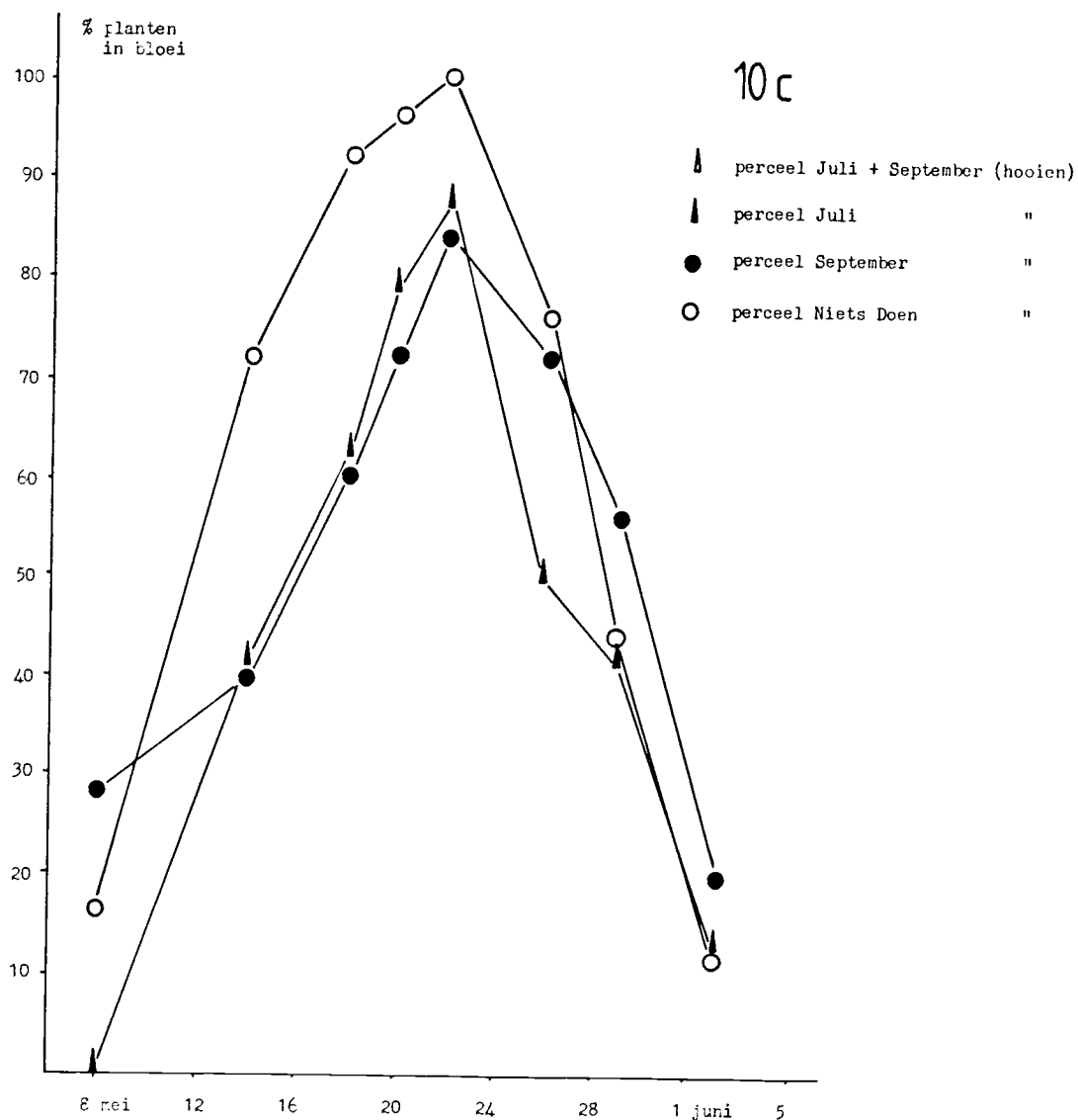


Figuur 9. Bloeiverloop van *Rumex acetosa* in vijf graslandpercelen, die sinds 1972 onder verschillend beheer staan. In elk perceel zijn 100 individuen gedurende één seizoen gevolgd.



Proeftuin

De contrôleplanten in de proeftuin vertonen, op de serie "kiemplanten najaar" na, dezelfde trend (figuur 10). De bloeitop van de planten uit perceel Niets Doen ligt steeds hoger dan die van de planten uit perceel Juli en perceel September.



Figuur 10. Bloeiverloop van *Rumex acetosa* in het proeftuinexperiment met groepen individuen afkomstig uit vier percelen, die sinds 1972 onder verschillend beheer staan.
a = kiemplanten voorjaar, b = kiemplanten najaar, c = volwassen planten.

4.2 Aantal scheuten in bloei

Veld

Het beeld van het totaal aantal scheuten dat in bloei komt (tabel 8), stemt overeen met de trend in bloeitoppen, met die uitzondering dat dit aantal in perceel Niets Doen hoger ligt dan in perceel Mei.

Tabel 8. De invloed van verschillend maai-beheer op het percentage scheuten van *Rumex acetosa*, dat in bloei komt.

PERCEEL	SCHEUTEN IN BLOEI in %
Niets Doen	87 *
Mei	76 *
Juli	54 *
September	37 *
Juli + September	27

Proeftuin

In de proeftuin zijn alle planten in bloei gekomen, ongeacht de herkomst.

4.3 Verdeling der sexen

Veld

In tabel 9 is weergegeven welk gedeelte van het aantal bloeiende scheuten ♀ respectievelijk ♂ is. Opvallend is, dat naarmate meer scheuten in bloei komen, de verhouding ♀/♂ zich wijzigt. Een toename van het aantal scheuten dat in bloei komt, is voornamelijk toe te schrijven aan een groter aantal ♀-scheuten.

Tabel 7. De invloed van verschillend maaibeheer op de verdeling der sexen over de bloeiende scheuten van *Rumex acetosa* in het veld.

PERCEEL	♀	♂	♀/♂
Niets Doen	65 *	22	2,95
Mei	46	30	1,53
Juli	30	24	1,25
September	19	18	1,06
Juli + September	11	16	0,69

Proeftuin

De verdeling der sexen per beheersvorm in de series contrôleplanten in de proeftuin komt niet overeen met de in het veld gevonden verhoudingen. Evenmin is er een trendmatige overeenkomst aanwezig (tabel 10).

Tabel 10. De invloed van verschillend maaibeheer op de verdeling der sexen (♀/♂) over de bloeiende scheuten van *Rumex acetosa* in de proeftuin.

PERCEEL	kiemplanten voorjaar	kiemplanten najaar	volwassen planten
Niets Doen	$\frac{8}{5} = 1,6$	-	$\frac{18}{7} = 2,57$
Juli	$\frac{14}{8} = 1,75$	$\frac{16}{9} = 1,78$	$\frac{15}{7} = 2,14$
September	$\frac{4}{4} = 1,00$	-	$\frac{18}{7} = 2,57$
Juli + September	-	$\frac{6}{3} = 2,00$	-

Tabel 11. De invloed van verschillend maaibeheer op de zaadproductie per bloeiende scheut en per 100 planten, en de morfologie van de bloeiwijze voor *Rumex acetosa* in het veld.

PERCEEL	AANTAL ZADEN PER BL. SCHEUT	TOTAAL AANTAL ZADEN	LENGTE BLOEIWIJZE in cm.	LENGTE BLOEIAAR in cm.	AANTAL ZIJASSEN
Niets Doen	430 *	29.024 *	71,5	34,5	12,3
Juli	284 *	9.450 *	62,8	21,5	8,9
September	170 *	3.872 *	49,9	17,2	6,7
Juli + September	160 *	1,788 *	50,6	13,6	5,0

4.4 Zaadproductie

Veld

De zaadproductie per bloeiende scheut (tabel 11) is evenredig met de totale zaadproductie van de 100 gemerkte scheuten. Daarbij is de totale zaadproductie van perceel Niets Doen maar liefst 16x zo hoog als van perceel Juli+September. Eveneens blijkt er een verband te bestaan tussen de lengte van de bloeiaar, het aantal zijassen daaraan en de zaadproductie.

Proeftuin

De verhoudingen in zaadproductie per scheut tussen de verschillende beheersvormen van geen der series contrôleplanten komen overeen met de in het veld waargenomen verhoudingen (tabel 12).

Tabel 12, De invloed van verschillend maaibeheer op de zaadproductie per bloeiende scheut voor *Rumex acetosa* in de proeftuin.

PERCEEL	AANTAL ZADEN PER BL. SCHEUT		
	kiemplanten voorjaar	kiemplanten najaar	volwassen planten
Niets Doen	94,0	-	155,0
Juli	189,5	153,5	40,0
September	118,0	-	127,0
Juli + September	-	124,5	-

4.5 Zaadgewicht

Veld

Het zaadgewicht varieert van 51×10^{-3} tot 76×10^{-3} gram per 100 zaden (tabel 13). In tegenstelling tot alle voorgaande trends betreffende *Rumex acetosa* benaderen de waarden voor perceel Juli+September die van perceel Mei. De waarden voor perceel Niets Doen zijn echter lager dan voor alle andere percelen.

Proeftuin

Voor de contrôleplanten in de proeftuin zijn geen gegevens omtrent zaadgewicht voor handen.

Tabel 13. De invloed van verschillend maaibeheer op het zaadgewicht van *Rumex acetosa* in het veld.

PERCEEL	GEWICHT in 10^{-3} gram/100 zaden
Juli + September	76
Mei	75 *
Juli	67
September	58
Niets Doen	51 *

4.6 Kieming

Veld

Van de half juli in de kiemkast te kiemen gezette zaden kiemden de zaden afkomstig uit perceel Mei procentueel het best, die afkomstig uit perceel Niets Doen significant minder goed (tabel 14).

Tabel 14. De invloed van verschillend maaibeheer op de kieming van zaden van *Rumex acetosa*, in de kiemkast, bij een wisselregime licht, 20° C / donker 10° C, na 14 dagen.

PERCEEL	VELD	GEKIEMD (in %)		
		kiemplanten voorjaar	kiemplanten najaar	volwassen planten
Mei	82,7	-, -	-, -	-, -
Juli + September	76,0	-, -	89,0	-, -
September	72,5	94,0	-, -	90,0
Juli	72,0	70,0	87,0	86,0
Niets Doen	44,0 *	83,0	-, -	93,0

Proeftuin

De kiemgegevens van de series contrôleplanten in de proeftuin komen in zoverre met de veldgegevens overeen, dat het kiempercentage voor perceel September hoger is dan voor de percelen Juli en Niets Doen (tabel 14).

4.7 Terugzaaien

Het eind juli uitgevoerde terugzaai-experiment resulteerde in gemiddeld 12,2 kiemplanten per 25 zaden voor perceel Juli+September (tabel 15). In de overige percelen lagen deze waarden aanzienlijk lager. Alle percelen verschillen onderling significant. Het maaien eind september bracht in perceel September een significante afname van het aantal kiemplanten per zaairing te weeg. Voor de zaairingen in perceel Juli+September was dit niet het geval.

Tabel 15. De invloed van verschillend maai-beheer op de resultaten van het terugzaai-experiment bij *Rumex acetosa*.

PERCEEL	AANTAL KIEMPLANTEN per ring met 25 zaden
Juli + September	11 *
Juli	7 *
September	5 *
Niets Doen	0 *

4.8 Het lot van kiemplanten

In tabel 16 is het aantal kiemplanten aan het begin en eind van het onderzoek weergegeven. De sterfte is in de percelen Niets Doen en September 100%!

Tabel 16. De invloed van verschillend maai-beheer op de kiemplantmortaliteit gedurende de zomer voor *Rumex acetosa*, berekend als percentage van het in het voorjaar aanwezige aantal kiemplanten per 100 gemerkte individuen.

PERCEEL	MEI 1981 aanwezig per 100	NOVEMBER 1981 nog in leven	VERDWENEN in %
Juli	9	6	33 *
Juli + September	10	6	40 *
September	6	0	100 *
Niets Doen	6	0	100

5. DISCUSSIE

5.1 Algemeen

Er blijken in het veld verschillen op te treden tussen de bestudeerde beheersvormen met betrekking tot de fenologie van *Ranunculus repens* en *Rumex acetosa*. De contrôle van de veldwaarnemingen aan de hand van proeftuinmateriaal was echter niet optimaal. Hoewel in totaal ruim 300 contrôleplanten in de proeftuin aanwezig waren, zijn de gegevens versnipperd door het feit dat er per soort drie verschillende groepen proefplanten aanwezig waren: voorjaarskiemplanten, najaarskiemplanten en volwassen planten. Deze groepen zijn onderling moeilijk te vergelijken door verschillende verblijfsduren in de proeftuin, met alle gevolgen van dien, zoals verzuring van de potgrond. Bovendien hebben planten uit verschillende groepen niet aan dezelfde selectiedruk blootgestaan, doordat ze niet even oud zijn. Van de groep volwassen planten is bijvoorbeeld een deel wellicht ouder dan 10 jaar. Deze planten dateren dus van vóór het instellen van de verschillende regimes. Als kiemplant zijn zij op andere criteria geselecteerd dan de kiemplanten uit latere jaren.

Ook binnen de verschillende groepen proefplanten is de vergelijking van beheersvormen moeilijk, doordat niet alle beheersvormen in alle drie groepen vertegenwoordigd zijn.

Aangezien de uit het veld genomen steekproeven van veld- en proeftuinmateriaal niet strikt aselekt zijn, zijn de gegevens verdelingsvrij getoetst. Veel verschillen zijn dan niet significant bij een overschreidingskans van 5%. De waargenomen trends in veld- en proeftuinmateriaal vragen echter toch om een verklaring.

5.2 *Ranunculus repens*

Opvallend is, dat hoewel de ligging van de gehele bloeiperiode voor de verschillende percelen gelijk is, de percelen Niets Doen, Mei en September hun bloeitop één tot anderhalve week eerder bereiken dan de percelen Juli en Juli+September. Een dergelijke tendens is in 1977 in dezelfde percelen waargenomen (Dekker, ongepubl. gegevens). De resultaten van de contrôle in 1982 vertoonden hetzelfde beeld, met uitzondering van perceel Juli.

De bloeitoppen in de percelen Juli en Juli+September zijn ook hoger. Mogelijk heeft het maaien in Juli een gunstig effect op het aantal planten

dat het volgende jaar in bloei komt. Bij het maaien in juli kan *Ranunculus repens* een concurrentievoordeel krijgen ten opzichte van de omringende vegetatie, doordat het groeipunt van *Ranunculus repens* zich vlak boven de grond bevindt en niet afgemaaid wordt (zie ook Gerth 1978, van Zeist 1978). Dit effect is voor perceel Niets Doen in 1982 niet opnieuw waargenomen. In de vegetatie van dit perceel doen zich echter nogal grote veranderingen voor. Terwijl *Ranunculus repens* in 1981 op veel plaatsen door *Holcus lanatus* verstikt werd, is de bedekking van *Holcus lanatus* in 1982 sterk afgenomen en treedt *Heracleum sphondylium* sterk op de voorgrond. Zoals al eerder is gebleken (figuur 5) kan *Ranunculus repens* zich tijdens dergelijke wisselingen enkele tijd sterk manifesteren.

Behalve het aantal bloeiende planten is ook het aantal bloemen per bloeiende plant in perceel Juli erg hoog. Doordat de bedekking van *Ranunculus repens* in perceel Juli echter veel geringer is dan in de percelen Juli+September en September (figuur 5), valt dit enorme verschil in aantal bloemen per 100 planten in het veld niet op. Dezelfde tendens treedt op in de proeftuin, waar de planten uit perceel Juli in de drie series proefplanten eveneens het hoogste scoren wat betreft het aantal bloemen per bloeiende plant, gevolgd door Juli+September. Deze verschillen in veld- en proeftuinmateriaal tussen planten uit verschillende percelen zijn niet significant, maar de consequente trend hierin suggereert wel de mogelijkheid van het aanwezig zijn of ontstaan van een genetisch verschil tussen de populaties uit de verschillende beheersvormen. Ook in 1982 zijn in perceel Juli de meeste bloemen per bloeiende plant gevormd.

Het aantal bloemen per bloeiende plant is voor alle beheersvormen, in veld- en proeftuinmateriaal, hoger dan wat Sarukhan (1974) vindt in zijn waarnemingen aan *Ranunculus repens* in begraasde schapenweiden in Wales. Sarukhan vindt daar gemiddeld 1,4 bloemen per bloeiende plant en een maximale zaadproductie van 77 zaden per bloeiende plant. Voor de Loefvledder ligt dit maximum in alle beheersvormen hoger, en wel 267 zaden per bloeiende plant in perceel Juli. Het hoge aantal bloemen per bloeiende plant in dit perceel is de oorzaak van dit maximum, ondanks het feit dat het gemiddeld aantal zaden per bloem voor de planten uit perceel September hoger is. Juist de zaden van deze meest productieve planten (perceel September) zijn echter kleiner en lichter dan de zaden afkomstig uit de andere percelen. Het omgekeerde is het geval voor de bloeiende planten uit perceel Juli+September: zij produceren in vergelijking met de planten in de overige beheersvormen de minste, maar wel de grootste en zwaarste zaden. Dit significante verschil staat in contrast

met het significant lagere kiempercentage van zaden uit perceel Juli+September. Diverse onderzoekers (Harper, Lovell & Moore, 1970; Oomes & Elberse, 1976) vinden een verband tussen zaadgrootte en -vorm enerzijds en het kiemgedrag anderzijds. Grotere zaden zouden door een relatief groter verdampend oppervlak bij eenzelfde bodemvochtigheid minder goed kiemen (figuur 11). Hierbij is de



Figuur 11. Grotere en kleinere zaden van *Ranunculus repens* op een vochtig filtreerpapier.
 ///// contactzone tussen zaad en vocht.

microtopografie van het kiembed van groot belang (Harper, Williams & Sagar, 1965). Individuen uit grotere zaden hebben echter, als ze eenmaal gekiemd zijn, een grotere overlevingskans dan die uit kleinere zaden (Rorison 1972). Het gaat dus om een compromis tussen zo klein mogelijk zaad om goed te kunnen kiemen en zo groot mogelijk om je als kiemplant door snelle groei van een plaats te verzekeren.

Een andere oorzaak van het lagere kiempercentage zou kunnen zijn, dat de zaden uit perceel Juli+September beter afgerijpt zijn en al voor een groter gedeelte dormant zijn. Grime (1979) noemt *Ranunculus repens* zelfs als één van de soorten die 'innate dormant' (aangeboren in rust) zijn en een lange periode van incubatie in warme en vochtige omstandigheden nodig hebben om te kunnen kiemen. Dit is om drie redenen echter geen aannemelijke verklaring. Allereerst zouden bij een algemene innate dormancy voor de soort de zaden uit andere percelen dit verschijnsel ook moeten vertonen. Daarnaast zou het bij een veronderstelde induced dormancy waarschijnlijker zijn, dat zaad uit perceel Niets Doen een relatief vroege dormancy vertoont, daar deze planten gemiddeld 10 dagen eerder bloeien dan in perceel Juli+September en gemiddeld ook eerder uitgebloeid zijn. Met andere woorden, ze zijn voorlijk in de fenologische cyclus ten opzichte van de planten in perceel Juli+September. Tenslotte blijkt uit onderzoek van Sarukhan (1974) dat zich slechts gedurende de periode augustus - april een klein gedeelte van het zaad van *Ranunculus repens* in induced dormancy bevindt. Het is echter wel denkbaar dat de temperatuur in de kiemkast (25/15°C) niet voor de zaden van alle beheersvormen optimaal

is geweest.

Met betrekking tot de kiempercentages van het zaad van proeftuinmateriaal valt op te merken, dat deze de trend in kiempercentages van het veldmateriaal niet bevestigen. De oorzaak hiervan zou gezocht kunnen worden in de verschillende pollenoorsprong van zaden ontstaan aan planten in de proeftuin en in het veld. In het veld zijn de percelen met verschillende beheersvorm ruimtelijk gescheiden. De minimale afstand bedraagt zo'n 15 meter. In de proeftuin daarentegen stonden alle planten op een oppervlak van 10 x 10 meter. Hoewel kruisbestuiving tussen planten uit verschillende beheersvormen in het veld niet uitgesloten kan worden, is de kans hierop in de proeftuin veel groter. Cytoplasmatische eigenschappen van pollen afkomstig van een plant uit een andere beheersvorm dan de eicel kan de kiemeigenschappen van het zo onstane zaad beïnvloeden. Bij de bevruchting splitst de generartieve kern in het pollen zich namelijk in twee kernen. Eén kern bevrucht de eicel en vormt zo de kiem, de tweede versmelt met de secundaire embryozakkern, waaruit kiemwit ontstaat waarin zich reservevoedsel bevindt. De kiempercentages van zaad van het proeftuinmateriaal zijn in feite, door bevruchting met ander pollen, niet goed vergelijkbaar met die van het veldmateriaal.

De resultaten van het terugzaai-experiment geven een heel ander beeld dan de kiemproef in de kiemkast. In perceel Juli+September zijn per ring met 25 zaden de meeste kiemplanten waargenomen. Dit komt overeen met het hoge aantal dicotyle kiemplanten, dat Bakker, Dekker & de Vries (1980) voor ditzelfde perceel Juli+September vinden. De trend in deze gegevens komt nagenoeg overeen met die in zaadgewicht. De veel betere kieming in de percelen Juli en Juli+September moet echter toegeschreven worden aan de structuurverschillen in de vegetaties waarin teruggezaaid is. Beide percelen zijn half juli gemaaid, waarna het terugzaai-experiment uitgevoerd is. Het maaien in september van de percelen Juli+September en September had geen duidelijk effect op het terugzaai-experiment in beide percelen. In perceel Juli+September had het maaien geen grote kiemplantmortaliteit tot gevolg, in perceel September is niet alsnog een kiemplantflux in de zaaiplots waargenomen, in tegenstelling tot wat Bakker et al. (1980) vinden voor dicotylen in het algemeen. Daarbij dient echter wel opgemerkt te worden, dat in de zaaiplots uitsluitend zaad van 1981 gezaaid is, terwijl Bakker et al. waarnemen aan plots waar zaden van verschillende leeftijden vertegenwoordigd zijn. De vraag of narijping een belangrijke factor is in het kiemgedrag van zaden van *Ranunculus repens* is reeds ter sprake gekomen.

Ook in perceel Niets Doen is de vegetatiestructuur wellicht een oorzaak geweest van de slechte kieming. Hier is van totaal 125 zaden slechts één

kiemplant waargenomen!!

De bijdrage van predatoren tot deze resultaten is moeilijk te schatten. Het zaad van *Ranunculus repens* wordt onder andere door veld- en woelmuizen en door vogels (mussen, patrijzen, fazanten en duiven) gegeten (Sarukhan 1974). Hoewel de zaaiplots in de percelen Juli en Juli+September door het hooien in juli meer open liggen en bij bijvoorbeeld duiven en mussen in het oog vallen, zullen de zaaiplots in de hoge beschutte vegetaties relatief vaker bezocht worden door muizen, fazanten en patrijzen.

Het aantal kiemplanten, dat in mei onder de 100 gemerkte individuen is aangetroffen varieert van 14 tot 25, waarbij de percelen onderling niet significant verschillen. In deze trend liggen de percelen September en Juli+September aan kop met respectievelijk 25 en 21 kiemplanten per 100 individuen. Dit sluit aan bij de bevindingen van Bakker et al. (1980), dat in deze beheersvormen de meeste kiemplanten gevonden worden. Er treedt echter wel een significant verschil op tussen de sterfte gedurende het zomerseizoen in perceel Niets Doen (100%) en de overige percelen (57 - 72%). Diverse verklaringen hiervoor worden in de literatuur aangedragen. Rabotnov (1969) noemt de negatieve invloed van mos- en strooisellagen op kiemplanten en Grime (1979) stelt dat kiemplanten in een vegetatie met veel strooisel extra vatbaar zijn voor microorganismen. Brands en Hoekstra vinden in hun experimenten een positief effect van wegknippen van de vegetatie vroeg in het voorjaar op de overlevingskans van kiemplanten. Algemeen kan gesteld worden, dat kiemplanten in perceel Niets Doen door de dichte vegetatie en de dikke strooisellaag een kleinere overlevingskans hebben dan kiemplanten in de overige percelen.

Met betrekking tot de vegetatieve voertplanting van *Ranunculus repens* valt het volgende op te merken. Sarukhan (1974, 1976) stelt, dat de vegetatieve en generatieve reproductie competitieve processen zijn, die ten koste van elkaar gaan. Ook Salisbury (1942, in Abrahamson 1980) meent, dat doordat 1^o generatieve en vegetatieve reproductie van dezelfde beperkte (voedings-) bronnen afhankelijk zijn en doordat 2^o de fysiologische omstandigheden gunstig voor de ene vorm van reproductie niet gunstig voor de andere hoeven te zijn, deze twee processen wel competitief moeten zijn. Doordat betreffende de vegetatieve reproductie in dit onderzoek slechts algemene indrukken opgedaan zijn, kunnen geen uitspraken worden gedaan over het verband tussen generatieve en vegetatieve reproductie voor de *Ranunculus repens*-populaties in de Loefvledder. Uit de literatuur zijn echter wel enige aanwijzingen te verkrijgen betreffende reproductie onder verschillende omstandigheden. Lovett Doust (1981a) vermeldt dat, doordat stolonen in

bladoksels gevormd worden, grote rozetten met veel bladeren een hogere potentiële stolonvorming hebben. Volgens onderzoek van voornoemde Salisbury vertonen verschillende plantesoorten een verhoogde vegetatieve reproductie in meer beschutte habitats. Dit zou betekenen, dat in de Loefvledder de naar verhouding zeer forse planten in de relatief dichte vegetatie van perceel Juli een grote potentiële stolonvorming zouden hebben. De percelen Juli en Juli+September worden echter gemaaid vóóordat de dochterplanten onafhankelijk zijn van de ouderplant. Sarukhan (1974) vermeldt, dat tegen het einde van juni de stolonvorming begint en dat deze stolonen eind september volledig onafhankelijk van de ouderplant zijn. De indruk bestaat dat deze processen zowel in de Loefvledder als elders langs het Anloërdiepje (van Dijk & Kerssies 1982) eerder in het seizoen optreden. De eerste stolonen zijn in de Loefvledder begin juni waargenomen, terwijl Lovett Doust de periode mei - juli aanhoudt voor stolonvorming. Van Dijk & Kerssies vinden in hun onderzoek naar de kolonisatie van kunstmatige gaps in graslanden de eerste stolonen reeds half mei, terwijl de dochterplanten eind augustus al onafhankelijk zijn.

Gezien de schade die de ouderplant door het maaien oploopt, lijkt het onwaarschijnlijk dat na de maaidatum (half - eind juli) nog veel nieuwe dochterplanten gevormd worden. Een explosief optreden van dochterplanten na het maaien is dan ook niet waargenomen. De effectieve vegetatieve vermeerdering in deze beheersvormen zal dan ook door het maaien verminderd worden.

In de percelen September en Niets Doen daarentegen kunnen de dochterplanten ongestoord onafhankelijk worden. In september zijn alle stolonen weggerot en de dochterplanten geworteld (Sarukhan 1974, Lovett Doust 1981a). De schade die het maaien eind september aan de dochterplanten veroorzaakt, zal daardoor beperkt zijn. De dikke strooisellaag verhoogd volgens Abrahamson (1980) het vestigingssucces van de dochterplanten in perceel Niets Doen. Schreiber (1980) meent daarentegen dat planten met bovengrondse uitlopers zich moeilijk door dikke strooisellagen heen kunnen wortelen.

5.3 Rumex acetosa

In tegenstelling tot wat voor *Ranunculus repens* gevonden is, treden in het veld geen bloeitijdverschillen op voor *Rumex acetosa*. In alle percelen ligt het bloeimaximum op 27 mei. Dit duidt er op, dat de bloei geïnduceerd zou worden door een milieufactor als temperatuur of licht. Alleen in planten van een bepaald minimum (bijvoorbeeld aantal bladeren of biomassa) zou de bloei dan geïnduceerd worden (Lang 1952, Werner 1975).

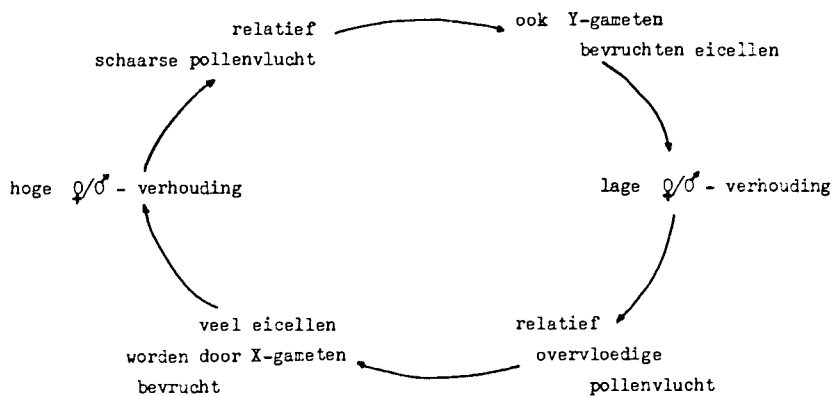
De hoogte van het bloeimaximum verschilt echter wèl tussen de verschillende beheersvormen. In de percelen Mei en Niets Doen is de bloeitop het hoogst. In deze percelen is ook het aantal scheuten dat in bloei komt het hoogst. Voor perceel Juli+September zijn deze aantallen steeds het laagst. Mogelijk wordt dit verschil veroorzaakt door een verschil in nutriëntenaanbod tussen de verschillende percelen, zodanig dat in theoretisch rijkere percelen meer planten met het vereiste minimum voorkomen dan in de theoretisch armere percelen. Zodoende zouden in de rijkere percelen meer scheuten in bloei kunnen komen. De percelen Niets Doen en Mei zijn de theoretisch rijkere percelen. Van perceel Niets Doen wordt namelijk geen gewas afgevoerd, terwijl perceel Mei zelfs nog bemest wordt. In perceel Juli+September, wat tweemaal per jaar gehooïd wordt, komen waarschijnlijk minder voedingsstoffen beschikbaar. Dit is indirect af te lezen uit de afname van de bovengrondse biomassa van dit perceel in de loop der tijd (Bakker 1982, tabel 17).

Uit proeven van Atkinson (1973) is gebleken, dat bij fosfordeficientie in *Rumex acetosa* allereerst reductie van de bladgroei optreedt. Ook Gupta & Rorison (1975) toonden een positieve relatie tussen het fosfaatgehalte van de bodem en de groeirespons (bladvorming en drooggewicht) van *Rumex acetosa* aan. Op grond van deze literatuurgegevens zou verondersteld kunnen worden, dat de vegetatieve groei en omvang van *Rumex acetosa* reageert op het fosfaatgehalte van de bodem. In het veld blijken planten uit perceel Niets Doen veel forser te zijn dan in de overige percelen. Door een bepaalde vegetatieve grootte als eis voor bloeiïnductie zou het overvloediger bloeien in perceel Niets Doen verklaard kunnen worden. In de resultaten van bodemanalyses voor Loefvledder komt dit veronderstelde fosfaatverschil echter niet eenduidig naar voren (zie bijlage). Ook een algemeen niveauverschil in nutriëntenaanbod blijkt hier niet uit. Daarbij dient opgemerkt te worden, dat deze bodemanalyse slechts in enkele jaren eenmaal uitgevoerd is. Desalniettemin veronderstelt Bakker (1982) wel een verband tussen productie van bovengrondse biomassa en nutriëntenbeschikbaarheid (tabel 17), zodat verschillen in bovengrondse biomassa-productie verschillen in nutriëntenbeschikbaarheid doen veronderstellen. Verschillen zijn er blijkbaar wel. Mogelijk is het onderscheidend vermogen van de gebruikte bodembepalingsmethodes niet groot genoeg.

Wat betreft de verdeling der sexen sluit de trend hierin precies aan op het totaal aantal scheuten dat in bloei komt. Met andere woorden, in perceel Niets Doen, waar 87% van het totaal aantal scheuten bloeit, is een groter gedeelte van de bloeiende scheuten vrouwelijk dan in de andere percelen (tabel 9). Dezelfde trend komt ook tot uiting in de zaadproductie per ♀-scheut, en zodoende in de totale zaadproductie van 100 planten. In de percelen Niets Doen

Tabel 17. Gemiddelde bovengrondse biomassa in gram drooggewicht $\times m^{-2}$
 vòòr het hooien zonder bemesting van 10 random gekozen
 proefvlakjes van elk 20 x 20 cm. (standaarddeviatie).
 Naar Bakker 1982.

	Juli hooien	September hooien	Juli + September hooien
1974	580 (50)	?	605 (55) + ?
1975	820 (105)	700 (70)	810 (100) + 340 (30)
1976	725 (210)	655 (290)	600 (160) + 250 (70)
1977	775 (140)	?	655 (145) + ?
1978	940 (220)	600 (150)	810 (175) + 225 (40)
1979	340 (120)	490 (205)	295 (85) + 180 (65)
1980	560 (100)	510 (185)	240 (45) + 125 (35)
1981	360 (130)	485 (230)	255 (95) + 275 (110)



Figuur 12. Het feed-back mechanisme dat de sexratio in populaties van
Rumex acetosa stuurt, zoals dit beschreven wordt door
 Rychlewski en Zarzycki (1975). Dit mechanisme berust op een
 hogere ingroeisnelheid van X-gameten in de pollenbuis.

en Mei bloeien méér scheuten, waarvan een groter percentage vrouwelijk is, terwijl er per ♀-scheut méér zaden gevormd worden!

Het feit dat de ♀/♂-verhouding niet constant is over het gehele perceel Loefvledder (tabel 9) zou kunnen wijzen op een nicheverdeling tussen de sexen. Freeman, Klikoff & Harper (1976) tonen een dergelijke gedifferentieerde nichebezetting aan voor een vijftal windbestuivende soorten uit semi-aride gebieden. ♀-planten staan daar op nattere plaatsen om een goede zaadproductie te waarborgen. (Ook *Rumex acetosa* is een windbestuiver.) Cox (1981) stelt, dat nichedifferentiatie in ruimte en tijd concurrentie tussen sexen van één soort kan voorkomen. Als voorbeeld van ruimtelijke nicheverdeling geeft hij de verdeling van de soort *Trophis involucrata* ten opzichte van het P-totaalgehalte van de bodem: Bij de stam van ♀-planten bevat de bodem meer P-totaal dan bij de stam van ♂-planten.

Een dergelijk verschijnsel zou ook bij *Rumex acetosa* op kunnen treden ten aanzien van de beschikbare nutriënten, waarbij er dan wederom vanuit gegaan wordt dat perceel Niets Doen relatief rijker is. De rijkdom aan voedingsstoffen zou ook de hoge zaadproductie per bloeiende ♀-scheut in de percelen met veel ♀-bloeiwijzen verklaren: De planten hebben daar een betere standplaats. Dit komt overeen met de bevindingen van Freeman et al. dat meer ♀♀ in een voor zaadproductie optimale omgeving voorkomen.

Putwain & Harper (1972) toonden voor *Rumex acetosella* een nicheverdeling in de tijd aan, waarbij zij voor *Rumex acetosa* een dergelijk gedrag veronderstelden. In perceel Loefvledder komt dit, analoog met de waarnemingen van Putwain & Harper, tot uitdrukking in het eerder bloeien en afsterven van ♂-bloeiwijzen. Deze blijven kleiner en zijn voorlijk in de groei ten opzichte van ♀-bloeiwijzen.

Uit onderzoek van Rychlewski & Zarzycki (1975) is gebleken, dat de sexratio in gehele populaties gestuurd wordt door een feed-back mechanisme (figuur 12). Dit mechanisme berust op een verschil tussen X- en Y-gameten wat betreft de ingroeisnelheid in de pollenbuis. Bij een overvloedige bestuiving, doordat veel ♂-planten aanwezig zijn, bevruchten de snel ingroeïende X-gameten naar verhouding meer eicellen, wat resulteert in veel ♀-zygotes. Bij een spaarzame bevruchting daarentegen kunnen de X-gameten niet alle eicellen bevruchten en krijgen de Y-gameten ook een kans.

Dat het zaad van onderzochte veldpopulaties echter steeds slechts een kleine meerderheid aan ♀-zaden bevat (oa. Putwain & Harper 1972), zou betekenen dat in het veld de pollen rijktheid niet hoger is dan de klasse 'schaars' onder de laboratoriumcondities van Rychlewski & Zarzycki.

Charnov & Bull (1977) hebben een geheel andere visie betreffende de sexe -

verdeling bij tweehuizige soorten. Zij stellen dat de sexe vaak bepaald wordt door milieuomstandigheden (seizoen, lichtkwaliteit, nutriëntenhuishouding van de bodem) of ontwikkelingsfase van de plant. Niet de sexen brengen de nicheverdeling aan, maar de niches brengen en de sexeverdeling aan! Zij geven daarbij het voorbeeld dat orchideeën van de genera Cycnoches en Catasetum vrouwelijk worden wanneer zij opgroeien in fel zonlicht, terwijl planten op beschaduwde plaatsen mannelijk worden.

Voornoemde Rychlewski & Zarzycki gebruikten in hun bepalingen echter een karyologische methode, waarbij de sexe van het zaad aan de hand van verschillen in aantal en morfologie van de sexchromosomen van de zeer jonge kiemplanten af te lezen is. Het is zodoende niet waarschijnlijk dat de sexen in *Rumex acetosa* milieubepaald zijn, aldus Rychlewski & Zarzycki.

Wellicht mede door de enorme zaadproductie zijn de zaden van planten in perceel Niets Doen veel lichter dan de zaden uit de overige percelen. Ze kiemen relatief slechter. De relatief zware zaden uit perceel Mei behaalden in de kiemproef hoge kiempercentages.

Ook in het terugzaai-experiment kiemden de zaden uit perceel Niets Doen zeer slecht: geen enkele kiemplant is in de plots waargenomen. De structuurverschillen in de vegetatie kunnen een oorzaak van het verschillende succes van dit experiment zijn voor de percelen Juli+September, Juli en September. In de eerste twee is de vegetatie laag en open, door het maaien vlak voordat het experiment uitgevoerd werd. In perceel September is de vegetatie juist nog hoog.

Oomes & Elberse (1976) onderzochten de invloed van de zaadvorm op de wateropname- en -afgiftesnelheid. Zij vermelden, dat de zaden van *Rumex acetosa* niet goed bestand zijn tegen droogte, dat wil zeggen snel uitdrogen. Hoewel de grondwaterstand in perceel Niets Doen over het algemeen iets lager is dan in de overige percelen (Bakker mond. mededeling), is het niet aannemelijk dat uitdroging een belangrijke factor is in het slechte kiemresultaat. Door de dichte vegetatie- en strooisellaag heerst er doorgaans een vochtig, warm microklimaat op het maaiveld van perceel Niets Doen.

Van de kiemplanten die zich in mei 1981 onder de 100 gemerkte individuen bevonden, handhaafden zich in de percelen Juli+September en Juli respectievelijk 40 en 33%. In de overige twee percelen waren eind augustus alle kiemplanten dood.

5.4 Algemene einddiscussie

Ranunculus repens en Rumex acetosa zijn de enige twee soorten dicotylen, die algemeen in de vergeleken percelen voorkomen. Ze hebben beide een brede edafische tolerantie. Wat betreft vele aspecten van dit onderzoek zijn ze goed handelbaar gebleken. Ze zijn echter meerjarig en kunnen zich vegetatief vermeerderen, zodat de noodzaak om de bloeitijd aan het maaieregime aan te passen minder groot is dan bij éénjarige soorten die geheel van generatieve voortplanting afhankelijk zijn voor hun voortbestaan (Grootjans 1980).

Oecotypenvorming ten gevolge van aanpassingen betreffende bloei-aspecten is nu niet een eerste vereiste voor het voortbestaan van beide soorten. Voor onderzoek dat meer specifiek gericht is op oecotypenvorming zijn deze soorten dan ook minder geschikt. Veranderingen nemen meer tijd, doordat naast nieuw generatief materiaal ook ouder vegetatief materiaal aanwezig blijft. Bovendien is het mogelijk dat oudere zaden uit de zaadbank kiemen, die boven komen door activiteiten van muizen, mollen of bodemorganismen. Deze oudere zaden bevatten het 'oude' genenpakket en vormen later als plant 'oude' gameten. Zodoende kan de snelheid van veranderingen geremd worden.

Het feit dat juist Ranunculus repens en Rumex acetosa in alle onderzochte percelen algemeen voorkomen duidt op een grote plasticiteit van beide soorten. De expressie van het individuele genotype kan sterk door de omgeving beïnvloed worden bij deze soorten (Bradshaw 1965). Dit grote fenotypische aanpassingsvermogen maakt het noodzakelijk een uitgebreide contrôle van het veldexperiment onder standaardomstandigheden op te zetten. Bij een dergelijk contrôle-experiment dienen de proefplanten onder identieke omstandigheden voortgekweekt te worden. Daarbij is het echter van belang de te vergelijken planten van verschillende percelen zodanig van elkaar te scheiden, dat geen kruisbestuiving op kan treden wanneer dit in het veld ook onwaarschijnlijk is. Dit, om een carry-over effect van milieuomstandigheden op de zaden via het pollen te voorkomen (Highkin 1958).

Wanneer de resultaten voor Ranunculus repens en Rumex acetosa vergeleken worden, valt het volgende op:

- De bloeicurve voor Rumex acetosa is in de diverse percelen smaller dan voor Ranunculus repens. Dit komt overeen met de gegevens van Rabinowitz et al. (1981b), die voor 82 graslandsoorten vindt, dat de bloeicurve van windbestoven soorten smaller is dan van insectbestoven soorten.
- Voor Ranunculus repens bloeit het grootste percentage in perceel Juli, terwijl dit voor Rumex acetosa in perceel Niets Doen optreedt.

- Voor kiemplanten zijn de omstandigheden in het groeiseizoen minder gunstig in de percelen Niets Doen en September. Dit stemt overeen met de bevindingen van Van Zeist (1978), dat laat maaien een relatief hoge en vroeg maaien een relatief lage kiemplantmortaliteit tot gevolg heeft. Wellicht wordt dit verschil veroorzaakt door verschillen in vegetatiestructuur (Bakker, Dekker en de Vries 1980). De algemene trend, dat relatief veel dicotylen het juvenile stadium bereiken in perceel September (Bakker et al. 1980), gaat niet op voor *Rumex acetosa* en *Ranunculus repens*.
- Ook voor het terugzaai-experiment zijn de resultaten voor beide soorten vrijwel gelijklopend, dat wil zeggen minder kiemplanten in de percelen Niets Doen en September. Geerts (1977) vermeldt, dat biotische factoren zoals vraat door muizen een belangrijke rol kunnen spelen bij de verdwijning van kiemplantjes en zaden, vooral onder hoger gewas. Ook dit duidt dus op vegetatiestructuur als oorzaak van verschil in kiemplantmortaliteit en -vestiging in het terugzaai-experiment.

6. CONCLUSIES

6.1 *Ranunculus repens*

1^o Er zijn verschillen geconstateerd wat betreft

- bloeitijd
- aantal planten in bloei
- aantal bloemen per bloeiende plant
- zaadproductie
- zaadgewicht
- kiemkracht van het zaad.

2^o *Ranunculus repens* heeft in de vroeggemaaide percelen (percelen Juli+September en Juli) waarschijnlijk een concurrentievoordeel ten opzichte van de omringende vegetatie, doordat het groeipunt van *Ranunculus repens* niet afgemaaid wordt.

3^o Het verschil in aantal bloemen per bloeiende plant is wellicht genotypisch van aard, wat op oecotypenvorming zou kunnen duiden.

Wat betreft zaadgewicht en kiemkracht van het zaad zijn geen proeftuingegevens voor handen, zodat er geen uitspraak gedaan kan worden over de aard van deze verschillen.

4^o *Ranunculus repens* is in alle percelen ruimschoots uitgebloeid voor het maaien, behalve in het perceel dat zeer vroeg gemaaid is (perceel Mei). De zaadproductie wordt in de overige percelen dan ook niet nadelig beïnvloed door het maaitijdstip. Dit lijkt echter voor de kieming en kiemplantvestiging, in ieder geval tijdens het groeiseizoen, van ondergeschikt belang ten opzichte van de rol van de vegetatiestructuur. In de percelen waar helemaal niet (perceel Niets Doen) of laat gehooïd wordt (perceel September) zijn kiemplanten, in ieder geval tijdens het groeiseizoen, minder succesvol.

6.2 *Rumex acetosa*

1^o Er zijn verschillen geconstateerd wat betreft

- aantal scheuten in bloei
- aantal zaden per bloeiwijze
- zaadgewicht
- kiemkracht van het zaad
- verhouding der sexen 0/0.

2^o De verschillen zijn fenotypisch van aard, aangezienze zich in de proeftuin

niet manifesteren. Een oorzaak van deze verschillen zou, op basis van literatuurgegevens, wellicht gezocht kunnen worden in nichedifferentiatie ten aanzien van de nutriëntenvoorziening van de bodem. De bodemgegevens van perceel Loefvledder zijn hieromtrent echter zeer summier.

3^o Ook *Rumex acetosa* is ruimschoots uitgebloeid voordat er gemaaid werd, behalve in het perceel dat zeer vroeg gemaaid wordt (perceel Mei). De zaadproductie zal ook hier waarschijnlijk niet nadelig beïnvloed worden door het maaitijdstip.

Ook kiemplanten van *Rumex acetosa* zijn, in ieder geval tijdens het groeiseizoen, minder succesvol in de percelen die helemaal niet (perceel Niets Doen) of laat gehooïd worden (perceel September).

7. SUGGESTIES voor VERDER ONDERZOEK

7.1 Algemeen

Het verdient aanbeveling de verwerking van gegevens met behulp van de computer uit te voeren. Hoewel het volgen van een computercursus enige weken zal vergen, kan de 'rekening' voor een dergelijke hoeveelheid gegevens met ongeveer een maand verkort worden. Het verwerken van de eigen gegevens kan gezien worden als het leren toepassen van de computerkennis. Nettowinst is dan dat de student bij een volgend onderzoek de benodigde computerkennis al paraat heeft.

Ten aanzien van voortgezet fenologisch onderzoek verdient het aanbeveling de proeftuinproeven ruimtelijk te scheiden, teneinde beïnvloeding van het zaad door pollen uit andere beheersvormen te vermijden. Daarnaast is het zinvol alle beheersvormen in alle proeven door een zo groot mogelijk aantal exemplaren te laten vertegenwoordigen.

7.2 *Ranunculus repens*

Hoe is de ontwikkeling van het aantal bloemen per bloeiende plant en het aantal bloeiende planten in de komende jaren (1983 en verder), met name in perceel Juli? Is deze ontwikkeling in verband te brengen met de verandering in bedekking op de middellange termijn (denk aan Krüsi 1981)??

Hoe ligt het evenwicht tussen generatieve en vegetatieve reproductie bij de verschillende beheersvormen? Komt dit overeen met de gegevens van Sarukhan en Lovett Doust?

7.3 *Rumex acetosa*

Worden de verschillen in sexenverhouding tussen de verschillende beheersvormen in het veld veroorzaakt door verschillen in sexenverhouding in het zaad, of door verschillen in kiemplantmortaliteit? Welke oorzaken liggen hieraan ten grondslag?

8. SAMENVATTING

In het perceel Loefvledder worden sinds 1972 verschillende vormen van beheer naast elkaar binnen één perceel gevoerd. Van de soorten *Ranunculus repens* en *Rumex acetosa* zijn in vier verschillende beheersvormen elk 100 individuen gedurende één seizoen gevolgd in hun fenologische ontwikkeling.

Het blijkt, dat maaibeheer zeker invloed heeft op de fenologie van beide soorten.

Voor *Ranunculus repens* werkt dit direct, doordat deze planten in de in juli gehooide percelen waarschijnlijk een concurrentievoordeel hebben ten opzichte van de omringende vegetatie. Dit resulteert in deze percelen in een uitbundige bloei van *Ranunculus repens*. Het verschil in aantal bloemen per bloeiende plant tussen de individuen uit verschillende beheersvormen heeft wellicht een genetische basis, de overige verschillen tussen de verschillende beheersvormen zijn fenotypisch van aard.

Voor *Rumex acetosa* resulteert het maaibeheer in een verschillende verspreiding van mannelijke en vrouwelijke planten over het gehele perceel Loefvledder. Het is niet onmogelijk, dat een bodemfactor gekoppeld met een verschillende voorkeur van mannelijke en vrouwelijke planten hieraan ten grondslag ligt. Alle voor *Rumex acetosa* gevonden verschillen tussen de beheersvormen zijn fenotypisch van aard.

9. LITERATUUR

- Abrahamson, W.G., 1980: Demography and vegetative reproduction. In: Demography and evolution in plantpopulations. Botanical Monographs 15, Ed. O.T. Solbrig.
- Atkinson, D., 1973: Some general effects of phosphorus deficiency on growth and development. *New Phytol.* 72, pp 101-111.
- Bakker, J.P., 1976: Botanisch onderzoek ten behoeve van natuurtechnisch beheer in het Stroomdallandschap Drentse A. *Natuur en Landschap* 30, pp 1-12.
- Bakker, J.P., 1982: Verandering in vochtige graslandsvegetaties onder invloed van hooien zonder bemesting. *Vakbl.v.Biologen* 62, pp 43-48.
- Bakker, J.P., M. Dekker & Y. de Vries, 1980: The effect of different management practices on a grassland community and the resulting fate of seedlings. *Acta Bot. Neerl.* 29, pp 469-482.
- Balátová-Tulácková, E., 1971: Phänospectrum-Diagramme der Wiesen im Opava-Tal und ihre Auswertung. *Acta Sci.Nat.Brno. Nova Series* 5 (6), pp 1-60.
- Borg, S.J. ter, 1972: Variability of *Rhinanthus serotinus* (Schönh.) Oborny in relation to the environment. Diss. RUG.
- Boudewijn, T., 1981: Bestuivingsoecologie van enkele soorten uit het Stroomdallandschap Drentse Aa. Intern rapport Vakgroep Plantenoecologie RUG.
- Bradshaw, A.D., 1965: Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genetics* 13, pp 115-155.
- Bradshaw, A.D. & R.W. Snaydon, 1959: Population differentiation within plant species in response to soil factors. *Nature* 183, pp 129- .
- Brands, R. & E. Hoekstra, 1980: De invloed van beheersexperimenten op de kieming en vestiging van plantesoorten in graslanden. Doct. versl. RUG.
- Charnov, E.L. & J. Bull, 1977: When is sex environmentally determined? *Nature* 266, pp 828-830.
- Clausen, J., D.D. Keck & W.M. Hiesey, 1958: Experimental studies on the nature of species III. Carnegie Inst. Wash. Publ. n^o 581.
- Cook, R., 1980: The biology of seeds in the soil. In: Demography and evolution in plant populations. Botanical Monographs 15, Ed. O.T. Solbrig.
- Cox, P.A., 1981: Niche partitioning between sexes of dioecious plants. *Am.Nat* 117, pp 295-307.
- Davies, M.S. & R.W. Snaydon, 1976: Rapid population differentiation in a mosaic environment. III Measures of selection pressures. *Heredity* 36, pp 59-66.

- Dijk, P. van & H. Kerssies, 1982: Kolonisatie van kunstmatige gaps in madelanden. Doct. verslag RUG.
- Falinska, K., 1976: Seasonal dynamics of *Caltha palustris* L. in forest and meadow communities. *Fragm. flor. et geobot.* 22, pp 529-544.
- Freeman, D.C., L.G. Klikoff & K.T. Harper, 1976: Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science* 193, pp 597-599.
- Geerts, A., 1977: De invloed van verschillende maaitijdstippen op de generatieve verspreiding van plantesoorten in een grasland. Afd. Vegetatiekundig onderzoek, CABO Wageningen.
- Gerth, H.K.H., 1978: Wirkungen einiger Landschaftspflegeverfahren auf die Pflanzenbestände und Möglichkeiten der Schafweide auf feuchten Grünlandbrachen. Diss. C.A.-Universität Kiel.
- Gray, A.J., R.J. Parsell & R. Scott, 1977: The genetic structure of plant populations in relation to the development of salt marshes. In: *Ecological processes in coastal environments*, Eds. R.L. Jeffries, A.D. Davies. Blackwell, London.
- Grime, J.P., 1979: *Plant strategies and vegetation process*. John Wiley & sons, New York.
- Grootjans, A.P., 1980: Distribution of plant communities along rivulets in relation to hydrology and management. In: *Epharmonie, Berichte über die internationalen Symposien der I.V.V. 1979*, Eds. O. Wilmanns & R. Tüxen, pp 143-170. Cramer, Vaduz.
- Gupta, P.L. & I.H. Rorison, 1975: Seasonal differences in the availability of nutrients down a podzolic profile. *J. Ecol.* 63, pp 521-534.
- Harper, J.L., 1957: Biological flora of the British Isles. *Ranunculus repens*, *R. acris* and *R. bulbosus*. *J. Ecol.* 45, pp 289-342.
- Harper, J.L., J.T. Williams & G.R. Sagar, 1965: The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *J. Ecol.* 53, pp 273-286.
- Harper, J.L., P.H. Lovell & K.G. Moore, 1970: The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1, pp 327-356.
- Heukels, H. & S.J. van Ooststroom, 1977: *Flora van Nederland*. 19^o druk. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Highkin, H.R., 1958: Transmission of phenotypic variability within a pure line. *Nature* 182, p 1460.
- Kempen, G.Th. van, 1974: *Biologische encyclopedie*. 2^o druk. Versluys Amsterdam.
- Krebs, C.J., 1972: *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row, New York.

- Kruckeberg, A.R., 1967: Ecotypic response to ultramafic soils by some plant species of northwestern U.S. *Brittonia* 19, pp 133-151.
- Krüsi, B., 1981: Phenological methods in permanent plot research. The indicator value of phenological phenomena. A study in limestone grassland in Northern Switzerland. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* 75.Heft.
- Lang, A., 1952: Physiology of flowering. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 3, pp 265-306.
- Lovett Doust, L., 1981a: Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J.Ecol.* 69, pp 743-755.
- Lovett Doust, L., 1981b: Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). II. The dynamics of leaves, and a reciprocal transplant-replant experiment. *J.Ecol.* 69, pp 757-768.
- Oomes, M.J.M. & W.Th. Elberse, 1976: Germination of six grassland herbs in microsites with different water contents. *J.Ecol.* 64, pp 745-755.
- Pegtel, D.M., 1976: On the ecology of two varieties of *Sonchus arvensis* L. *Dissertatie RUG*.
- Putwain, P.D. & J.L. Harper, 1972: Studies in the dynamics of plant populations. V. Mechanisms governing the sexratio in *Rumex acetosa* and *R. acetosella*. *J.Ecol.* 60, pp 113-129.
- Rabinowitz, D. & J.K. Rapp, 1981^a: Dispersal abilities of seven sparse and common grasses from a Missouri prairie. *Amer.J. Bot.* 68, pp 616-624.
- Rabinowitz, D., J.K. Rapp, V.L. Sork, B.J. Ratchke, G.A. Reese & J.C. Weaver, 1981^b: Phenological properties of wind- and insectpollinated prairie plants. *Ecology* 62, pp 49-56.
- Rabotnov, T.A., 1969: Plant regeneration from seed in meadows of the USSR. *Herbage Abstr.* 39, pp 269-277.
- Rorison, I.H., 1972: Seed ecology - present and future. In: *Seed ecology*, Ed. W. Heydecker, Butterworths, London, pp 497-520.
- Rychlewski, J. & K. Zarzycki, 1975: Sex ratio in seeds of *Rumex acetosa* L. as a result of sparse or abundant pollination. *Acta Biol. Cracow Ser. Bot.* 18, pp 101-114.
- Sarukhán, J.S., 1974: Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. *J.Ecol.* 62, pp 151-177.
- Sarukhán, J.S., 1976: On selective pressures and energy allocation in populations of *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. *Annals Missouri Bot. Gard.* 63, pp 290-308.
- Sarukhán, J.S. and J.L. Harper, 1973: Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61, pp 675- 716.

- Schemske, D.W., 1977: Flowering phenology and seedset in *Claytonia virginica* (Portulacaceae). Bull. Torrey Bot. Club 104, pp 254-263.
- Schreiber, K.F., 1980: Brachflächen in der Kulturlandschaft. Daten und Dokumente zum Umweltschutz, Sonderreihe Umweltagung n^o 30, Universität Hohenheim.
- Tate, M.W. & R.C. Clelland, 1957: Non parametric and shortcut statistics. Interstate Publishers Inc., Danville, Illinois.
- Toorn, J. van der, C. Bruggeman & H.J. ten Hove, 1978: Voorlopige resultaten van een variabiliteitsonderzoek aan *Plantago lanceolata*. " Oostvoorne-Groningen - en terug", Nieuwsbrief 12, pp 4-7.
- Turesson, G., 1922: The genotypical respons of the plant species to the habitat. Hereditas 3, pp 211-350.
- Turesson, G., 1925: The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas 6, pp 147-236.
- Turesson, G., 1930: The selective effect of climate upon the plant species. Hereditas 14, pp 99-152.
- Werner, P.A., 1975: Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). Oecologia 20, pp 197-201.
- Wijvekate, M.L., 1972: Verklarende statistiek. Aula 39. Spectrum, Utrecht.
- Wielgolaski, F.E. & L. Kärenlampi, 1976: Fennoscandian tundra ecosystems. Part 1: Plants and microorganisms. Ed. F.E. Wielgolaski, Springer, Berlin.
- Zeist, C. van,,1978: De invloed van het maaitijdstip op de vegetatieve en generatieve vermeerdering van graslandplanten en op de samenstelling van de vegetatie. Afd. Vegetatiekundig Onderzoek CABO, Wageningen.

BIJLAGE

Resultaten van enige bodembepalingen aan verschillende beheersvormen binnen perceel Loefvledder.

Tabel B1. N-totaal in g./ 100 g. droge grond.

PERCEEL	DIEPTE in cm.	1974	1976	1978	1981
Mei	0 - 5				0,92
	5 - 20				0,61
Juli + September	0 - 5	0,68	0,70	0,53	0,59
	5 - 20	0,44	0,38	0,27	0,36
Juli	0 - 5	0,84	0,91	0,68	0,69
	5 - 20	0,59	0,63	0,45	0,58
September	0 - 5	0,85	0,70	0,76	0,66
	5 - 20	0,78	0,70	0,48	0,55
Niets Doen	0 - 5	0,70	0,64	0,64	0,52
	5 - 20	0,50	0,53	0,46	0,49

Tabel B2. P-totaal in mg. P₂O₅ / 100 g. droge grond.

PERCEEL	DIEPTE in cm.	1974	1976	1978	1981
Mei	0 - 5				522
	5 - 20				288
Juli + September	0 - 5	384	349	257	500
	5 - 20	223	197	120	338
Juli	0 - 5	378	281	236	528
	5 - 20	206	222	148	429
September	0 - 5	374	310	291	523
	5 - 220	262	240	112	382
Niets Doen	0 - 5	250	209	234	340
	5 - 20	182	149	163	294

Tabel B3. P-water in ug P_2O_5 / cm^3 droge grond.

PERCEEL	DIEPTE in cm.	1974	1976	1978	1981
Mei	0 - 5				12,4
	5 - 20				1,5
Juli + September	0	8,5	12,8	6,7	3,9
	5 - 20	3,7	6,6	4,7	4,5
Juli	0 - 5	13,7	12,0	17,7	21,2
	5 - 20	8,5	8,7	7,0	7,1
September	0 - 5	52,7	27,1	31,9	13,9
	5 - 20	30,0	20,7	17,7	11,1
Niets Doen	0 - 55	21,9	35,7	44,9	7,5
	5 - 20	14,9	22,1	19,0	5,4

Tabel B4. K_2O in mg. / 100 g. droge grond.

PERCEEL	DIEPTE in cm.	1974	1976	1978	1981
Mei	0 - 5				8,5
	5 - 20				7,7
Juli + September	0 - 5	12,9	9,7	7,9	6,1
	5 - 20	4,9	3,9	3,2	4,4
Juli	0 - 5	13,7	9,5	8,7	10,1
	5 - 20	7,5	7,7	5,0	5,9
September	0 - 5	10,3	12,7	11,2	8,4
	5 - 20	8,2	7,3	5,0	5,6
Niets Doen	0 - 5	11,1	14,5	10,5	9,3
	5 - 20	4,7	8,0	4,7	5,1

Tabel B5. pH KCl.

PERCEEL	DIEPTE in cm.	1974	1976	1978	1981
Mei	0 - 5				5,1
	5 - 20				4,6
Juli + September	0 - 5	5,5	5,0	4,7	4,9
	5 - 20	5,0	4,8	4,5	4,8
Juli	0 - 5	5,4	4,9	4,8	4,9
	5 - 20	5,0	4,9	4,6	5,0
September Sep	0 - 5	5,3	5,0	4,6	4,8
	5 - 20	5,0	4,8	4,6	4,7
Niets Doen	0 - 5	4,9	4,8	4,0	4,3
	5 - 20	5,0	4,8	4,2	4,5