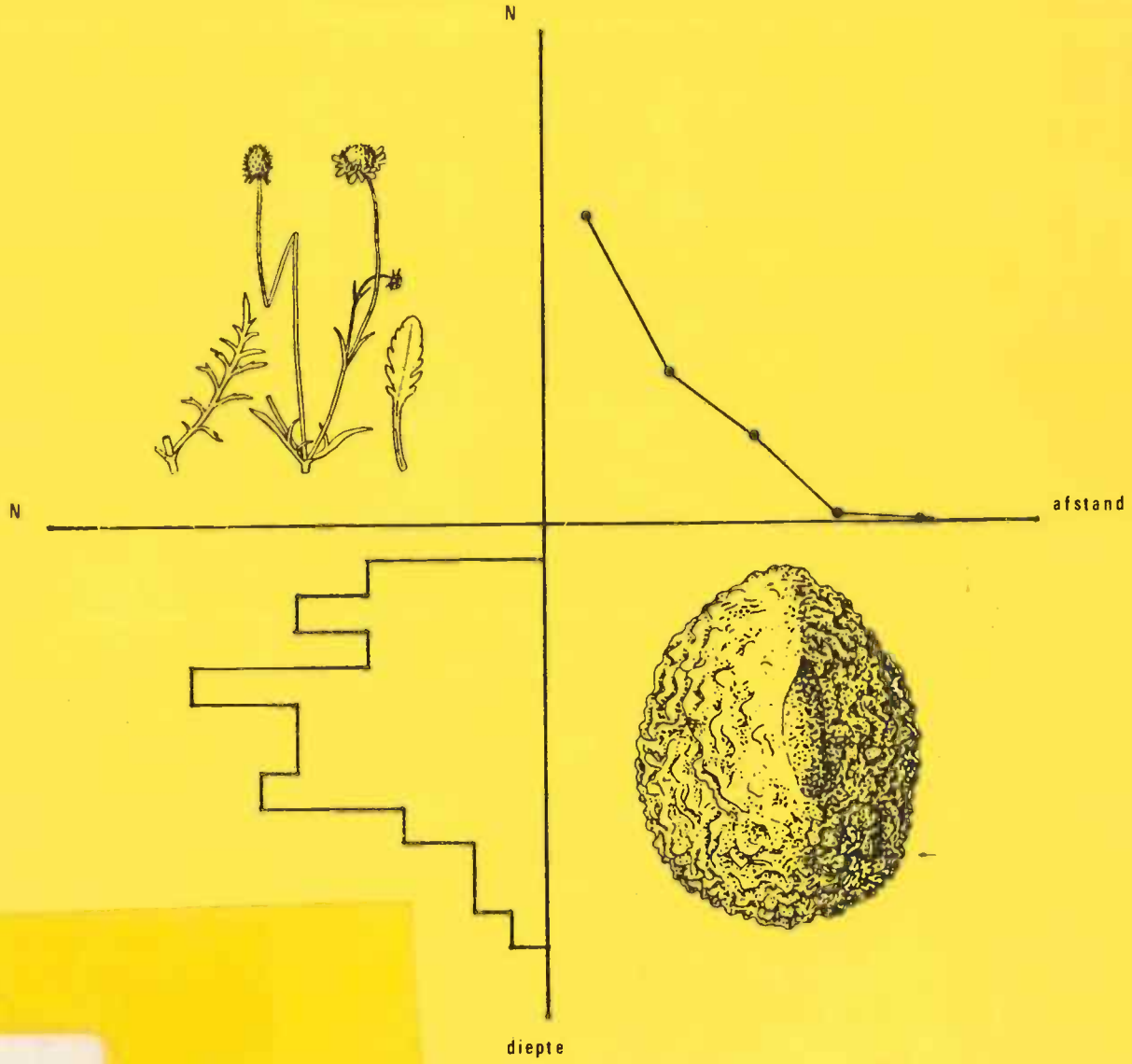
OPTIMALISERING VAN DE ONDERZOEKSMETHODEN MET BETREKKING TOT DE RELATIE TUSSEN ZAADFLORA EN VEGETATIE

R. Cappers

-Groningen 1986-



D 368

Inhoud.

Samenvatting	1
Inleiding	2
De samenstelling van de zaadflora	5
A. definities	5
B. dormancy-typen en zaadbank-typen	6
C. modellen	10
Analyse van oorzaken van slechte correlatie tussen zaadflora en vegetatie	13
A. het type correlatie	13
B. de kwaliteit van het onderzoek	14
1. vegetatie-opname	15
2. dispersie en zaadregen	16
3. zaadflora	17
3-1. secundaire dispersie	17
3-2. predatie	18
3-3. incorporatie	18
3-4. kieming	19
3-5. sterfte en rotting	20
3-6. bemonstering zaadflora	20
3-7. determinatie zaadflora	21
Formuleren van voorwaarden die onderzoek naar de samenhang tussen zaadflora en vegetatie optimaliseren	24
1. vegetatie	24
a. karakterisering	24
b. locatie	25
c. tijdstip en frequentie	25
2. zaadregen	25
3. zaadflora	25
a. bemonsteren grond	26
b. bewerken grondmonsters	27
c. analyseren grondmonsters	28
c-1. zaailingen	28
c-2. zaad	29
c-3. combineren van zaailing- en zaaddeterminatie	30

Model voor de interpretatie van de zaadflora 32

Literatuur 34

Bijlage - 1 40
- 2 41
- 3 42
- 4 43
- 5 44
- 6 45

Samenvatting.

Vaak blijkt uit onderzoek naar de relatie tussen zaadflora en vegetatie, dat de correlatie tussen beide slecht is. De oorzaak hiervan is voor een belangrijk deel terug te voeren naar de opzet en uitvoer van de onderzoeksmethoden.
Meestal wordt van de vegetatie de soortensamenstelling en de bedekking bepaald en wordt een aantal grondmonsters verzameld waarvan via kieming een analyse van de levende zaadfractie wordt gemaakt.
Vanuit een analyse van allerlei mogelijke oorzaken van een slechte correlatie, wordt in deze scriptie met name gepleit om:

- bij het opnemen van de vegetatie naast de soortensamenstelling ook een beeld te vormen van de zaadproductie en de spreiding van de soorten over het onderzoeksgebied.
- bij het onderzoek steeds ook een analyse van de zaadregen te maken.
- het aantal te verzamelen grondmonsters sterk uit te breiden. Door de zaden hieruit later te concentreren hoeft het grote volume geen bezwaar meer te zijn.
- de zaadflora-analyse uit te voeren door zowel zaden als zaailingen te determineren.

Door het optimaliseren van de correlatie tussen zaadflora en vegetatie wordt de ruisfactor in beide componenten geminimaliseerd en is deze bovendien grotendeels te verklaren.

Inleiding.

Onderzoek naar de samenhang tussen zaadflora en vegetatie kan plaatsvinden vanuit verschillende diciplines:

- oecologen : . het vaststellen van de correlatie tussen zaadflora en vegetatie, waarbij al dan niet gepoogd wordt de herkomst van de zaadflora te interpreteren. Dit kan zowel informatie opleveren omtrent eerdere successiestadia van de betreffende vegetatie, als van de mate van zaadinflux van elders.
  . het onderzoeken van de mogelijkheid van recrutering van vroegere vegetatietypen vanuit de zaadflora.
  Natuurreservaten liggen vaak geïsoleerd, waardoor aanvoer via dispersie meestal onwaarschijnlijk wordt geacht.
- paleobotanici : . het reconstrueren van plantengemeenschappen uit vroegere tijden op basis van voornamelijk subfossiele zaden.
- landbouwers : . het analyseren van de zaadflora van akkeronkruiden in akkers in verband met bestrijding.

Uit veel onderzoek naar de relatie tussen zaadflora en vegetatie blijkt dat tussen beide een slechte correlatie bestaat, zowel in kwalitatief als kwantitatief opzicht (zie onder andere, ook voor verdere literatuurverwijzingen: Major & Pyott 1966, Von Borstel 1974, Rabinowitz 1981 en Williams 1984):

- kwalitatief : in de vegetatie komen vaak soorten voor die in de zaadflora ontbreken, terwijl de zaadflora deels vertegenwoordigd wordt door soorten die in de vegetatie niet aanwezig zijn.
- kwantitatief: van soorten die in de vegetatie domineren wordt vaak weinig zaad aangetroffen in de zaadflora, terwijl soorten die juist in de zaadflora sterk vertegenwoordigd zijn geen dominerende positie in de vegetatie innemen.

Niet zelden blijkt zelfs, dat beide aspecten gekoppeld zijn: van dominerende soorten in de vegetatie wordt geen zaad aangetroffen, terwijl van soorten die in de zaadflora het sterkst vertegenwoordigd zijn, geen exemplaren in de vegetatie aangetroffen worden.

Op kwalitatief niveau spreekt Von Borstel (1974) in dit verband van "Gemeinsame Arten", "Bestandsfremde Arten" en "Fehlende Arten": respectievelijk soorten die zowel in de zaadflora als in de vegetatie voorkomen, soorten die alleen in de zaadflora voorkomen en soorten die alleen in de vegetatie aanwezig zijn. Uitgaande van een optimale correlatie tussen zaadflora en vegetatie, kunnen Bestandsfremde en Fehlende Arten dus opgevat worden als ruisfactoren. Ten aanzien van de ruisfactor in de zaadflora onderscheidt Ødum (1978) "seed survivors" en "invaders". Seed survivors hebben betrekking op zaden van soorten die door de locale vegetatie in het verleden aan de zaadflora zijn toegevoegd. terwijl invaders zaden van soorten betreffen die van elders, zowel vroeger als recent, zijn aangevoerd.
Een vergelijking van de resultaten van onderzoeken naar de samenstelling van vegetatietypen en bijbehorende zaadflora's wordt bemoeilijkt, doordat de meeste onderzoeken in meer of mindere mate ten aanzien van de methodiek van elkaar verschillen. Toch kunnen hieruit wel enkele conclusies getrokken worden. Harper (1977) stelt dat soorten uit eerdere successiereeksen over het algemeen meer bijdragen aan de zaadflora dan dominerende soorten uit latere, meer recente stadia. Op basis van zowel literatuur- als eigen onderzoek komen Major & Pyott (1966) tot de conclusie dat met name een slechte correlatie tussen zaadflora en vegetatie gevonden wordt, indien de laatste gedomineerd wordt door perenne grassen, perenne kruiden met grote zaden of houtachtige planten. Een goede correlatie daarentegen bestaat er bij vegetaties die bestaan uit éénjarige onkruiden. In een overzichtsartikel over zaadflora noemt Roberts (1981) met betrekking tot graslandvegetaties een viertal grassen die de neiging hebben wel goed in de zaadflora, maar niet in de vegetatie vertegenwoordigd te zijn: Poa annua, Poa trivialis, Agrostis stolonifera en Agrostis capillaris.
Een verband op kwalitatief niveau is gelegd door Thompson (1978). De grootte van de zaadflora is volgens hem positief gecorreleerd met de mate van disturbance en negatief met de mate van stress. De mate van disturbance hangt af van het percentage van de vegetatie dat vernietigd is, terwijl stress gedefinieerd is als een functie van uitwendige factoren die de snelheid van drogestofproductie beperken. Uit een vergelijking van diverse onderzoeken kon Thompson aantonen dat de grootte van de zaadflora afneemt met zowel toenemende ouderdom - en dus ook successie - van de vegetatie als met toenemende hoogte. Bovendien blijkt de grootte af te nemen vanuit de gematigde streken, zowel in de richting van de tropen als in de

richting van de polen. Ook Weinreich (1980) heeft, deels gebaseerd op andere literatuur, hierop gewezen.
Centraal in deze scriptie staat het optimaliseren van de onderzoeksmethoden met betrekking tot de relatie tussen zaadflora en vegetatie. Alvorens tot een formulering van voorwaarden te komen die dergelijk onderzoek optimaliseert, is het nodig om eerst zowel nader in te gaan op bestaande definities en modellen met betrekking tot de zaadflora, als om een analyse te maken van de oorzaken die verantwoordelijk kunnen zijn van de slechte correlatie tussen zaadflora en vegetatie. Het optimaliseren van de onderzoeksmethoden dient verschillende doelen:

- de ruisfactor van zowel de zaadflora als van de vegetatie worden geminimaliseerd, waardooor de correlatie tussen beide - voor zover mogelijk - gemaximaliseerd wordt.
- beter in staat te zijn om zowel de ruisfactor van de zaadflora als van de vegetatie te kunnen interpreteren.
  Voor de vegetatie zal dit neerkomen op het kunnen aantonen waarom bepaalde soorten niet, in overeenstemming met hun dominantie, in de zaadflora vertegenwoordigd zijn. Met betrekking tot de zaadflora houdt dit in dat van de ruisfactor geprobeerd wordt de herkomst te bepalen, zowel naar locatie (i.c. locaal - elders) als naar tijd (i.c. recent - vroeger).
- als gevolg van het beter op elkaar afgestemd zijn van verschillende onderzoeken, zullen deze ook beter met elkaar te vergelijken zijn.

De samenstelling van de zaadflora.

A. Definities.

Met betrekking tot de potentiële zaadconcentraties op en in de bodem zijn diverse termen in gebruik. Vaak worden door de auteurs de door hun gekozen termen niet gedefinieerd en is de keuze blijkbaar min of meer willekeurig. Bepaalde termen worden soms zelfs als synoniemen gebruikt, zoals bijvoorbeeld de termen "zaadpopulatie", "zaadflora" en "zaadbank" door Harper (1977), terwijl deze voor andere juist elk een specifieke betekenis hebben.
Voor de overzichtelijkheid zijn de gekozen termen en definities hieronder achter elkaar geplaatst en is de onderlinge relatie schematisch weergegegeven in fig. 1 (zie bijlage 1):

- seed-crop = totaal aantal zaden/soort/tijdseenheid
- zaadregen = totaal aantal zaden/oppervlakteëenheid/tijdseenheid
- seed-pool = totaal aantal zaden/soort/volumeëenheid/tijdseenheid
- zaadpopulatie = totaal aantal zaden/soort/volumeëenheid
- zaadflora = totaal aantal zaden/volumeëenheid
  = zaadbank + zaadresidu
- zaadbank = totaal aantal levende zaden/volumeëenheid
- zaadresidu = totaal aantal dode zaden/volumeëenheid

De definitie van de term "seed-crop" is enigszins aangepast aan die van Janzen (1969). Hij definieerde deze term als het totaal aantal rijpe zaden, geproduceerd door één individu na één periode van aaneensluitende bloei.
Kjellson (1985b) definieert "seed-pool" als de totale zaadproductie per populatie per jaar. Als zodanig gedefinieerd heeft de seed-pool dus betrekking op de zaadproductie en wijkt hiermee, er van uitgaande dat het onderzoek steeds op populatieniveau plaats vindt, niet af van de term "seed-crop". Silvertown (1982) gebruikt de term "seed-pool" als equivalent voor de term "zaadbank".
De definitie van zaadpopulatie komt overeen met het model van Roberts (1972); zie hieronder. Thompson (1978) gebruikt deze term conform de definitie van zaadbank.

De term "zaadflora" wordt door diverse auteurs gebruikt, maar steeds als synoniem voor zaadbank. Volgens bovenstaande definitie omvat zij zowel levende als dode zaden. De keuze van juist deze term voor de meest ruime definitie is genomen, omdat de term "flora" evenals de term "vegetatie" niet per definitie geassocieerd is met alleen levende individuen en omdat ze in tegenstelling tot termen als "zaadpotentieel", "zaadvoorraad", "zaadbank" of "zaadkapitaal" niet alleen een aanspreekbare voorraad impliceert.
De term "zaadbank" wordt meestal in bovenstaande betekenis gebruikt. Wel wordt bijvoorbeeld door Cavers (1983) alleen het zaad dat in de bodem is geïncorporeerd tot de zaadbank gerekend, terwijl bijvoorbeeld Roberts (1981) en Thompson & Grime (1979) expliciet vermelden dat zij ook de zaden op de bodem als onderdeel van de zaadbank beschouwen. Deze laatste aanname geldt ook voor hierboven gekozen definities.
In de literatuur komt ten slotte ook de term "zaadkapitaal" voor. Deze term kan eventueel als synoniem gebruikt worden voor zaadbank. Aan deze laatste is echter de voorkeur gegeven, omdat deze aansluit bij de terminologie van de zaadbanktypen die onderscheiden worden met betrekking tot de dormancy.
In eerste instantie hebben de oppervlakte- en volumeëenheden in de definities betrekking op de bemonsterde hoeveelheden. Uiteindelijk zullen deze omgerekend worden naar afmetingen die betrekking hebben op het onderzoeksgebied. Worden ter vergelijking de resultaten van zaadfloraanalyses weergegeven per omgerekende oppervlakteëenheid (zie bijvoorbeeld: Harper 1977, Cook 1980, Silvertown 1982), dan is dit misleidend omdat vaak tot verschillende dieptes bemonsterd is, waardoor de aantallen gerelateerd zijn aan verschillende volumes.

B. Dormancy-typen en zaadbank-typen.

Dormancy, en het hiermee samenhangende zaadbanktype, zijn belangrijke verschijnselen wanneer via kieming van grondmonsters geprobeerd wordt een beeld te krijgen van de samenstelling van de zaadflora.
Dormancy kan gedefinieerd worden als de toestand waarin het zaad niet tot kieming komt als gevolg van bepaalde eigenschappen van het zaad zelf òf als gevolg van bepaalde omgevingsfactoren waarvan de uitwerking al dan niet afhankelijk is van de continuering van deze factoren zelf.

De oorzaken van dormancy kunnen zijn:

1) eigenschappen van het zaad zelf:
   - onrijpheid van het embryo
   - chemische inhibitie vanuit het endosperm of de zaadhuid
   - ondoorlaatbaarheid van de zaadhuid voor water, zuurstof of voor het embryo zelf.
     Deze laatste mogelijkheid is waarschijnlijk alleen reëel in combinatie met andere factoren (Villiers 1975).
2) eigenschappen van de omgeving:
   - straling
   - vocht
   - temperatuur
   - zuurstof

Een indeling van dormancy-typen op oecologische basis is gemaakt door Harper (1977), deels al daterend uit 1957:

- innate-dormancy = dormancy als gevolg van eigenschappen van het zaad.
  In eerste instantie voorkomt dit type dormancy kieming op de ouderplant of tijdens de sispersie. Maar ook na de dispersie kan dit type dormancy voortduren.
- enforced-dormancy = dormancy als gevolg van het ontbreken van gunstige, externe kiemingsvoorwaarden.
  Zodra deze kiemingsvoorwaarden wel aanwezig zijn, wordt de dormancy doorbroken
- induced-dormancy = dormancy als gevolg van het tijdelijk ontbreken van gunstige, externe kiemingsvoorwaarden.
  Vaak is een speciale, andere kiemingsfactor noodzakelijk om de dormancy weer te doorbreken.

Bij bijna elke soort komt een bepaalde vorm van innate-dormancy voor. Silvertown (1984) geeft een overzicht van de belangrijkste families en het type innate-dormancy, opgesplitst naar zaadeigenschap, welke het zaad daarvan vertoont. Afhankelijk van de geografische breedte, omgevingsfactoren en zaadeigenschappen, kiemt het zaad na dispersie vrijwel direct óf het blijft in kiemrust. De innate-dormancy kan overgaan in induced- of enforced-dormancy. De mogelijke overgangen tussen de dormancy-typen en de uiteindelijke bestemming van het zaad zijn schematisch weergegeven in fig. 2.

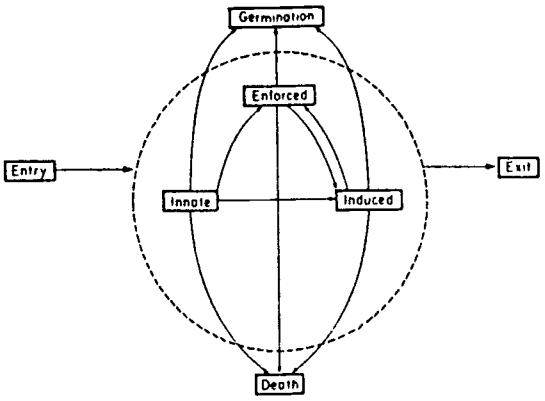


FIG. 2 . The states and fates of seeds in the soil (after Roberts, 1970). Within the broken circle, seeds are in dormancy.

(Uit: Sagar & Mortimer 1976)

Op graond van een drietal parameters onderscheiden Grime (1979) en Thompson & Grime (1979) een viertal zaadbanktypen. De parameters zijn:

1) de periode van het jaar gedurende welke kiemkrachtig zaad deel uitmaakt van de zaadbank.
2) het jaargetijde gedurende welke het zaad kiemt.
3) het zaadpercentage dat niet direct kiemt, maar dormant blijft.

In fig. 3 zijn de vier zaadbanktypen weergegeven.

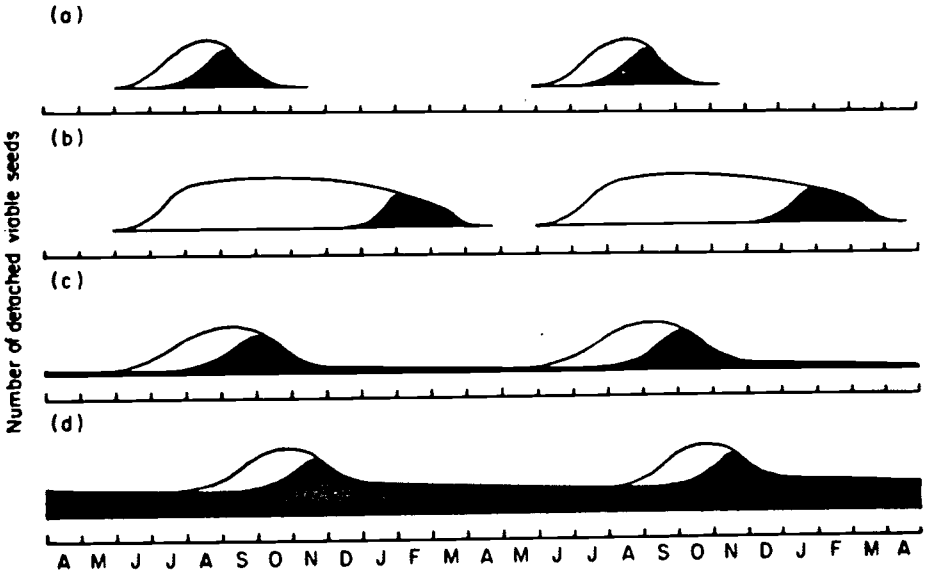


Figure 3. Scheme describing four types of seed banks of common occurrence in temperate regions. ■, seeds capable of germinating immediately after removal to suitable laboratory conditions. □, seeds viable but not capable of immediate germination.

(Uit: Grime 1979)

De eerste twee typen betreffen transiente zaadbanken en onderscheiden zich van elkaar ten aanzien van de eerste twee parameters. De laatste twee typen zijn persistente zaadbanken en onderscheiden zich van elkaar op basis van de laatste parameter.
Grime en Thompson koppelen op basis van hun onderzoeksgegevens de volgende eigenschappen aan de zaadbanktypen:

- transiente zaadbank:
  - . zaden blijven niet langer dan één jaar kiemkrachtig
  - . zaden zijn op basis van vorm en grootte niet aangepast aan incorporatie in de bodem
  - . kieming vindt plaats over een groot temperatuurtraject, inclusief relatief lage temperaturen (5^{o} C)
  - . kieming vindt plaats zowel in licht als in donker (type 1) of alleen in het donker (type 2)
- persistente zaadbank:
  - . een deel van het zaad blijft langer dan één jaar kiemkrachtig
  - . zaden zijn relatief klein, waardoor ze gemakkelijk in de bodem incorporeren
  - . inhibitie van kieming met name bij relatief lage temperaturen en voor een deel van de zaden bij continue duisternis.

Tot welk type zaadbank een bepaalde soort gerekend moet worden is niet altijd eenduidig vast te stellen en is onder meer afhankelijk van de gestelde criteria. Zo hebben Brandsma & Bakker (1985) een granswaarde vastgesteld met betrekking tot het voorkomen van zaad op verschillende dieptes. Indien van een bepaalde soort meer dan 3% van het totaal aantal zaden in de onderste monsterlaag wordt aangetroffen, dan is gesteld dat de betreffende soort een persistente zaadbank heeft. Scoort een soort lager dan 3%, dan bezit ze een transiente zaadbank.
Verder blijkt uit onderzoek van Cavers (1983) en Van der Vegte (1978) dat het zaadbanktype niet altijd soortspecifiek hoeft te zijn. Zo merkt Cavers op dat het zaadbanktype van Chaenorrhinum minus afhankelijk is van het type habitat. Populaties die groeiden tussen het ballastbed tussen de treinrails vormen een persistente zaadbank, terwijl populaties tussen grind langs rivieroevers, met jaarlijkse overstromingen, een transiente zaadbank produceren. Van der Vegte daarentegen verichtte onderzoek aan twee populaties van Stellaria media binnen één habitat, maar vond eveneens dat de ene populatie een transiente zaadbank bezat, terwijl de andere een

persistente zaadbank vormde. Volgens Van der Vegte is dit verschil mogelijk te wijten aan verschillen in fysiologische dormancy-mechanismen. Van voornamelijk graslandsoorten is, voor zover dit via literatuur achterhaald kon worden, in bijlage 6 aangegeven tot welk zaadbank-type deze soorten gerekend worden. Om bovengenoemde redenen is bij een aantal soorten beide typen opgegeven.

C. Modellen.

Diverse modellen zijn ontwikkeld met als uitgangspunt dat er weliswaar zaden op of in de bodem verdwijnen, maar dat met inachtneming van deze lekken de input gelijk te stellen is aan de output. Een aantal modellen wordt hieronder kort behandeld.

* Cohen (1966; in Harper 1977):

$$S_{t+1} = S_t - S_t.G - D.(S_t - S_t G) + G.Y_t S_t$$

Waarbij: S = totaal aantal levende zaden in de bodem
G = zaadfractie die per jaar kiemt
D = zaadfractie die per jaar afsterft
Y = zaadproductie per jaar (t+1) door zaailingen, afhankelijk van het reproductiesucces P_i.

Het betreft een model met betrekking tot de levende zaadfractie van de seed-pool en geeft het verschil hiervan aan tussen de tijdstippen t en t+1 (op jaarbasis). In het model heeft de zaadinput alleen betrekking op het zaad dat locaal door zaailingen van het betreffende jaar geproduceerd is. Door deze input per soort, afhankelijk van Y_i en P_i, eerst afzonderlijk te bepalen en vervolgens op te tellen, is de verandering van de zaadbank in de tijd te bepalen.

* Harper (1977):

Zie fig. 4
Harper heeft zijn model gebaseerd op dat van Cohen en heeft betrekking op de totale zaadflora op tijdstip t.

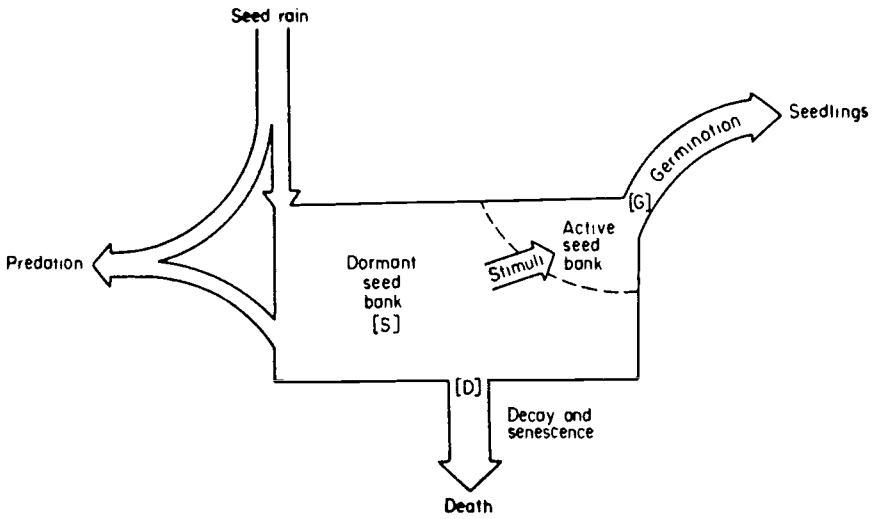


Fig. 4: Schematische weergave van de in- en output van de zaadbank. De letters G, S en D corresponderen met het model van Cohen. (Uit: Harper 1977).

* Roberts (1972):

$$S = P_{inn} + P_{ind} + P_{enf} + D_{gd} + D_{ge} + D_{ni} + D_{na} + D_{np}$$

Waarbij: S = totaal aantal zaden in de bodem

P = zaadfractie die dormant is, waarbij:

- P_{inn} = innate-dormant
- P_{ind} = induced-dormant
- P_{enf} = emforced-dormant

D_g = zaadfractie die kiemt, waarbij:

- D_{gd} = kiemt op te grote diepte en daardoor sterft
- D_{ge} = kiemt en als zaailing verschijnt

D_n = zaadfractie die sterft, waarbij:

- D_{ni} = niet kiemkrachtige fractie
- D_{na} = fractie die afsterft als gevolg van veroudering.
- D_{np} = fractie die gepredeerd wordt.

Het model van Roberts is gebaseerd op dat van Schafer & Chilcote uit 1969 en heeft betrekking op de zaadpopulatie op tijdstip t. In feite wordt de zaadpopulatie hier gedefinieerd in termen die deels betrekking hebben op verlies van zaden in de bodem: D_g en D_{np}. In verkorte vorm zou het model met betrekking tot de actuele zaadpopulatie op tijdstip t daarom beter weergegeven kunnen worden door:

$$S_t = P + D_{ni} + D_{na} - D_{np} - D_g$$

en op tijdstip $t + \Delta t$:

$$S_{t+\Delta t} = S_t(1-D_{np}-D_g) + I(1-D_{np}-D_g)$$

Waarbij: I = zaadinput gedurende Δt.

* Roberts (1972) en Cooke (1980):

$$N_t = N_o.e^{-gt}$$

Waarbij: N = totaal aantal levende zaden in de bodem
g = soortspecifieke constante voor de vervalsnelheid.

Evenals het model van Cohen, geeft dit model het verschil aan van de levende zaadfractie van de seed-pool tussen tijdstip t=0 en t=t. De vervalconstante is een maat voor de snelheid waarmee het aantal kiemkrachtige zaden in de bodem afneemt. Cohen vermeldt voor een 14-tal éénjarige onkruiden deze vervalconstante op basis van onderzoeksgegevens van Roberts & Feast (1972). In dit onderzoek is echter de afname van het percentage kiemkrachtige zaden in de tijd slechts bepaald via kieming en is bovendien uit de proefopzet niet de mogelijkheid van verlies door predatie opgenomen, zodat de vervalconstanten mogelijk andere waarden bezitten. Ten slotte zijn de vervalconstanten berekend op de afname van het aantal zaden in niet-gestoorde grond, terwijl in het betreffende onderzoek het al dan niet verstoren juist een duidelijke invloed hierop bleek te hebben.

Uiteindelijk is met behulp van de laatste twee modellen ook de verandering van de zaadbank in de tijd te bepalen, door eerst deze verandering per soort afzonderlijk te bepalen en deze vervolgens te sommeren.
In alle vier de modellen wordt echter geen rekening gehouden met de mogelijkheid van secundaire dispersie, waardoor enerzijds een afname van de zaadflora in de onderzochte locatie kan optreden (in vergelijking met de aldaar bepaalde input via zaadregen-analyse) en anderzijds zaad van elders kan worden aangevoerd.

Analyse van oorzaken van slechte correlatie tussen zaadflora en vegetatie.

De mate van correlatie tussen zaadflora en vegetatie hangt af van het type correlatie en de kwaliteit van het onderzoek. Beide aspecten zullen worden toegelicht aan de hand van het correlatieschema (zie bijlage 2).

A. Het type correlatie.

Het is van belang te onderkennen dat zowel de tijd- als ruimtecomponent van de zaadflora en vegetatie onderling verschillen. Zowel van de zaadflora als van de vegetatie worden tijdens het onderzoek momentopnamen gemaakt, respectievelijk via bemonstering en het maken van vegetatieopnamen. Maar in feite zijn tijd en ruimte ten aanzien van de informatiedie beide bevatten, maar slechts ten dele op elkaar afgestemd.
Omdat elke vegetatie-opname een momentopname is, is het noodzakelijk de opnamen in de tijd te herhalen om toch een beeld van de ontwikkeling te krijgen. Een bemonstering van de grond is daarentegen een bemonstering over een variabele tijdsperiode, dia afhankelijk is van de mate waarin nog zaden uit vroegere deposities nog aanwezig zijn. Het ligt dan ook voor de hand dat correlaties tussen zaadflora en vegetatie groter zullen zijn, wanneer ook oudere vegetatie-opnamen bij de vergelijking betrokken worden.
Doordat zaad niet alleen afkomstig is van locale deposities, maar ook van locaties buiten het onderzoeksterrein (zowel recent als vroeger), wordt de kaliteit van de correlatie ook bepaald door de mate waarin hiervan gegevens beschikbaar zijn.
Zowel zaadflora als vegetatie zijn niet homogeen verdeeld: binnen de vegetatie zijn de verschillende soorten meer of minder homogeen verdeeld over het oppervlak, uitgedrukt in de sociabiliteitsgraad, terwijl de zaden in de grondmonsters zowel horizontaal als verticaal geclusterd kunnen voorkomen (o.a.: Schenkeveld & Verkaar 1984, Hofman & Griffioen 1980, McGraw 1980, Kellman 1978, Ødum 1978, Moore & Wein 1977 en Soriano et al. 1968).
De spreiding van de soorten over de vegetatie wordt bepaald door het type verspreidingsmechanisme en door verschillen in vestigingsmogelijkheden als gevolg van met name de distributie van safe sites en de mate van interspecifieke concurrentie. Vaak is de dispersie van zaden, ook bij windverspreiders, negatief exponentieel, als gevolg waarvan het meeste zaad

niet ver van de ouderplanten op de grond terecht komt (Stergios 1976, Green 1983, Venable & Levin 1985).
De horizontale clustering van zaden in de bodem is direct afhankelijk van de spreiding van de soorten over de vegetatie en de dispersiecurven van de zaden en kan indirect geaccentueerd worden door verschillen in zaadbanktypen, secundaire dispersie of predatie. Zo hebben Mittelbach & Gross (1984) bijvoorbeeld experimenteel aangetoond dat door Myrmyca lobicornus (mier) en Peromyscus maniculatus (hertmuis) bij een homogene zaaddistributie onafhankelijk van de zaaddichtheid slechts plaatselijk gepredeerd werd. De correlatie tussen zaadflora en vegetatie zal toenemen naarmate via bemonstering een beter beeld wordt verkregen van de ruimtelijke spreiding van de zaden in de bodem en van de vegetatie behalve de soortensamenstelling met name ook de zaadproductie en de sociabiliteit worden gescoord. Alleen bedekking en/of abundantie naast soortensamenstelling blijken onvoldoende parameters te zijn. Zo vonden onder meer Peart & Foin (1985) een slechte correlatie tussen bedekking en het aandeel in de zaadregen en Champness & Morris (1948), Freedman et al. (1982) en Hoogveld & Muller (1985) een slechte correlatie tussen bedekking en samenstelling van de zaadbank.
De meest optimale correlatie wordt dus verkregen door de resultaten van de zaadflora-analyse te vergelijken met:

1. recente vegetatie-opnamen van de betreffende locatie, waarvan in ieder geval de soortensamenstelling, sociabiliteit en zaadproductie (en eventueel ook bedekking en abundantie) zijn gescoord
2. vroegere vegetatie-opnamen van de betreffende locatie
3. recente vegetatie-opnamen uit de directe omgeving rond het onderzoeksterrein.

B. De kwaliteit van het onderzoek.

De oorzaken van een slechte correlatie ten aanzien van de kwaliteit van het onderzoek kunnen worden ingedeeld op twee niveaus. Allereerst gaat het erom met welke aspecten wel of geen rekening wordt gehouden en dit heeft dus direct te maken met de kwaliteit van het model dat aan het onderzoek ten grondslag ligt. Daarnaast wordt de correlatie bepaald door de wijze waarop het onderzoek wordt uitgevoerd en betreft dus meer de methodische kant van het onderzoek. Ter toelichting worden hieronder de diver-

se onderdelen van het correlatiemodel apart behandeld, waarbij tevens op de methodiek wordt ingegaan.

1. Vegetatie-opname

Uit het bovenstaande is al gebleken dat de meest volledige opname verkregen wordt door naast de soortensamenstelling ook de bedekking, abundantie, sociabiliteit en zaadproductie te scoren. Omdat de eerste vier catagoriën al gestandaardiseerd zijn (Londo 1976, Van Held & Van Held 1980), zal hieronder alleen nader worden ingegaan op de zaadproductie.
De schatting van de zaadproductie per soort in het onderzoeksterrein vindt plaats door afzonderlijke schattingen te maken van de frequentie waarin de soort voorkomt, het aantal bloeiwijzen per plant, het aantal bloemen per bloeiwijze en het aantal zaden per bloem. Verschillende, vaak locaal bepaalde variabelen, blijken deze parameters te beïnvloeden: lichtintensiteit en de geslachtsverhouding bij tweehuizige soorten (Bakker 1960), de hoogte van de plant, bloeitijdstip en lichtintensiteit (Venable & Levin 1985, Stergios 1976) en de nutriëntensamenstelling (Van Andel & Vera 1977). Bovendien kunnen sommige soorten, zoals bijvoorbeeld Poa annua (Sagar & Mortimer 1976) en Senecio vulgaris (Salisbury 1961), meerdere zaaddragende generaties per jaar produceren. Als gevolg van bloeiuitstel bij facultatief een-, twee- en meerjarigen en obligaat tweejarigen (Klinkhamer et al. 1985), vegetatieve voortplanting, het ontbreken van bestuivers of mannelijke dan wel vrouwelijke exemplaren bij tweehuizige soorten, kan zaadzetting zelfs achterwege blijven. In dit verband moet ook rekening worden gehouden met de mogelijkheid dat van een bepaalde soort alleen afgestorven exemplaren aanwezig zijn.
Reductie van zaadzetting kan veroorzaakt worden door predatie vóór dispersie. Met name vindt dit type predatie plaats door insekten die zich vaak gespecialiseerd hebben binnen bepaalde plantenfamilies. Dit geldt bijvoorbeeld voor de erwte- en bonekevers (Bruchidae) met betrekking tot de Papilionaceae en de graafwantsen (Cydnidae) met betrekking tot de Gramineae (Janzen 1969). Dat een dergelijke gerichtheid op een bepaalde waardplant nogal desastreus kan zijn voor de zaadzetting, toonde Randall (1986) aan voor Juncus squarrosus. Afhankelijk van de hoogte en de groeiplaats bleek 40-100% van het totaal aantal zaden uit de populatie door de vlinderrups Coleophora alticolella opgegeten te worden.

Ten slotte hebben ook beheersmaatregelen als hooien en beweiden invloed op het totaal aantal zaden dat uiteindelijk verspreid wordt. Volgens Van Zeist (1978) kunnen bij laat maaien meer soorten tot zaadzetting komen, waardoor uiteindelijk ook meer zaad in de grond terecht komt. Eind augustus is als tijdstip het meest geschikt, terwijl ook bij zeer vroeg maaien (eind mei) als gevolg van nagroei alsnog veel zaad geproduceerd kan worden. Als gevolg van intensieve begrazing wordt volgens Thompson (1978) bloei en daardoor zaadzetting voorkomen. De kans op zaadzetting van graslandsoorten is volgens Champness (1949) echter groter naarmate planten kleiner zijn en de levenscyclus korter is. Dallinga & Tjaden (1981) hebben op basis van literatuurgegevens een aantal graslandsoorten gegroepeerd in volgorde van voorkeur bij schapen.

2. Dispersie en zaadregen.

Analyse van de zaadregen vormt een integrale schakel tussen de vegetatie-opname en de zaadflora-analyse, maar wordt slechts door weinig onderzoekers als zodanig onderkend waardoor het meestal geen deel uitmaakt van het onderzoek.
Wordt in de meeste gevallen de vegetatie-opname vergeleken met de zaadbankanalyse, Rabinowitz (1981) vervangt (!) in zijn onderzoek de vegetatie-opname door een zaadregenanalyse omdat volgens hem de zaadbank als gevolg van niet-equivalente vergelijkingseenheden minder geschikt is voor een vergelijking met de vegetatie dan met de zaadregen, welke juist de meest directe bron is van de zaadbank. Uit zijn onderzoek concludeert hij onder meer dat de zaadregen de zaadbank meer vertegenwoordigd dan omgekeerd.
In de zaadregen bevinden zich de zaden van de actuele vegetatie, zowel locaal als van elders. Hiermee vormt het een correctieschakel tussen de recente vegetatie en zaadflora. Zo geeft het, in vergelijking met recente vegetatie-opnamen, een beeld van de input van elders. Daarnaast is hiermee de geschatte zaadproductie met betrekking tot de input in de zaadflora te corrigeren op primaire dispersie naar gebieden buiten het onderzoeksterrein. Hierbij is het wel noodzakelijk dat met name ook een goede schatting gemaakt is van de pre-dispersie predatie.
In hoeverre de samenstelling van de zaadregen op een bepaalde locatie zowel kwalitatief als kwantitatief een afspiegeling is van de omringende ve-

getatie, hangt af van de ruimtelijke verspreiding van de soorten op die locatie, de 'patchiness' van de zaadproductie, de dispersiecapaciteit van elke soort, het seizoentijdstip en de weersomstandigheden (Peart & Foin 1985, Hofman & Griffioen 1980). Vooral bij windverspreidende soorten is de dispersie-afstand en daarmee de kans om buiten het onderzoeksgebied terecht te komen, afhankelijk van de populatiedichtheid, de mate van convectie en de luchtvochtigheid (Sheldon & Burrows 1973).

3. Zaadflora.

3-1. Secundaire dispersie.

Met de zaadregenanalyse wordt de zaadinput via primaire dispersie bepaald. Weliswaar is het zaad dan op de grond terecht gekomen en maakt op dat moment dan ook deel uit van de zaadflora, maar een deel zal alsnog via secundaire dispersie het betreffende gebied kunnen verlaten. Zo bleek uit een onderzoek van Van Breemen & Van Leeuwen (1983) naar de zaadbank van Echium vulgare, Cirsium vulgare en Cynoglossum officinale, dat uitgezaaid zaad van de laatste soort als gevolg van secundaire dispersie uit de experimentele plots verdween.
Volgens Ter Borg (1985) wordt 90% van het zaad van ongestoorde Rhinanthus planten niet verder dan 0.25 m verspreid. Als gevolg van maaien tijdens het rijpingsproces kan de dispersie-afstand echter toenemen tot meer dan 2 m, terwijl tijdens het hooien het zaad opnieuw 6-7 m verplaatst kan worden. Hierdoor zijn uiteindelijk dispersieafstanden bepaald van 12-15 m. Ter Borg suggereert dat met het verplaatsen van het hooi zelf en via landbouwwerktuigen deze afstanden nog wel veel groter zullen zijn.
De aannemelijkheid hiervan wordt ondersteund door resultaten van kiemingsproeven van een tiental monsters die van een tractor verzameld zijn. In totaal kiemden hieruit ruim 5.5 duizend zaden, verdeeld over 41 soorten. De belangrijkste hiervan zijn: Holcus lanatus (29%), Dactylus glomerata (17%), Poa trivialis (10%), Rhinanthus angustifolius (10%), Lolium perenne (9%) en Poa pratensis (6%) (J.P. Bakker, ongepubliceerd).
Op het kwantificeren van secundaire dispersie zal apart gecorrigeerd moeten worden. Op mogelijkheden hiertoe zal in het volgende hoofdstuk worden ingegaan.

3-2. Predatie.

Predatie van zaden is het grootst bij zaden tussen de vegetatie en in de bovenste bodemlaag (Roberts 1981, Kellman 1978). Predatie kan zowel plaatsvinden na primaire- als secundaire dispersie, waarbij predatie en dispersie zelfs gekoppeld kunnen zijn. Gemakshalve vervangt Kjellson (1985b) daarom de termen "pre- en post-dispersie predatie", afkomstig van D.H. Janzen, door respectievelijk "pre- en postzaadval predatie". Dat predatie na de zaadval net zo belangrijk kan zijn als er voor, toonde Kjellson (1985a) aan voor Carex pilulifera, waarvan door de loopkever Harpalus fuliginosus 65% van de zaden na de zaadval gepredeerd werd.

3-3. Incorporatie.

Hoewel geen expliciet onderdeel uitmakend van het correlatieschema, wordt hieronder kort weergegeven op welke wijze zaad in de bodem terecht kan komen. Enerzijds omdat de incorporatie van zaden invloed kan hebben op secundaire dispersie, predatie, kieming, sterfte en rotting, anderzijds omdat dit een correctiefactor kan zijn ten aanzien van de interpretatie van de distributie van de zaadflora in de grond met betrekking tot de herkomst van de zaden.

. activiteit van het zaad zelf
  Met behulp van bepaalde structuren als bijvoorbeeld kafnaalden (Gramineae) of vruchtsnalvels (Geraniaceae) kunnen bepaalde soorten zaad zichzelf actief de grond in werken.
. water
  Vooral relatief kleine zaden zullen, mede afhankelijk van de bodemstructuur, makkelijk met water ingespoeld worden. Dit is ook experimenteel aangetoond (Harper 1977).
. wind
  Dit kan door overstuiving of door het inwaaien in spleten in de bodem.
. bedekking met strooisel
. activiteiten van dieren
  Van diverse diersoorten is bekend dat ze, al dan niet opzettelijk, zaden in de grond brengen: mieren, regenwormen, mollen, vogels, knaagdieren en vee.
. activiteiten van de mens
  Door diverse grondbewerkingen kunnen zaden meer of minder diep in de grond terechtkomen. Hierbij moet ook rekening worden gehouden met de mo-

gelijkheid dat bijvoorbeeld graslanden in het verleden geploegd kunnen zijn. Soriano et al. (1968) toonden experimenteel aan welke invloed ploegen en eggen hebben op de incorporatie van zaden van Medicago sativa en Linum usitatissimum, als morfologische equivalenten van akkeronkruiden. 75% Van de zaden van beide soorten bleek na twee maal ploegen tot op 20 cm diepte en enkele keren eggen, zich in de onderste 8 cm te bevinden terwijl in de bovenste 8 cm van de grond van elk zo'n 8% aanwezig was.

Over de snelheid van incorporatie zijn weinig gegevens bekend. Volgens A.M. Mortimer (in: Howe & Chandellor 1983) is 50% van de zaden van Poa annua binnen acht maanden in de bodem verdwenen, ook bij ongestoorde bodems.

3-4. Kieming.

De mate waarin zaad via kieming de zaadflora verlaat is afhankelijk van de dormancy-eigenschappen van het zaad en de kiemingsomstandigheden. Vooral bij soorten met een sterk transiente zaadbank kan onder gunstige omstandigheden vrij snel veel zaad kiemen, waardoor het maar gedurende een relatief korte periode deel uitmaakt van de zaadflora. Hofman & Griffioen (1980) merken op dat dit vooral bij veel graslandsoorten het geval is en noemen met name Dactylus glomerata en Festuca arundinacea.

De invloed van de passage door het darmkanaal van regenwormen en schapen op de kieming is onderzocht door respectievelijk McRill & Sagar (1973) en Vreugdenhil & Van Wieren (1976). MaRill en Sagar boden regenwormen zaden van 14 soorten aan. Van elke soort werd zaad opgenomen, maar de percentages verschilden per soort. Met uitzondering van Agrostis capillaris verliet bovendien 30-80% van de zaden ook weer het darmkanaal. Van een drietal soorten, Poa trivialis, Bellis perennis en Trifolium repens, werd vervolgens vastgesteld dat de kiemingspercentages hoger waren na passage door het darmkanaal in vergelijking met zaden die het darmkanaal niet gepasseerd waren.

Vreugdenhil & Van Wieren vonden in diverse mestmonsters kiemkrachtige zaden van elf soorten: Bellis perennis, Lolium perenne, Poa trivialis, Cerastium holosteoides, Elymus repens, Lycopus europaeus, Taraxacum spp., Plantago major, Calluna vulgaris, Sagina procumbens en Poa annua. In hoeverre hier een selectieve werking van uitgaat op soortsniveau, is uit de gegevens niet op te maken.

Janzen (1984) geeft diverse literatuurverwijzingen met betrekking tot kiemingsresultaten van zaden die het darmkanaal van dieren gepasseerd zijn. Onafhankelijk van plant- en diersoort blijkt de overlevingskans 1-50% te bedragen.

3-5. Sterfte en rotting.

Ondanks het feit dat van bepaalde soorten bekend is dat ze zaden bezitten die zeer lang kiemkrachtig blijven, zie onder andere gegevens van Ødum (1978) over ruderale soorten, is de afname in de tijd van het aantal levende zaden in de grond negatief exponentieel (Cavers 1983, Fenner 1985).
Van invloed op de levensduur van het zaad is:

- het vochtgehalte in de bodem
- de bodemtemperatuur
- de pH van de bodem
- de doorluchting van de bodem

In met water verzadigde grond heeft de neiging kouder en slechter doorlucht te zijn en een lagere pH te hebben, eigenschappen die volgens Champness & Morris (1948) gunstig zijn voor de conservering van zaden en kieming tegengaan. Sagar & Mortimer (1976) wijzen erop dat vaak fluctuaties in temperatuur en vochtgehaltes invloed hebben op de levensduur van zaden.
Mogelijk heeft ook de diepte waarop het zaad zich in de bodem bevindt invloed op de mortaliteit. Uit een experiment van J.W.T. Duvel (in: Fenner 1985), waarbij zaden van 107 soorten op 20, 56 en 107 cm diepte werden begraven, bleek dat de kiemkracht het langst behouden bleef bij de diepst begraven zaden.
Wat de microbiële infecties betreft, zijn volgens beide laatste auteurs vooral zaden die op het punt staan te kiemen hier erg kwetsbaar voor.

3-6. Bemonstering zaadflora.

De kwaliteit van de zaadflora-analyse, en daarmee ook de mate van correlatie tussen zaadflora en vegetatie, hangt voor een belangrijk deel af van de wijze waarop grond bemonsterd wordt. Hierbij moet rekening worden gehouden met het aantal en het volume van de monsters, de locaties waar bemonsterd wordt en het tijdstip en de frequentie van bemonsteren.
Het aantal monsters en ook het volume daarvan wordt meestal niet verantwoord en verschilt ook per onderzoek. Onderzoekers die hierop een uitzondering vormen, hebben echter vanuit practische overwegingen gekwantificeerd.

Zo liet Champness (1949) de keuze van het aantal en volume van de monsters afhangen van het volume van de kiembakken. Oomes & Ham (1983) geven aan hoeveel grond minimaal bemonsterd moet worden (nl. min. 800 cc/monster), om een combinatie van kiemproeven te kunnen uitvoeren.
In de meeste onderzoeken wordt slechts zeer oppervlakkig bemonsterd. Weliswaar wordt ook vaak een afname van het aantal zaden met toenemende diepte aangetoond, maar blijft de mogelijkheid bestaan dat ook in diepere lagen nog (kiemkrachtig) zaad aanwezig is.
Bij onderzoek naar de zaadbank in grasland- en toendravegetaties hebben respectievelijk Chippindale & Milton (1934) en McGraw (1980) tot maximaal 35 cm diep bemonsterd. McGraw vond in geen enkel monster kiemkrachtige zaden dieper dan 21 cm. Chippindale & Milton troffen echter op de meeste locaties kiemkrachtig zaad aan tot in de diepste boorlaag. Meestal betrof het hier zaden van soorten die in minder diepe lagen beter vertegenwoordigd waren; maar ook werden hierin soorten aangetroffen die in bovenliggende lagen geheel ontbraken.
Op basis van onderzoek naar de microdistributie van onkruiden in een grasland en graanakker in de tropen, adviseert Kellman (1978) vooral in verband met de verticale distributie van zaden, om zeker niet te oppervlakkig te bemonsteren. Op dieptes vanaf 50 cm tot meer dan 150 cm zijn zaden aangetroffen door Robinson & Kust (in: Harper 1977) en Ødum (1978).
Ondanks de willekeurige bemonstering ten aanzien van aantal en volume, worden de aantallen zaden vaak omgerekend naar meer gestandaardiseerde maten als m^2, acre (= ca. 0.4 ha) en ha. Het volume waarop de aantallen uiteindelijk betrekking hebben wordt bovendien niet altijd bij de resulaten vermeld.
Ook bij het kiezen van de locatie voor bemonstering is uiteindelijk deze keuze bepalend voor de mate van correlatie tussen zaadflora en vegetatie (Thompson 1986). Het bemonsteren van de grond tussen twee pq's waarvan ter vergelijking met de zaadflora opnamen werden gemaakt, zoals uitgevoerd door Hoogveld & Mullur (1985), is dan ook - zoals ze later erkennen - om diverse redenen niet toereikend.

3-7. Determinatie zaadflora.

Bij het determineren van de zaadflora is kieming alleen onvoldoende: om ook het zaadresidu te analyseren is zaaddeterminatie noodzakelijk. Wordt alleen de zaadbank onderzocht, dan kan kieming in principe voldoende zijn, maar

dan levert vooral dormancy problemen op. Het belangrijkste bezwaar tegen kieming is dan ook, dat hiermee nooit te bepalen is welke fractie van de levende zaden niet gescoord wordt.
Bij zaaddeterminatie kunnen de meeste zaden tot op de soort of zelfs ondersoort gedetermineerd worden. Zaden van sommige soorten zijn echter vrij variabel, waardoor tussen twee soorten een gedeeltelijke overlap bestaat of de zaden zelfs morfologisch identiek zijn. Voorbeelden hiervan zijn:

. Alopecurus myosuroides en A. pratensis
. Atriplex prostrata en A. Patula
  Overigens zijn beide soorten ook als volwassen planten niet altijd met zekerheid op soortsniveau te determineren (Van der Meijden 1983).
. Silene dioica en S. pratensis.

Indien dergelijke zaden nog levend zijn, kan via kieming alsnog tot een determinatie gekomen worden. Wanneer zonder zaaddeterminatie vooraf via kieming het zaad gedetermineerd wordt, is de kans aanwezig dat nog niet determineerbare zaailingen afsterven. Meestal valt het aantal niet te determineren kiemplanten echter wel mee. Hutchings (1986) wijst er verder op dat juist veel kiemplanten relatief weer snel afsterven, waardoor de kans toch groot is dat hierdoor zelfs tussen snel opeenvolgende scoordata, exemplaren gemist kunnen worden.
De fractie die via zaaddeterminatie wel gescoord kan worden maar niet zonder meer bij de vergelijking van de zaadflora met de vegetatie kan worden betrokken, betreft lege zaadhuiden. Deze worden vooral aangetroffen van soorten met een sterk tegen microbiële afbraak resistente zaadhuid, zoals: Stellaria media, Chenopodium album en Portulaca oleracea (Roberts 1981). Mogelijk kan deze fractie voor de betreffende soorten aangeven in welke mate deze verloren zijn gegaan als gevolg van kieming op grote diepte.
Hoewel binnen de plantenoecologie als methode nog weinig gebruikt, zal via zaaddeterminatie in principe een betere schatting, zowel kwalitatief als kwantitatief, gemaakt kunnen worden van het aantal zaden in de grond.. Dit blijkt onder meer uit de onderzoeksresultaten van Olmsted & Curtis (in: Harper 1977), Moore & Wein (1977), Hofman & Griffioen (1980) en Schneider & Sharitz (1986). Hofman & Griffioen zijn hiervan de enige onderzoekers die zowel aandacht hebben besteed aan de vegetatie-opname, zaadregen- en zaadflora-analyse, als de zaadflora hebben onderzocht via kieming èn zaaddeterminatie. Omdat de methode op verschillende onderdelen onvoldoende geoptimaliseerd was, werd toch geen goede correlatie tussen zaadflora en vegetatie gevonden.

In het correlatieschema is via de dikte van de pijlen aangegeven waar zich in het schema potentiële lekken bevinden. De beide lijnen tussen zaadflora en vegetatie zijn correlatielijnen, waarbij het verschil in dikte de invloed van de wijze van determineren weergeeft.
Zoals het is weergegeven, heeft het correlatieschema betrekking op de totale zaadflora en vegetatie van het onderzoeksterrein. Daarnaast kan dit schema ook voor elke soort afzonderlijk ingevuld worden, waarbij analoog aan het model van Sagar & Mortimer (1976) in plaats van variërende lijndiktes met behulp van gekwantificeerde interfasen de verliesfactor wordt aangegeven (zie fig. 5, bijlage 3).

Formuleren van voorwaarden die onderzoek naar de samenhang tussen zaadflora en vegetatie optimaliseren.

Op basis van de opmerkingen uit het vorige hoofdstuk worden hier alle onderdelen die van belang kunnen zijn bij het onderzoek schematisch weergegeven. Hierbij is uitgegaan van een opzet die bruikbaar is voor onderzoek in zowel verschillende vegetatietypen als vanuit verschillende vraagstellingen. In bepaalde gevallen zal de informatie echter toegespitst zijn op onderzoek in graslandvegetaties. Afhankelijk van het type onderzoek kan hieruit een eigen keuze en een verdere invulling worden gemaakt.
Zoals al in het vorige hoofdstuk uiteen is gezet, is het van belang om bij onderzoek naar de relatie tussen zaadflora en vegetatie naast het maken van vegetatie-opnamen en het bemonsteren van de grond, ook de zaadregen te analyseren. Al deze drie onderdelen worden hieronder afzonderlijk behandeld.

1. Vegetatie.

Bij het opnemen van de vegetatie wordt de kwaliteit van de informatie bepaald door de karakterisering, de locatie, het tijdstip en de frequentie van de opname.

a) karakterisering.

Omdat het bij het onderzoek naar de relatie tussen zaadflora en vegetatie uiteindelijk gaaat om een kwalitatieve en kwantitatieve vergelijking tussen planten die deel uitmaken van de vegetatie en de zaden in de grond, is het van belang om in ieder geval de soortensamenstelling te bepalen en een beeld te krijgen van de zaadproductie. Minimaal moet vastgesteld worden welke soorten wel zaad produceren en welke niet. Van soorten waarvan de zaden in principe aangepast zijn aan lange-afstand dispersie, kan het nuttig zijn een schatting te maken van de zaadproductie. Hierbij moet dan vooral rekening worden gehouden met soortspecifieke pre-dispersie predatie en eventuele beheersmaatregelen als beweiden en hooien. Zowel het type vee als de begrazingsintensiteit kunnen de zaadzetting van bepaalde soorten beïnvloeden. Met betrekking tot hooien is het tijdstip en eventueel de frequentie van belang (Van Zeist 1978). Het schatten van de zaadproductie van alle aanwezige soorten is ideaal, maar kan (te) tijdrovend zijn, terwijl van de productie van soorten met een negatief exponentiële dispersiecurve, indirect

- via het opvangen van de zaadregen - toch een redelijk beeld te krijgen is.
Als gevolg van deze vaak geringe verspreiding van de meeste soorten, is het ook zinvol de sociabiliteit van de soorten te bepalen. Bedekking en abundantie daarentegen zijn minder belangrijk, maar kunnen gebruikt worden bij de schatting van de zaadproductie.

b) locatie.

Vegetatie-opnamen moeten zo volledig mogelijk uitgevoerd worden in het onderzoeksgebied. Wanneer gebruik wordt gemaakt van bestaande pq's, dan hangt het af van het aantal en de spreiding, of opnamen hiervan voldoende zijn. In ieder geval zal het hele gebied gecontroleerd moeten worden op eventueel zaadproducerende soorten die in de pq's ontbreken.
Daarnaast is het handig om te controle van de zaadinflux van elders, die gescoord wordt in de zaadregen, ook in de directe omgeving van het onderzoeksgebied een inventarisatie te maken van in ieder geval zaadproducerende (anemochore) soorten.

c) tijdstip en frequentie.

Omdat de zaadflora een relatief grote tijdsperiode overbrugt, is het gunstig wanneer van het onderzoeksgebied ook oude vegetatie-opnamen voorhanden zijn. Zo mogelijk wordt bij de uiteindelijke keuze van het terrein hiermee rekening gehouden.
Omdat de groeicyclus en het hiermee samenhangende moment van zaaddispersie niet synchroon loopt bij de soorten binnen een vegetatie, verdient het aanbeveling om ruim vóór het bemonsteren van de grond al te beginnen met het maken van vegetatie-opnamen en deze, afhankelijk van het type vegetatie, meer of minder frequent te herhalen tot het moment van bemonsteren.

2. Zaadregen.

Om laatst genoemde reden is het eveneens raadzaam om regelmatig vóór het bemonsteren van de grond ook de zaadregen te bepalen. Het beste kan de zaadregen opgevangen worden in de buurt van de locaties waar later ook de grondmonsters verzameld worden.
Werner (1975) beschrijft een zaadval waarmee zaad opgevangen kan worden zonder dat er verlies optreedt door predatie of secundaire dispersie. Om hier toch op te kunnen corrigeren, zou ook bij de aanvang van de bepaling

van de zaadregen de grond moeten worden bemonsterd. Door de zaadflora hiervan te vergelijken met zowel de zaadregen als de tweede bemonstering van de grond, kan deze verliesfactor bepaald worden.
Een meer locale influx van zaden kan plaatsvinden via grondverplaatsing door met name voertuigen. Zeker wanneer deze de vegetatie regelmatig doorkruisen, kan het bemonsteren van grond afkomstig van deze voertuigen een aanvulling op de zaadregen vormen. Wanneer het bezoek van voertuigen gecontroleerd plaatsvindt, zoals bijvoorbeeld bij akker- en graslandvegetaties, is zelfs door het consequent verzamelen van monsters zowel voor als na het rijden door de vegetatie, de dispersie van elders èn de secundaire dispersie uit de te onderzoeken vegetatie te bepalen.
Ook via mest en de vacht van vee kan plaatselijk transport van zaden plaatsvinden. Door het verzamelen en analyseren van mest- en wolmonsters kan het aandeel hiervan bepaald worden.

3. Zaadflora.

De analyse van de zaadflora wordt hieronder behandeld aan de hand van het zaadflora-analyse schema (zie bijlage 4).

a) bemonsteren grond.

De kwaliteit van de correlatie tussen zaadflora en vegetatie hangt voor een belangrijk deel af van het aantal grondmonsters dat genomen wordt. In navolging van de 'minimum-areaal (MA)-bepaling' voor vegetatie-opnamen, behandelen Hofman & Griffioen (1980) de mogelijkheid van een 'minimum aantal monsters (MAM)-bepaling' voor de bemonstering van de grond. Deze methode gaat echter uit van een vrij homogene verdeling van de zaden in de grond en is tijdrovend. Voor de hieronder beschreven verdere bewerking en analyse van de grondmonsters is een dergelijke minimum-bepaling niet nodig.
Het beste kunnen, deels afhankelijk van de betreffende vegetatie, in een regelmatig patroon zoveel mogelijk monsters genomen worden. De oppervlakte van de monsters kan hierbij geminimaliseerd worden, terwijl de diepte, afhankelijk van de vraagstelling, eventuele grondbewerking en het bodemprofiel, gemaximaliseerd moet worden. Om later een vergelijking tussen zaadflora en vegetatie te vergemakkelijken, kan het zinvol zijn om de locaties waar bemonsterd is, te coderen en deze in een vegetatiekaart in te tekenen.
Een eventuele clustering van de monsters kan plaatsvinden op basis van verspreidingspatronen in de vegetatie. Bij het bemonsteren van de grond moet

de gehele boorkern, dus inclusief de vegetatie, meegenomen worden.
Ook kan in het veld een analyse van de zaadbank gemaakt worden. Hiervoor is het noodzakelijk om de vegetatie, na deze afgespoeld te hebben, van het proefvlak te verwijderen en met behulp van een herbicide ondergrondse plantendelen te doden. Het herbicide "Round up" (480 g/l isopropylamine zout van N-fosfonomethyl glicine) zou hierbij de gunstige eigenschap hebben dat het geen inwerking heeft op zaden omdat het sterk geadsorbeerd wordt aan organische bodemdeeltjes (Pfadenhauer & Maas, in druk). Omdat zaden echter ook een potentieel adsorptievlak bezitten, is het niet bekend in welke mate zaden toch gedood worden door dit herbicide. Om kolonisatie van omringende planten te voorkomen, moet het proefvlak met verzonken platen worden geïsoleerd, terwijl nieuwe zaadaanvoer via de zaadregen uitgesloten kan worden door over het proefvlak een frame met een fijnmazig gaas te plaatsen. Wordt het frame slechts over de helft van het proefvlak geplaatst, dan is het aandeel van de zaadregen te bepalen in vergelijking met de al in de grond aanwezige hoeveelheid zaad (Ødum 1978). Een dergelijke methode veronderstelt echter een vrij homogene verdeling van de zaadflora in de bodem.
Het tijdstip en de frequentie van bemonstering is afhankelijk van de vraagstelling en het vegetatietype.

b) Bewerken grondmonsters.

Elk grondmonster kan vervolgens in meerdere lagen worden opgesplitst. De grootte van het interval bepaald uiteindelijk de informatie omtrent de verticale distributie van de zaden. Er kan gekozen worden voor een vast interval van bijvoorbeeld 2 cm, maar ook kan de verdeling bepaald worden door het bodemprofiel of de diepte van de ploegvoor.
Wanneer de informatie over de horizontale verdeling van de zaden over het bemonsterde oppervlak niet van belang is, kunnen daarna de gelijke lagen van de diverse monsters samengevoegd worden. Eventueel kan dit gedeeltelijk gebeuren, door het bijeen voegen van groepen monsters die aaneengesloten clusters vormen.
Van elke fractie, al dan niet gescheiden per laag of (deels) samengevoegd, wordt het volume bepaald. Om het grondvolume te reduceren, kan vervolgens het zaad geconcentreerd worden. Dit concentreren kan plaatsvinden op basis van:

. de diameter van het zaad

Met behulp van een aantal zeven wordt de grondfractie voor een groot deel weggespoeld, terwijl de zaden in een aantal zeeffracties gescheiden worden. Een bruikbare serie zeven, waarbij ook de kleinste Juncus-zaden behouden blijven, is: 5.0 - 2.0 - 1.0 - 0.5 - 0.2 mm. Op de 5.0-zeef blijven de schoongespoelde plantenresten (inclusief vegetatieve reproductieorganen !) en eventuele steentjes en grotere dieren achter. Wordt de grondfractie alleen geanalyseerd via kieming, dan kan volstaan worden met de combiantie van de 5.0 en 0.2-zeef.

. de massa van het zaad

Hierbij kunnen diverse technieken gebruikt worden:

- floteren.

  Het zaad wordt gescheiden met behulp van vloeistoffen, waarbij de soortelijke massa van de vloeistoffen te variëren is. Deze methode is met name geschikt voor het scheiden van lichte (inclusief verkoolde) zaden.

. centrifugeren

. luchtstromen

Een overzicht van combinaties wordt gegeven door Roberts (1981).
De geconcentreerde grondfracties worden vervolgens met bijvoorbeeld een waterstraal goed gemengd en bovendien worden hiervan opnieuw de volumes bepaald. Worden de fracties niet direct geanalyseerd, dan moeten ze, om het doorbreken van dark-enforced dormancy te voorkomen, in het donker worden opgeslagen.

c) Analyseren grondmonsters.

De uiteindelijke analyse van de zaadflora kan plaatsvinden op basis van determinatie van zaailingen of van zaad.

c-1. Zaailingen.

Voor het laten kiemen van de geconcentreerde grondfracties kan, indien deze groot zijn, gewerkt worden met steekproeven. Hiervan moet dan opnieuw het volume bepaalde worden, om de gescoorde aantallen zaailingen weer naar het oorspronkelijk bemonsterde volume te kunnen terugrekenen.
Ten aanzien van de kieming moet zowel gecorrigeerd worden op zaad dat al aanwezig is in de grond waarmee de fracties gemengd worden, als op de zaad-

influx gedurende de kiemingsperiode zelf. Hiervoor kunnen een paar bakken met grond zonder toegevoegde grondfracties eveneens gedurende de kiemingsperiode gescoord worden op zaailingen. Wordt vooraf eenmalig via een steekproef de zaadflora bepaald en de grond vervolgens gesteriliseerd, dan wordt gedurende de kieming steeds alleen de zaadinflux bepaald.
Deze verontreiniging tijdens de kieming betreft met name soorten die veel, anemochoor zaad produceren, zoals Salix alba, Epilobium ciliatum (Hofman & Griffioen 1980), Chamerion angustifoilium en Betula pubescens (Hoogveld & Muller 1985).
Om de dormancy zoveel mogelijk te doorbreken, kunnen verschillende behandelingen op de kiembakken worden toegepast:

- het periodiek mengen van de grond
- het toevoegen van chemische stoffen
  Weliswaar kan hierdoor de kiemrust van speciale soorten doorbroken worden, maar Oomes & Ham (1983) toonden aan dat toevoegingen van KNO_3 en GA_3 uiteindelijk minder zaailingen opleverden dan wanneer deze toevoegingen achterwege bleven.
- stratificeren
- beschadigen van de zaadhuid.

In verband met de relatief grote sterfte onder zaailingen en de mogelijkheid van concurrentie en zaadzetting, zal zeer frequent gescoord moeten worden en zullen gedetermineerde exemplaren uit de kiembakken verwijderd moeten worden. Exemplaren die nog niet met zekerheid te determineren zijn, kunnen in aparte bakken verder opgekweekt worden.
De periode gedurende welke de kieming gescoord wordt verschilt sterk per onderzoek en varieert van enkele weken tot een paar jaar. Hoewel de kieming in de tijd sterk afneemt, is een gebruikelijke periode van 4-6 maanden, zeker wanneer de zaadflora alleen via kieming geanalyseerd wordt, waarschijnlijk toch onvoldoende. Chippindale & Milton (1934) die de kieming van grondmonsters uit diverse graslandvegetaties gedurende drie jaar gevolgd hebben, concluderen dat een periode van twee jaar voldoende is omdat daarna het rendement sterk afneemt. Ook Roberts (1981) noemt een periode van twee jaar voor grondmonsters uit akkers een aanvaardbaar compromis.

c-2. Zaad.

Uit de afzonderlijke, geconcentreerde grondfracties worden onder een binoculair (vergroting: 6-50 X) de zaden geïsoleerd en per soort of type verza-

meld. In principe wordt hiermee net zo lang doorgegaan, totdat zowel kwalitatief als kwantitatief geen verschuiving meer optreedt in de aangetroffen zaadflora. In feite is op dat moment het noodzakelijke minimum-volume uitgezocht. Mocht het beeld na het uitzoeken van alle fracties toch nog niet gestabiliseerd zijn, dan zal extra grond bemonsterd moeten worden.
Wanneer echter van een groot aantal locaties monsters zijn verzameld, zal lang niet alle grond uitgezocht hoeven te worden. Bovendien zal, omat kleine zaden meestal ook in grotere aantallen geproduceerd worden, het uit te zoeken volume afnemen met het kleiner worden van de zeefdiameter waarmee de fractie gescheiden is.
Om later de aantallen zaden uit de verschillende zeeffracties toch te kunnen omrekenen naar één standaardvolume, moet steeds bepaald worden welk deel per zeeffractie is uitgezocht.
Het determineren van het zaad kan eveneens gebeuren onder een binoculair. Bepaalde zaden van Juncaceae en Gramineae moeten echter aan de hand van soortspecifieke celstructuren onder de microscoop op determinatie gecontroleerd worden.

c-3. Combineren van zaailing- en zaaddeterminatie.

Het belangrijkste bezwaar van kieming is, dat geen beeld wordt verkregen van de fractie die tijdens de kiemingsproef dormant blijft en van het zaadresidu. Via zaaddeterminatie wordt daarentegen wel een zo volledig mogelijk beeld verkregen van de zaadflora, maar de informatie over de levensvatbaarheid van het zaad ontbreekt.
Het ligt daarom voor de hand, om - zoals in het zaadflora-analyse schema is aangegeven - bij de analyse van de zaadflora zowel op zaad als zaailing te determineren.
Wordt in eerste instantie uitgegaan van kieming, dan kan na het beëindigen van de kiemingsproef de grond opnieuw gezeefd worden, maar nu in een vijftal fracties. Hieruit worden vervolgens de zaden geïsoleerd en gedetermineerd. Na het kwantificeren kan per soort of type via kieming in petrischalen, eventueel met soortspecifieke dormancy doorbrekende behandelingen, alsnog geprobeerd worden de levensvatbaarheid van het zaad vast te stellen. Deze laatste procedure kan ook gevolgd worden wanneer in eerste instantie wordt uitgegaan van zaaddeterminatie.
Alternatieven voor het bepalen van de levensvatbaarheid van het zaad zijn het scoren van de kwaliteit van het embryo en het onderwerpen van het zaad aan chemische of fysische tests. Chemische tests tonen enzymactiviteit aan,

terwijl fysische tests berusten op het meten van veranderingen in geleidbaarheid van oplossingen waarin het zaad zich bevindt. Hoewel via deze test sneller de levensvatbaarheid bepaald kan worden dan via kieming, is niet elke test even geschikt voor individuele, kleine zaden en vereist de interpretatie enige ervaring (Freeland 1976).

Model voor de interpretatie van de zaadflora.

In model 3 (zie bijlage 5) is schematisch weergegeven hoe de waarschijnlijke herkomst van het zaad bepaald kan worden, opgesplitst maar locatie en tijd.
Het model gaat uit van een globale indeling ten aanzien van diverse criteria. Uitgangspunt voor de keuze van deze criteria is geweest, dat de hiervoor noodzakelijke informatie via het onderzoek verkregen kan worden of uit literatuur bekend is. Gegevens over de zaadgrootte en het zaadbanktype van voornamelijk graslandsoorten zijn opgenomen in bijlage 6. Eventueel bruikbare criteria die niet opgenomen zijn in het model, zijn de dispersiepotentie van de soort en informatie uit oude vegetatie-opnamen.
In het model wordt er vanuit gegaan dat vegetatie-opnamen, zaadregenanalysen en het bemonsteren van de grond in de tijd op elkaar afgestemd zijn.
Het model is zo opgebouwd, dat eerst bepaald wordt of de depositie recent is, dan wel uit het verleden stamt. In de onderste helft zijn de criteria gericht op het vaststellen van de locatie.
Aan het model liggen de volgende aannames ten grondslag:

1. Vroeger gedeponeerd zaad zal over het algemeen dieper in de grond worden aangetroffen dan recent gedeponeerd zaad.
2. Klein zaad zal sneller in diepere grondlagen terechtkomen dan groot zaad.
3. Kiemkrachtig zaad van vroegere deposities zal met name deel uitmaken van de persistente zaadbank. Met uitzondering van kleine zaden is kiemkrachtig zaad behorende tot de transiente zaadbank nauwelijks te verwachten in diepere grondlagen in ongestoorde bodems.
4. Kiemkrachtig zaad van recente deposities zal zowel deel uitmaken van de transiente- als de persistente zaadbank; via kieming zal uit beide typen zaadbanken gerecruteerd worden.
5. Relatief grote aantallen zaden van een bepaalde soort maken locale depositie waarschinlijker dan depositie van elders. Een uitzondering hierop vormt zaad van soorten met een grote zaadproductie en een relatief goede dispersie. Zaad van dergelijke soorten zal per grondlaag gelijkmatig verdeeld zijn over diverse monsters.
6. Soorten met zaadpolymorfisme produceren vaak twee, soms meerdere zaadvormen. Bij zaaddimorfie wordt een "locaal-type" gevormd, dat nauwelijks verspreid wordt en een "elders-type", dat wel aangepast is aan dispersie. Bij soorten met zaaddimorfie wijst het aantreffen van zaden van het

"locale-type" op locale depositie. Wordt regelmatig verspreid over diverse monsters alleen het "elders-type" gevonden, dan wijst dit op depositie van elders.

Uit het model blijkt ten slotte duidelijk de waarde van een goede analyse van de zaadregen.

Literatuur.

1. Andel, J. van & Vera, F.,1977. Reproductive allocation in Senecio sylvaticus and Chamaenerion angustifolius in relation to mineral nutrition. J. Ecol. 65, 747-758.

2. Bakker, D.,1960. A comparitive life history study of Cirsium arvense (L.)Scop. and Tussilago farfara L., the most troublesome weeds in the newly reclaimed polders of the former Zuiderzee. In: The Biology of Weeds (Ed. by Harper, J.L.), pp. 205-222, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

3. Bakker, J.P.,1983. Seeds bank and species diversity in moist grassland communities. Acta Bot. Neerl. 32, 246.

4. Borg, S. ter,1985. Population biology and habitat relations of some hemiparasitic Scophulariaceae. In: The population structure of vegetation 3 (Ed. by White, J.), pp. 463-487.

5. Borstel, U. von,1974. Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung auf ökologisch verschiedenen Grünland- und Ackerbrachen hessischer Mittelgebirge (Westerwald, Rhön, Vogelsberg). Giessien. Diss.

6. Brandsma, O.1984. De zaadbank in relatie met de samenstelling en structuur van de vegetatie op het Westerholt Groningen-Leersum. Doct. verslag.

7. Brandsma, O.H. & Bakker, J.P.,1985. Het Westerholt V1. De zaadvoorraad in relatie tot de samenstelling van de graslandvegetatie. De levende Natuur 86, 176-180.

8. Breemen, A.M.M. van & Leeuwen, B.H. van,1983. The seed bank of three short-lived monocarpic species, Cirsium vulgare (Compositae), Echium vulgare and Cynoglossum officinale (Boraginaceae). Acta Bot. Neerl. 32, 245-246.

9. Brouwer, W.B. & Stählin, A.,1955. Handbuch der Samenkunde für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwirtschaft. Frankfurt.

10. Cavers, P.B.,1983. Seed demography. Cann. J. Bot. 61, 3578-3590.

11. Champness, S.S.,1949. Notes on the burried seed populations beneath different types of ley in their seedling year. J. Ecol. 37, 51-56.

12. Champness, S.S. & Morris, K.,1948. The population of burried viable seeds in relation to contrasting pasture and soil types. J. Ecol. 36, 149-173.

13. Chippindale, H.G. & Milton, W.E.J.,1934. On the viable seeds present in the soil beneath pastures. J. Ecol. 22, 508-531.

14. Cook, R.,1980. The biology of seeds in the soil. In: Demography and Evolution in plant populations (Ed. by Solbrig, O.T.), pp. 107-129. University of California Press, Berkeley.

15. Dallinga, H. & Tjaden, P.,1981. Vijf jaar maaien en beweiden op het 'Westerholt'; onderzoek naar het effect van enkele sedert 1972 toegepaste beheersmaatregelen, waaronder beweiding door schapen, op een grasland- en heidevegetatie in het Drentsche A-gebied. Groningen. Doct. verslag.

16. Fenner, M.,1985. Seed ecology. Chapman and Hall, London.

17. Freedman, B., Hill, N., Svobo-a, J. & Henry, G.,1982. Seed banks and seedling occurence in a high Arctic oasis at Alexandra Fjord, Ellesmere Island, Canada. Can. J. Bot. 60, 2112-2118.

18. Freeland, P.W.,1976. Tests for the viability of seeds. J. of Biol. Ed. 10, 57-64.

19. Green, D.S.,1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. Oecologia(Berl.) 56, 356-358.

20. Grime, J.P.,1979. Plant strategies & Vegetation processes, John Wiley & Sons, Chichester.

21. Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J., Band, S.R., Mowforth, M.A.G., Neal, A.M. & Shaw, S.,1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. J. Ecol. 69, 1017-1059.

22. Harper, J.L.,1977. Population biology of plants. Academic Press, London.

23. Held, J.J. den & Held, A.J. den,1980[4]. Beknopte handleiding voor vegetatiekundig onderzoek. K.N.N.V., nr. 97.

24. Hill, M.O. & Stevens, P.A.,1981. The density of viable seed in soils of forest plantations in upland Britain. J. Ecol. 69,693-709.

25. Hofman, R. & Griffioen, C.,1980. Het zaadkapitaal onder enkele graslanden in Zd-Limburg (Gerendal). Utrecht, Doct. verslag.

26. Hoogveld, J. & Muller, H.J.,1985. Zaadkapitaal en kieming en vestiging van ingezaaid zaad in vijf graslanden bij het Anloër Diepje. Groningen, Doct. verslag.

27. Howe, C.D. & Chancellor, R.J.,1983. Factors affecting the viable seed content of soils beneath lowland pastures. J. Appl. Ecol. 20, 915-922.

28. Hutchings, M.J.,1986[2]. Plant population biology. In: Methods in plant ecology (Ed. by Moore, P.D. & Chapman, S.B.),pp. 377-435.

29. Janzen, D.H.,1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution 23, 1-27.

30. Janzen, D.H.,1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. Am. Nat. 123, 338-353.

31. Kellman, M.1978. Microdistribution of viable weed seed in two tropical soils. J. Biography 5, 291-300.

32. Kjellsson, G.,1985a. Seed fate in a population of Carex pilulifera L. 1. Seed dispersal and ant-seed mutualism. Oecologia(Berl.) 67, 416-423.

33. Kjellsson, G.,1985b. Seed fate in a population of Carex pilulifera L. 11. Seed predation and its consequences for dispersal and seed bank. Oecologia(Berl.) 67, 424-429.

34. Klinkhamer, P.G.L., Jong, T.J. de & Meijden, E. van der,1985. Over 'eenjarige' en 'tweejarige' planten. Gorteria 12, 143-150.

35. Kruijne, A.A. & Vries, D.M. de,1978[6]. Vegetatieve herkenning van onze graslandplanten. H. Veenman & Zonen B.V., Wageningen.

36. Londo, G.,1976. The decimal scale for releves of permanent quadrats. Vegetatio 33, 61-64.

37. Major, J. & Pyott, W.T.,1966. Burried, viable seeds in two California buchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. Vegetatio Acta Geobotanica 8, 253-282.

38. McGraw, J.B.,1980. Seed bank size and distribution of seeds in cotton-grass tussock tundra, Eagle Creek, Alaska. Can. J. Bot. 58, 1607-1611.

39. McRill, M. & Sagar, G.R.,1973. Earthworms and seeds. Nature 243, 482.

40. Meijden, R. van der, Weeda, E.J., Adema, F.A.C.B. & Joncheere, G.J. de, 1983. Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.

41. Mittelbach, G.G. & Gross, K.L.,1984. Experimental studies of seed predation in old-fields. Oecologia(Berl. 65, 7-13.

42. Moore, J.M. & Wein, R.W.,1977. Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. Can. J. Bot. 55, 2408-2412.

43. Ødum, S.,1978. Dormant seeds in Danish ruderal soils: an experimental study of relations between seed bank and pioneer flora. The Royal Vet. & Agric. Univ., Hørsholm.

44. Oomes, M.J.M. & Ham, M.,1983. Some methods of determining the seed bank. Acta Bot. Neerl. 32, 244.

45. Peart, D.R. & Foin, T.C.,1985. Analysis and prediction of population and community change: a grassland case study. In: The population structure of vegetation 3 (Ed. by White, J.),pp. 313-329. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

46. Pfadenhauer, J. & Maas, D., in druk. Samenpotential in Niedermoorböden des Alpenvorlandes bei Grünlandnützung unterschiedlicher Intensität. Flora.

47. Rabinowitz, D.,1981. Burried viable seeds in a north Americal tall-grass prairie: the resemblance of their abundance and composition to dispersing seeds. Oikos 36, 191-195.

48. Randall, M.G.M.,1986. The predation of predispersal Juncus squarrosus seeds by Coleophora alticollela (Lepidoptera) larvae over a range of altitudes in Nothern England. Oecologia(Berl.) 69, 460-465.

49. Roberts, E.H.,1972. Dormancy: a factor affecting seed survival in soil. In: Viability of seeds (Ed. by Roberts, E.H.),pp. 321-359. Syracuse University Press, Syracuse.

50. Roberts, H.A.,1981. Seed banks in soils. Adv. Appl. Biology 6, 1-55.

51. Roberts, H.A. & Feast, P.M.,1972. Emergence and longevity of seeds of annual weeds in cultivated and undisturbed soil. J. Appl. Ecol. 10, 133-143.

52. Sagar, G.R. & Mortimer, A.M.,1976. An approach to the study of the population dynamics of plants with special reference to weeds. Appl. Biol. 1, 1-47.

53. Salisbury, E.J.,1961. Weeds and Aliens. Collins, London.

54. Schenkeveld, B. & Verkaar, D.,1984. On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands. Utrecht, Diss.

55. Schneider, R.L. & Sharitz, R.R.,1986. Seed bank dynamics in a southeastern riverine swamp. Am. J. Bot. 73, 1022-1030.

56. Sheldon, J.C. & Burrows, F.M.,1973. The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected Compositae in steady winds with convection. New Phyt. 72, 665-675.

57. Silvertown, J.W.,1982. Introduction to plant population ecology. Longman, London.

58. Silvertown, J.W.,1984. Phenotypic variety in seed germination behavior: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. Am. Nat. 124, 1-16.

59. Soriano, A., Zeiger, E., Servy, E. & Suero, A.,1968. The effect of cultivation on the vertical distribution of seeds in the soil. J. Appl. Ecol. 5, 253-257.

60. Stergios, B.G.,1976. Achene production, dispersal, seed germination and seedling establishment of Hieracium auranthiacum in an abondened field community. Can. J. Bot 11, 1189-1197.

61. Thompson, K.,1978. The occurence of burried viable seeds in relation to environmental gradients. J. Biogr. 5, 425-430.

62. Thompson, K.,1986. Amall-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. J. Ecol. 74, 133-138.

63. Thompson, K. & Grime, J.P.,1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. J. Ecol. 67, 893-921.

64. Vegte, F.W. van der,1978. Population differentiation and germination ecology in Stellaria media (L.) Vill. Oecologia(Berl.) 37, 231-245.

65. Venable, D.L. & Levin, D.A.,1985. Ecology of achene dimorphism in Heterotheca latifolia. 1. Achene structure, germination and dispersal. J. Ecol. 73, 133-145.

66. Villiers, T.A.,1975. Dormancy and the survival of plants. Studies in Biology no. 57. Butler & Tanner Ltd, Frome and London.

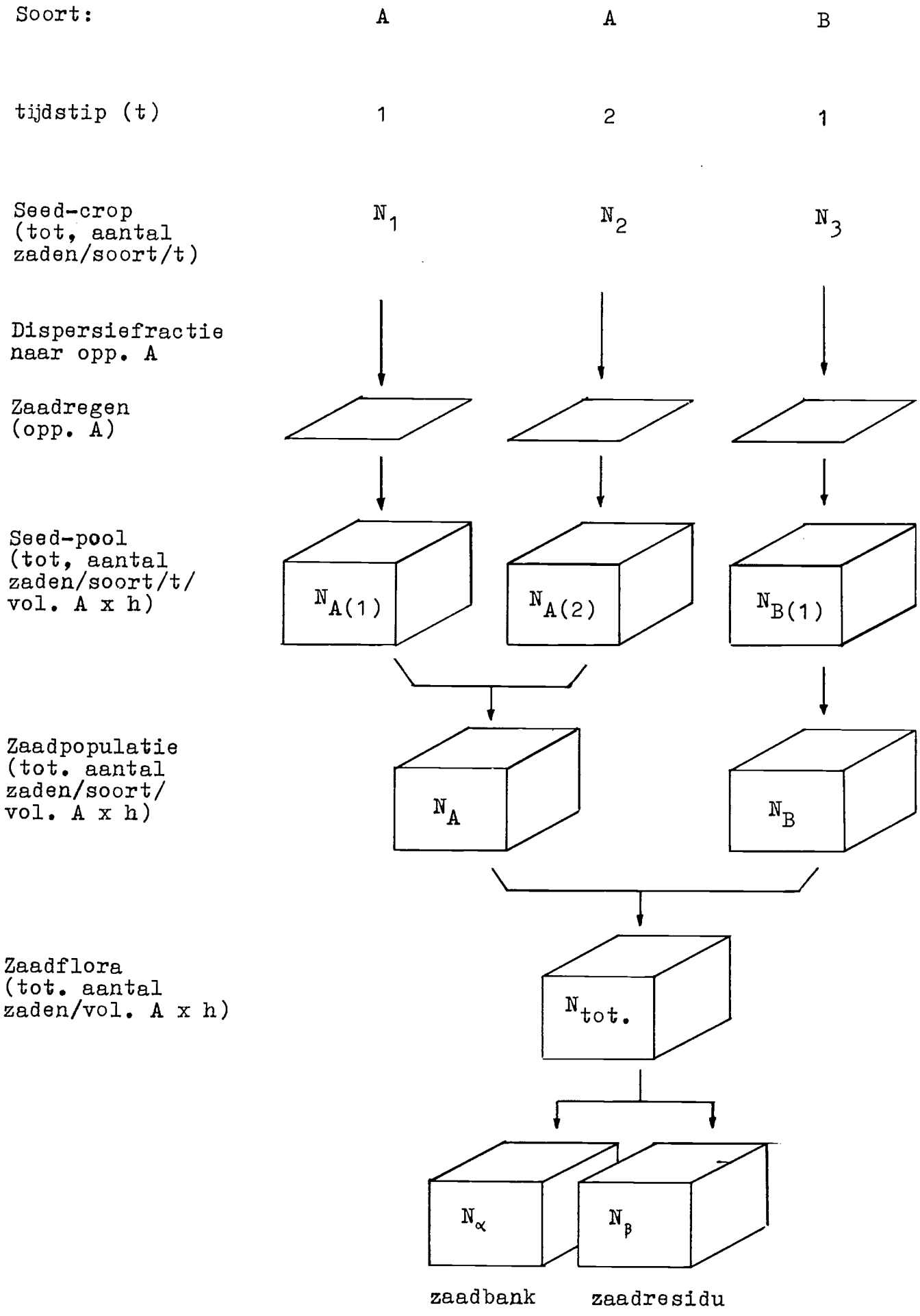
67. Vreugdenhil, B. & Wieren, S. van,1976. De veranderingen in de vegetatie na drie jaar maaien en beweiden op het 'Westerholt'. Groningen, Doct. verslag.

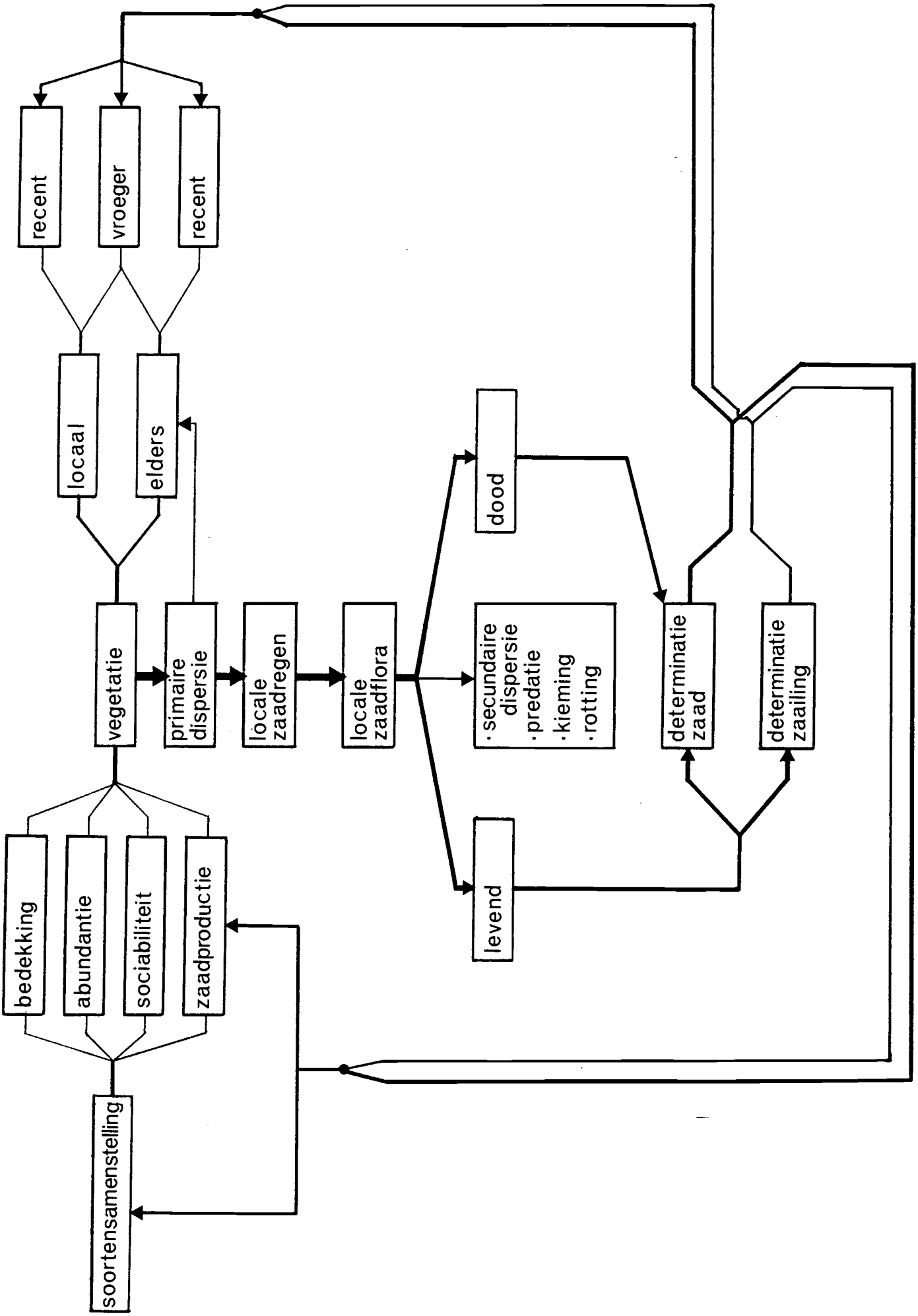
68. Weinreich, H.,1980. Zaadkapitaal en vegetatie. Groningen, colloquium.

69. Werner, P.A.,1975. A seed trap for determining patterns of seed deposition in terrestrial plants. Cn. J. Bot. 53, 810-813.

70. Williams, E.D.,1984. Chnages during 3 years in the size and composition of the seed bank beneath a long-term pasture as influenced by defoliation and fertilizer regime. J. Appl. Ecol. 21, 603-615.

71. Zeist, C. van,1978. De invloed van het maaitijdstip op de vegetatieve en generatieve vermeerdering van graslandplanten, en op de samenstelling van de vegetatie. Centrum voor agrobiologisch onderzoek. Intern rapport.


Soort:
A
A
B
tijdstip (t)
1
2
1
Seed-crop (tot, aantal zaden/soort/t)
N_1
N_2
N_3
Dispersiefractie naar opp. A
Zaadregen (opp. A)
Seed-pool (tot, aantal zaden/soort/t/ vol. A x h)
$N_{A(1)}$
$N_{A(2)}$
$N_{B(1)}$
Zaadpopulatie (tot. aantal zaden/soort/ vol. A x h)
N_A
N_B
Zaadflora (tot. aantal zaden/vol. A x h)
$N_{tot.}$
N_α
N_β
zaadbank
zaadresidu


recent
vroeger
recent
locaal
elders
vegetatie
primaire dispersie
locale zaadregen
locale zaadflora
dood
·secundaire dispersie
·predatie
·kieming
·rotting
levend
determinatie zaad
determinatie zaailing
bedekking
abundantie
sociabiliteit
zaadproductie
soortensamenstelling

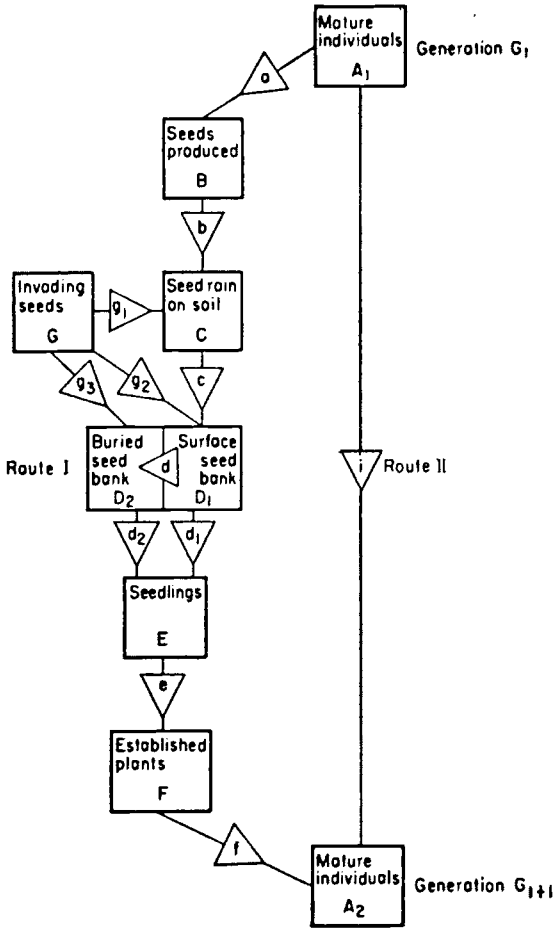
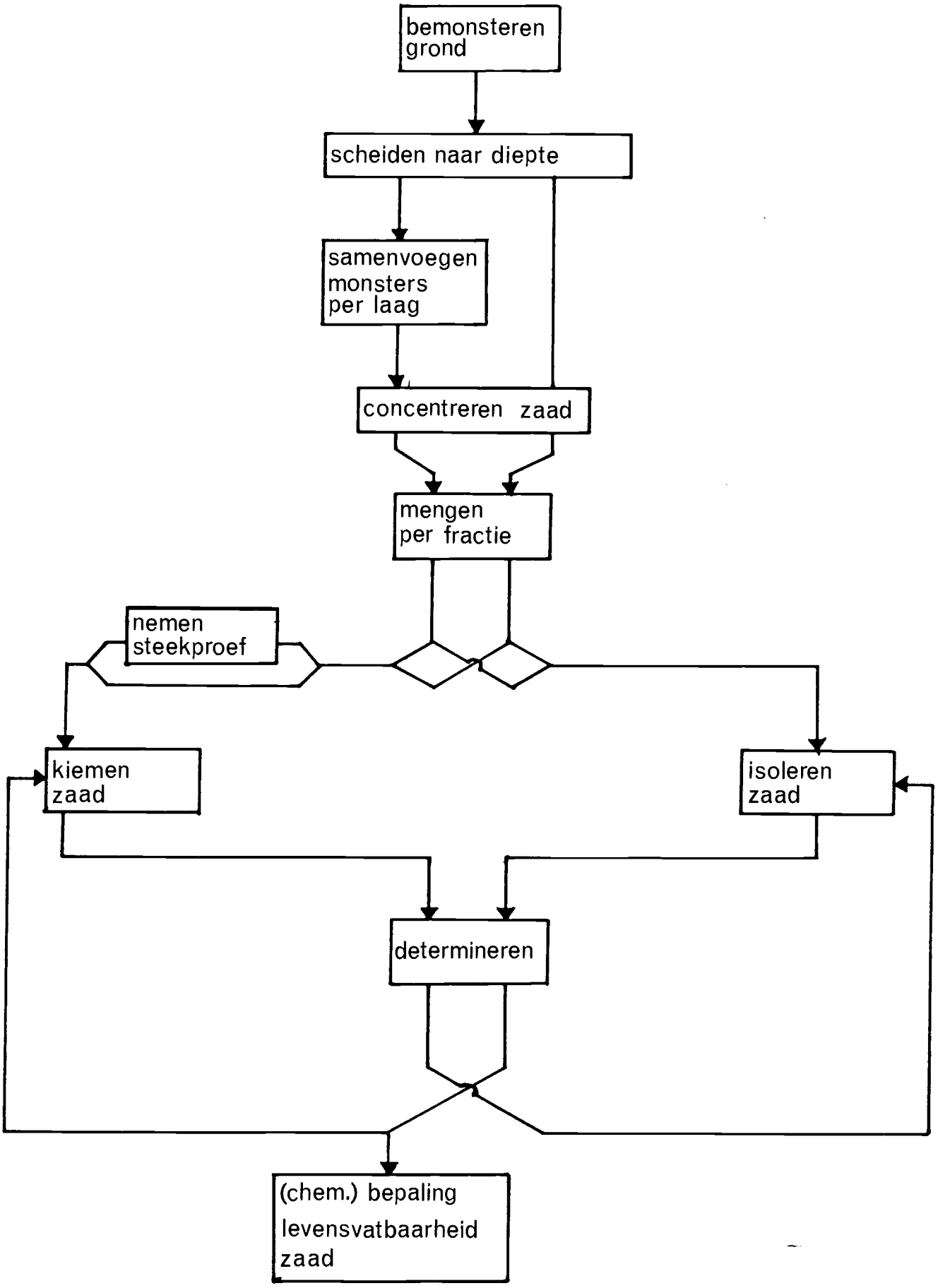
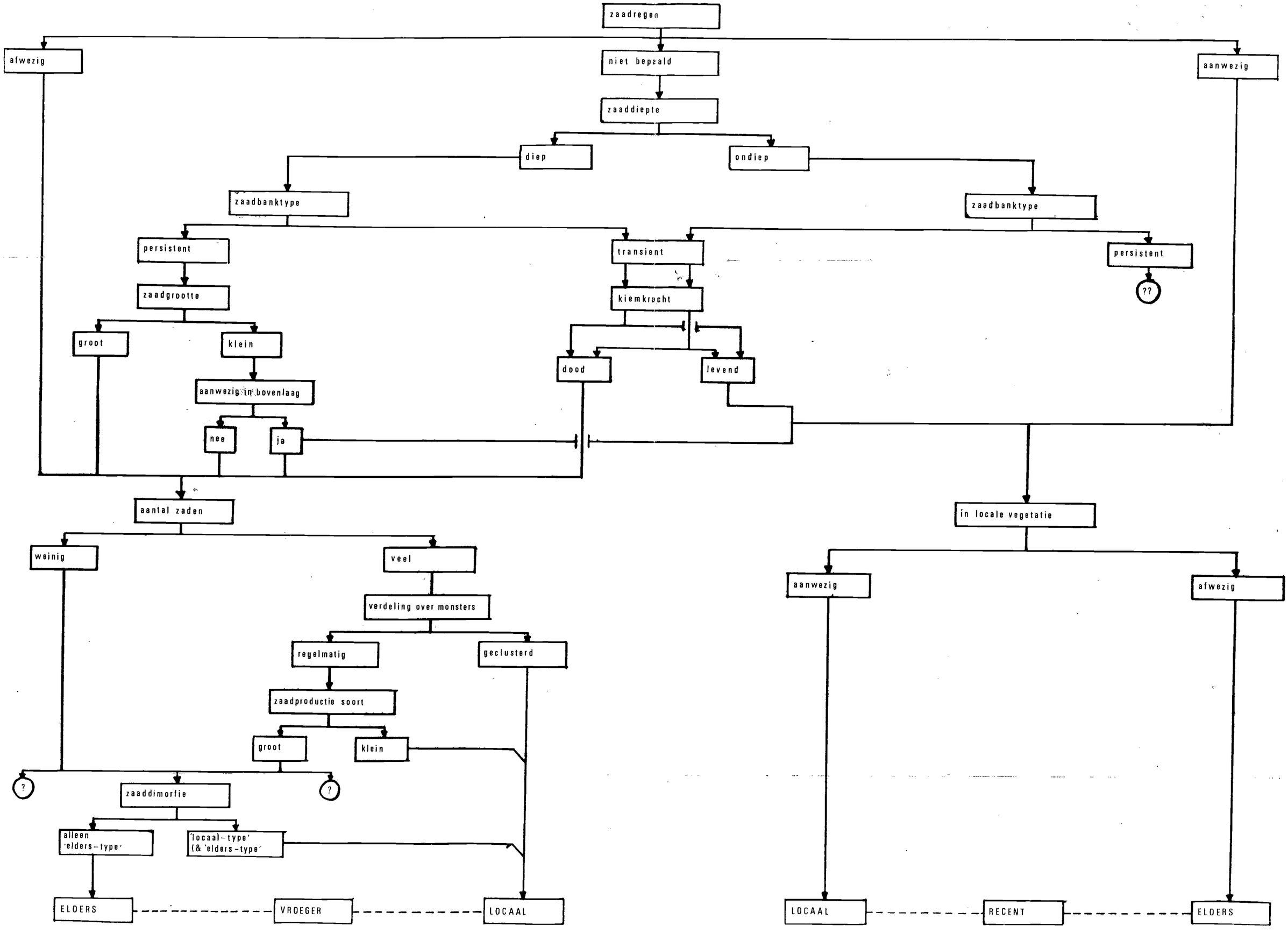


FIG. 5. The generalized life-table for a higher plant species which does not have ramet reproduction.

(Uit: Sagar & Mortimer, 1976).


bemonsteren grond
scheiden naar diepte
samenvoegen monsters per laag
concentreren zaad
mengen per fractie
nemen steekproef
kiemen zaad
isoleren zaad
determineren
(chem.) bepaling levensvatbaarheid zaad


zaadregen
afwezig
niet bepaald
aanwezig
zaaddiepte
diep
ondiep
zaadbanktype
zaadbanktype
persistent
transient
persistent
??
zaadgrootte
kiemkracht
groot
klein
dood
levend
aanwezig in bovenlaag
nee
ja
aantal zaden
in locale vegetatie
weinig
veel
aanwezig
afwezig
verdeling over monsters
regelmatig
geclusterd
zaadproductie soort
groot
klein
?
?
zaaddimorfie
alleen 'elders-type'
'locaal-type' (& 'elders-type'
ELOERS
VROEGER
LOCAAL
LOCAAL
RECENT
ELOERS

Bijlage 6.

Overzicht van zaadgrootte en zaadbanktype van hoofdzakelijk grasland-soorten.

De lijst komt overeen met de soortenlijst van Kruijne & De Vries (1978) en is verder aangevuld met een aantal soorten waarvan in literatuur melding wordt gemaakt van het zaadbanktype.
De afmetingen van het zaad zijn uitgedrukt in mm en zijn overgenomen van Brouwer & Stählin (1955) met betrekking tot de lengte, breedte en dikte en van Grime et al. (1981) met betrekking tot lengte en breedte.
In beide publicaties wordt niet vermeld op hoeveel metingen de opgegeven waarden betrekking hebben. Brouwer & Stählin geven meestal de spreiding weer van de metingen, terwijl Grime et al. één gemiddelde waarde vermelden. De meetwaarden van Grime et al. zijn in de tabel onderstreept en zijn meestal iets groter dan die van Brouwer & Stählin.
Bij met name grassen en composieten zijn de afmetingen vaak in twee regels opgegeven: de bovenste regel heeft betrekking op het zaad zonder additieve structuren als snavels, pappus en kafnaalden; bij de onderste regel zijn deze structuren wel bij de metingen betrokken.
Het zaadbanktype is aangegeven met "T"(=transient) en "P"(=persistent).
De nummers tussen haakjes verwijzen naar de hieronder staande literatuur, waarin van het zaadbanktype melding wordt gemaakt.

1 Bakker (1983)
2 Brandsma & Bakker (1985)
3 Brandsma (1984)
4 Thompson & Grime (1979)
5 Grime (1979)
6 Roberts (1981)
7 Grime et al. (1981)
8 Hofman & Griffioen (1980)
9 Van der Vegte (1978)
10 Kjellsson (1985b)
11 Ter Borg (1985)
12 Pfadenhauer & Maas (in druk)
13 Hoogveld & Muller (1985)

Soort:	lengte:	breedte:	dikte:	zaadbanktype:
Achillea millefolium	1.5-2(-2.05)	0.8(-1.05)	0.3	
Achillea ptarmica	1.3-1.8	0.6-0.8	0.3	
Acorus calamus				
Agrostis canina	0.8-1	0.2	0.2	P(4)
	1.3-1.6(-1.7)	0.2-0.3(-0.35)	0.2-0.3	
Agrostis capillaris				
	1.5-1.8(-1.85)	0.3-0.4(-0.5)	0.3-0.4	P(2,4)
Agrostis stolonifera				
	1.5-1.8-2	0.3-0.4(-0.46)	0.3-0.4	P(2)
Ajuga reptans	2.1	1.4	1.4	
Allium vineale	5-10	2-5	2-5	
Alopecurus bulbosus				
Alopecurus geniculatus	1.5	1	0.8	P(1)
	2.5-3.3	1.2-1.5	0.8	
Alopecurus pratensis	2	1-1.5	0.3-0.4	
	5-6	2-2.5	0.3-0.6	
Angelica sylvestris	3.5-5	3-4	0.5	
Anthox. odoratum	1-1.5	0.5-0.7	0.3	T(1,12,13)/P(3,4,5)
	1.5-2	0.6-0.8	0.3-0.4	
Anthriscus sylvestris	(3.40-)5.5-8	1-1.2(-1.35)	1	T(5,6)
Armeria maritima	2	1	1	T(4)
	5-6	1(-1.3)	1	
Arrhenat. elatius	4-5	1.5	1.5	
	8-9(-10.75)	(1.8-)2	2	
Artemisia maritima				
Aster tripolium				
Bellis perennis	1-1.8	0.5-1	0.2	T(13)/P(2)

Briza media	1.5-1.5	1	0.2-0.5	T(4)
	2.5-3	2.5-3	0.2-0.4	
Bromus erectus	7-9	1.5-2.5	0.5-0.7	T(4)
	9-11(-17.45)	1.5-2.2	1-1.2	
Bromus hordeaceus	6	2	1	T(4,6)
	6-8-9	2-3	1.2-1.8	
Bromus inermis	7-8	1.5-1.8	0.3-0.5	
	10-12-13	1.5-3	1	
Bromus recemosus	7	2	0.6-0.8	
	7-8-9(-14.45)	2-3	1.2-1.6	
Calamagrostis can.				
Callitriche sp.				P(1)
Calluna vulgaris	(0.68-)1-1.2	0.2-0.3(-0.46)	0.2-0.3	P(2,4)
Caltha palustris	2-3	0.8-1(-1.3)	0.8-1	T(1)
Campanula rotund.	0.7-1(-1.15)	0.5-0.7	0.3-0.4	P(4,5)
Capsella b-p.	0.9-1	0.3-0.5	0.3	
Cardamine pratensis	1.70	1.15		T(2)
Carex disticha				
Carex flacca	2.55	1.45		
Carex hirta				
Carex hostiana				
Carex nigra	2.65	1.95		P(2)
Carex pallescens				
Carex panicea	(1.55-)2.5	(0.85-)1.5-2	1.5-2	
	3.5-4	1.5-2	1.5-2	
Carex pilulifera				P(10)
Carex riparia				
Carex spicata				
Carum carvi	3.5-7	0.7-1.2	0.7-1.2	
Centaurea jacea	2.5-3.5	1.2-1.7	0.8-1.2	

Soort:	lengte:	breedte:	dikte:	zaadbanktype:
Cerastium arvense	0.5-0.7	0.5-0.7	0.5	
Cerastium fontanum	0.91	0.75		T(1,13)/P(2,3,4)
Cichorium intybus	2-3	1-1.5	0.6-1	
Cirsium arvense	1.7-2-3-3.9(-14.35)	0.7-1.3(-1.55)	0.5-0.8	
Cirsium sissectum				
Cirsium palustre	3.1-3.6(-12.65)	1.1-1.3(-1.55)	0.4-0.9	P(2,4)
Cirsium vulgare	3-4(-25.95)	1.2-1.8	0.8-1.2	
Colchicum autumnale	2-3	2-3	2-3	
Convolvulus arvense	3-4	2-3	2-2.5	
Crepis biennis	4-6	0.5-0.8	0.5-0.7	
Cynodon dactylon	1	0.8-1	0.4	
Cynosurus cristatus	2	0.7-0.8	0.7-0.8	T?(13)
	3-3.5-4	0.7-1	0.7-1	
Dactylus glomerata	2-3	0.8	0.8	T(4,6,8)
	4-5-7	1-1.5	0.2-0.8	
Danthonia decumbens	4.5-5.2	1.5-1.8	0.8-1.2	
Daucus carota	2-3.5(-4)	(1-)1.5-2	0.8-1	
Deschampsia caesp.	1.5			P(4,5)
	2-2.6(-2.85)	0.7(-0.85)	0.7	
Eleocharis palustris	2.40	1.45		
Elymus pycnanthus				
Elymus repens	5	1-1.5	0.8-1.5	
	9-15	1-1.8	1-1.7	
Epilobium palustre	7.30	0.50		P(2)
Erica tetralix	0.44	0.30		P(2)
Eriophorum angustif.	60.50	1.35		
Eryngium campestre	3-3.5	1	0.5	

Euphorbia esula				
Festuca arundinacea	3-4	1-1.5	1	
	6-9	1.4-1.8	1-1.5	
Festuca ovina				T(4,6)
Festuca pratensis	3.5-3.8	1.2-1.5	0.6-0.8	T(4,6,12,13)
	5-7(-7.45)	1.2-1.6	0.8-1	
Festuca rubra	4	1	0.5	T(4)
	4-6(-7.30)	0.8-1.2	0.5-0.8	
Filipendula ulmaria	2-3(-4.20)	1.2-1.5(-1.90)	0.3-0.4	
Galium mollugo	1-1.5	1-1.1(-1.25)	1-1.1	
Galium palustre	1.65	1.50		P(4)
Galium saxatile	1.50	2.20		P(4)
Galium uliginosum				
Galium verum	1-1.5	1(-1.40)	1	
Gentiana pneumon.				
Geranium molle	1.2-1.5(-1.85)	1(-1.45)	1	
Glaux maritima				
Glechoma hederacea	1.3-1.4(-1.90)	0.6-0.7(-1.10)	0.4-0.5	
Glyceria fluitans	2.5-3	1-1.2	0.8-0.9	P(1)
	5-6-7	1-1.5(-1.55)	1-1.5	
Glyceria maxima				
Gnaphalium uliginosum	0.5-0.7	0.1	0.1	P(1)
Heracleum sphondylium	8-11	6-9	0.5-1	T(4)
Hieracium pilosella	1.5-2	0.3-0.5	0.3-0.5	
	7.65	0.50		
Hierochloë odorata				
Holcus lanatus	2-3	0.7-1	0.7-1	T(1,13)/P(2,3,4,5)
	4-5	(1.95-)2	0.6-0.8	
Holcus mollis	2-3	0.7-1	0.7-1	
	4-5	(1.95-)2	0.6-0.8	

Soort:	lengte:	breedte:	dikte:	zaadbanktype:
Hordeum murinum	4-5	1.3	1	T(4,5)
	6(-37.75)	0.8-1.5(-2.70)	0.6-0.8	
Hordeum secalinum				
Hydrocotyle vulgaris	1.6-1.8	0.8-1.2	0.1-0.2	
Hypochaeris radicata	3-4	0.4-0.7(-0.75)	0.3-0.5	T(2)
	13.70			
Impatiens glandulifera	3-4(-4.75)	2-3.2(-3.45)	1.5-2	T(5)
Iris pseudacorus	5-7(-8.40)	5-7	2-2.5	
Juncus articulatus	0.70	0.33		P(4,5)
Juncus bufonius	0.2-0.4(-0.60)	0.2-0.3(-0.35)	0.2-0.3	P(1)
Juncus conglomaratus	0.5-0.8	(0.25-)0.4-0.5	0.2-0.3	
Juncus effusus	0.2-0.3(-0.52)	0.1-0.2(-0.25)	0.1-0.2	T(13)/P(1,4)
Juncus gerardii				
Juncus squarrosus	0.2-0.6	0.2-0.3	0.2-0.3	P(1)
Knautia arvensis	3.5-6	2-3.2	1-2	
Lathyrus palustris				
Lathyrus pratensis	2.5-3.5	2-3	2-2.5	
Leontodon autumnalis	3.5-5.5	0.3-0.6(-0.80)	0.2-0.5	T(2)
	9.75			
Leontodon hispidus	5-8	0.5-0.9(-0.95)	0.3-0.5	
	12.45			
Leontodon saxatilis				
Leucanthemum vulgare	1.8-2.5	0.5-0.8	0.5-0.8	
Linum catharticum	1-1.5	0.6-0.8(-0.85)	0.1-0.2	
Lolium multiflorum	3.7-4	1.4	0.7	T(4,6)
	5-7	1.2-1.5	0.7-0.9	
Lolium perenne	3.5-4	1.3-1.5	0.7-0.8	T(4,5,6)

Lotus corniculatus	1-1.5-1.8(-1.85)	1-1.3(-1.5)	1-1.2	
Lotus uliginosus	0.7-1(-1.13)	0.7-1	0.7-1	T(2)
Luzula campestris	1.2-1.5(-1.65)	0.8(-1.05)	0.8	
Lychnis flos-cuculi	0.6-0.7(-0.88)	0.6-0.7(-0.75)	0.2-0.3	T(1)
Lycopus europaeus	1.2-1.5	0.8-1(-1.25)	0.4-0.5	
Lysimachia nummularia	1-1.5	1-1.5	0.5-0.8	
Lythrum portula				P(1)
Lythrum salicaria	0.6-1(-1.15)	0.2-0.3(-0.50)	0.2-0.3	
Medicago lupulina	1.2-1.8	0.8-1.2	0.8-1.2	
	2-2.5(-2.85)	1.8-2(-2.40)	1-1.3	
Medicago sativa	2-2.5	1.2-1.4	1-1.1	
		3-5		
Mentha aquatica	1.05	0.60		
Mantha arvensis	0.7-0.9(-1.00)	0.5-0.7(-0.90)	0.5-0.7	
Molinia caerulea	1.5-2.5	0.6-0.8	0.6-0.8	T(12)
	3-4.5	0.8-1(-1.10)	0.8-1	
Montia fontana				P(1)
Myosotis laxa	1.55	1.30		
Myosotis palustris	1.95	1.20		
Nardus stricta	3-4	0.5	0.5	
	7-9(-10.40)	0.7(-0.85)	0.7	
Ononis spinosa	2-2.6	2-2.4	1.2-1.4	
Ornithogalum umbellatum				
Pastinaca sativa	5-8	4-5	0.5-0.6	
Peucedanum carvi				
Phalaris arundinacea	1.5	1	0.7	
	3-4(-4.15)	1-1.3	0.5-0.8	
Phleum pratense	1.5	1	1	
	1.5-2(-2.25)	1(-2)	1	
Phragmites australis				

Soort:	lengte:	breedte:	dikte:	zaadbanktype:
Pimpenella saxifraga	2.65	1.65		T(4,6?)
Plantago coronopus	1-1.3	0.5-0.8	0.3-0.4	
Plantago lanceolata	2.5-3(-3.55)	1.2-1.5(-1.75)	0.6-0.8	T(1,12,13)/P(4,5)
Plantago major	0.8-1.5-2.0(-3.09)	0.5-1(-1.82)	0.4-0.5	P(2)
Plantago maritima				
Plantago media	1.3-2.0-3.0	0.8-1.2	0.6-0.8	
Poa annua	1.7-2	0.8	0.8	P(2,4)
	2.2-3(-4)	0.6-1	0.5-0.8	
Poa nomoralis	1.5	0.5	0.5	
	2.5-2.7-3	0.5-0.8		
Poa palustris	1.5	0.5	0.5	
	2-2.2-2.7	0.7	0.4	
Poa pratensis				P(2)
	2.2-3(-3.50)	0.6-0.8(-0.95)	0.3-0.6	
Poa trivialis				T(12)/P(2,4)
	2-2.8(-3.25)	0.4-0.6(-0.90)	0.4-0.6	
Polygala vulgaris	2-2.5	0.8-1.4(-1.5)	0.7	
Polygonum amphibium				
Polygonum aviculare	2.5-3(-3.75)	1.2-1.6(-2.10)	1.2-1.6	
Polygonum hydropiper	2.5-3.5	1.5-2	0.8-1.5	
Polygonum mite				P(1)
Polygonum persicaria	2-2.5(-3.20)	1.5-1.8(-2.30)	0.6-0.8	P(2)
Potentilla anglica				
Potentilla anserina	1.4-1.6	1-1.2	0.9-1	
Potentilla erecta	1.55	1.05		P(4,5)
Potentilla palustris				
Potentilla reptans	0.8	0.5	0.5	

Prunella vulgaris	1.5-1.8(-2.00)	0.9-1.2	0.7-0.9	T(2)
Puccinellia distans	1.5			
	2-2.5	0.5-0.7(-0.75)	0.3-0.5	
Puccinellia maritima	1.5			
	3-4	0.5-0.7	0.3-0.5	
Pulicaria dysenterica	1-1.2	0.2-0.8	0.2-0.8	
	9.70			
Ranunculus acris	2-3	1.5-2.2	0.5-0.7	T(3,13)
Ranunculus ficaria				
Ranunculus flammula	1.75	1.15		T(1;13)
Ranunculus repens	2.3-2.8(-3.85)	2-2.5	0.7-0.9	T(1,11,13)/P(5)
Rhinathus angustifolius				T(1,11,13)/P(11)
Rhinathus minor	4.5-5	2.8-3.5(-3.75)	0.6	P(11)
Rorippa amphibia				
Rorippa palustris				
Rumex acetosa	(1-)1.5-2.2(-3.50)	0.8-1.5(-2.25)	0.8-1.5	P(2)
Rumex ecetosella	0.8-1.1(-1.55)	0.8-1	0.8-1	
Rumex crispus	2.5-3(-3.15)	1.5-2(-2.65)	1.5-2	P(6)
Rumex obtusifolius	2-2.5(-3.70)	1-1.3(-3.15)	1-1.3	
Rumex thyrsiflorus				
Sagina procumbens	0.50	0.25		P(1)
Salix cinerea				
Salix repens				
Sanguisorba minor	3.5	2-3	2-3	
Sanguisorba officinalis	2.8-3	1.2-1.6	1.2-1.6	
Sedum acre	0.5-0.8(-0.85)	0.2-0.3(-0.45)	0.2-0.3	
Senecio aquaticus				
	2.30	0.85		
Spergularia maritima	1-1.2	1-1.2	0.2	

Soort:	lengte:	breedte:	dikte:	zaadbanktype:
Spergularia salina				
Stellaria graminea	0.5-0.8	0.5-0.8	0.2-0.4	
Stellaria media	0.9-1.2(-1.30)	0.8-1.2	0.5-0.6	T(9)/P(5,9)
Stellaria palustris	1.45	1.25		
Stellaria uliginosa				T(13)/P(1)
Succisa pratensis	3.5-5	1(-1.60)	1	
Symphytum officinale	2.5-3	4-5	2.5-3	
Tanacetum vulgare	1.4-1.8(-2.30)	(0.75-)0.1-0.4	0.1-0.4	
Taraxucum sp.	3.5-4	0.9-1.1(-1.35)	0.4-0.6	
	18.70			
Thalictrum flavum				
Tragopogon pratense	12-15	1-1.5(-1.85)	1-1.5	
	45.04			
Trifolium campestre	1-1.3(-1.40)	0.7-0.8(-0.90)	0.6	
Trifolium dubium	1-1.3	0.7-0.8	0.6-0.7	P(6)
Trifolium fragiferum	1.2-1.6	1.2	0.8-1	
Trifolium hybridum	1-1.3	1-1.3	0.7-0.9	
Trifolium pratense	1.5-2.3	1-1.5	1-1.1	
Trifolium repens	1-1.5	0.9-1.1	0.7-0.8	P(2,4)
Triglochin maritima	4-6	0.8-1	0.8-1	
Triglochin palustris				
Trisetum flavescens	2-2.5	0.5	0.2	
	4-5	0.7-0.9	0.3	
Urtica dioica	1-1.1(-2.00)	0.5-0.8(-1.35)	0.2-0.4	T(13)/P(2,4)
Urtica urens	1.8-2(-2.12)	1.2(-1.50)	0.3-0.5	
Valeriana dioica	2.5-3	1.5-2	0.5	
Valeriana officinalis	3	1.5	0.4	

Veronica arvensis	0.8-1(-1.12)	0.5-0.7(-0.81)	0.2-0.3	
Veronica chamaedrys	1.30	0.95		
Veronica officinalis	1-1.2(-1.25)	0.8-1(-1.05)	0.2-0.3	
Veronica serpyllifolia	0.7-0.9	0.3-0.4	0.1-0.2	P(2)
Vicia cracca	2.8-3.5	(2.60-)2.8-3.5	2.8-3.5	
Viola canina	2-2.2	1.1-1.3	1.1-1.3	
Viola palustris	2.10	1.15		T(4)