D 224
dl. 3
III

Henk Reitsema

Oekologie en beheer van Phyteuma nigrum F.W.Schmidt en Phyteuma spicatum L. in het gebied van de Drentsche Aa

Deel III

Inhoud

Hoofdstuk		pag.
III	Experimenteel onderzoek	122
IV	Vergelijking tussen Phyteuma nigrum en P.spicatum van de Drentsche Aa	187
V	Samenvatting en diskussie	188
	Tabellen en figuren van hoofdstuk III na pag.	190

[illegible]
Ke[illegible] 14
9750 AA HAREN (Gn.)

Phyteuma nigrum Schmidt

HOOFDSTUK III

Experimenteel onderzoek.

Inhoud.

	pag.
IIIa. Inleiding	123
b. Kiemproeven	124
c. Invloed van lichtintensiteit op kieming en ontwikkeling van kiemplanten	151
d. Zaaiproeven	175
e. Plantproeven	182
f. Discussie	184
g. Literatuur	186

Hoofdstuk III

Experimenteel onderzoek.

IIIa.Inleiding.

Ter aanvulling van het beschrijvend veldonderzoek is enig experimenteel onderzoek verricht in het onderzoeksgebied en in laboratorium en proeftuin te Haren.

Het onderzoek naar de oekologie van Phyteuma richt zich op de verschillende stadia van de levenscyclus:

A.Het stadium van disseminatie.Hoe vindt de verspreiding plaats van Phyteuma zaad en hoe groot is de verspreidingskapaciteit?

B.Het kiemingsstadium.Welke faktoren zijn voor de kieming van belang?Indien een bepaald milieu gunstige voorwaarden biedt voor kieming:is dit milieu bereikbaar voor Phyteuma_zaad?

C.Kiemplant- en jeugdstadium.Biedt een bepaald milieu,waarin Phyteuma zaad kan ontkiemen,aan de kiemplanten mogelijkheden zich verder te ontwikkelen tot grotere planten?Welke faktoren spelen hierbij een rol?

D.Voortplantingsstadium.Welke faktoren bepalen,dat Phyteuma planten tot bloei geraken?Waardoor wordt de vitaliteit en de grootte van de zaadproduktie bepaald?

ad A.Volgens Hegi (1916,zie Hoofdstuk I) worden de kleine,lichte zaden gemakkelijk door de wind verspreid.Maar gezien het feit,dat de bloeistengels vrijwel gelijktijdig met het rijpen van het zaad afsterven en omvallen, is de verspreidingskapaciteit waarschijnlijk zeer beperkt.Aan dit aspekt is geem experimenteel onderzoek verricht.

ad B-D.Vanuit de onder B genoemde vraagstelling is in de eerste plaats kiemingsonderzoek verricht in het Laboratorium voor Planten Oekologie te Haren.Onderzocht is met name de invloed van temperatuur en voorts die van vochtigheid en lichtintensiteit op de kieming van zaad van Phyteuma nigrum en P.spicatum.

Voorts zijn zaaiproeven verricht in verschillende milieus in Drente en in de kas en proeftuin te Haren met in hoofdzaak zaad van Phyteuma nigrum.

De onder C genoemde vraagstelling komt behalve in deze zaaiexperimenten ook aan bod in een experiment waarin de invloed van lichtintensiteit op de ontwikkeling van kiemplanten van Phyteuma nigrum en P.spicatum is onderzocht.

Tenslotte is in aansluiting met de onder D genoemde vraagstelling een aantal jonge exemplaren van Phyteuma nigrum en P.spicatum uitgepoot in een aantal milieus in Drente en in de proeftuin te Haren.

In het experimentele onderzoek valt de nadruk op het stadium van kieming en kiemplant,ten dele omdat vermoed wordt,dat de oekologische eigenschappen van Phyteuma in deze stadia een zeer belangrijke rol spelen,anderzijds omdat de beschikbare tijd beperkt is.

Tevens wordt in dit onderzoek de nadruk gelegd op Phyteuma nigrum,enerzijds omdat over deze soort meer beschrijvende veldgegevens beschikbaar zijn, anderzijds omdat van deze soort meer zaad beschikbaar is.

Het experimenteel onderzoek is verricht in de periode april 1973 tot en met mei 1975.

IIIb.Kiemproeven.

Inhoud.

	pag.
Inleiding	126
Materiaal en methoden,algemeen	127
De experimenten-resultaten en konklusies	128
Exp.1-Door D.M.Pegtel met vers zaad verrichte proefnemeingen	128
1a-Kieming bij verschillende temperaturen direkt na de oogst	128
1b-Kieming bij 30/5 graden van zaad,dat gedurende 4,5 maanden na de oogst droog is bewaard bij 5 graden	128
1c-Kieming bij 30/5 graden van zaad,dat bij 5 graden vochtig is bewaard in perioden van verschillende lengte	129
Slotkonklusie experiment 1	130
Exp.2-Kieming bij verschillende temperaturen van zaad,dat langere tijd droog is bewaard	132
2a-Kieming bij 5,10,15,20,25,30,15/10,25/10,en 30/5 graden	132
Exp.3-Invloed van verschillende mate van koude stratifikatie bij 5 graden op de kieming bij verschillende temperaturen van zaad,dat geruime tijd droog is bewaard	134
3a-Invloed van 1 maand koude stratifikatie op de kieming bij konstante en wisseltemperaturen van zaad van verschillende ouderdom	134
3b-Invloed van 3 weken t/m 6 maand stratifikatie bij 5 graden op de kieming bij 25/10 van 1 1/2 jaar oud zaad	135
3c-Invloed van 2,4,6,en 8 weken stratifikatie bij 5 graden op de kieming bij 15/10 graden van zaad,dat op verschillende manieren is bewaard en van verschillende ouderdom is	136
Konklusie aangaande het effekt van koude stratifikatie	138
Exp.4-Invloed van verschillende mate van warme stratifikatie op de kieming bij 15 en 15/10 graden	139
4a-Invloed van 2,4,6,en 8 weken warme stratifikatie bij 30 graden op de kieming bij 15/10 graden	139
4b-Invloed van warme stratifikatie gedurende 3 maanden bij 20,25,of 30 graden op de kieming bij 15 graden van 1 1/2 jaar oud zaad,gedeeltelijk na koude stratifikatie	140
Konklusie aangaande het effekt van warme stratifikatie	141
Exp.5-Kieming bij afwisselend hogere temperaturen en 5 graden C van zaad van verschillende soort,voorbehandeling en ouderdom	142
Konklusie	
Exp.6-Invloed van verschillende omstandigheden op de kiemkapaciteit van vers zaad	143
6a-Invloed van verschillende behandelingen direkt na de oogst op de kiemkapaciteit bij 5 en bij 15 graden	143
6b-Invloed van 1 t/m 5 weken stratifikatie bij 5 graden op de kieming van 2,5 maand droog bij 5 graden bewaard zaad bij verschillende temperaturen	144
Konklusies 6a en 6b	
6c-Kiemkapaciteit van zaad uit zaadkoppen van verschillende kleur	145
Konklusie 6c	145
Exp.7-Invloed van bepaalde mate van uitdroging van geïnbibeerd zaadoop de kieming daarvan	146
7a-Kiemproeven in petrischalen,die kontinu vochtig zijn gehouden	146
7b-Invloed van uitdroging van geïnbibeerd zaad op de kiemkapaciteit	146

Inhoud (vervolg)

pag.

7b1-Invloed van 12 uur dehydratie op kieming van droog ingezet zaad na inbibitie van verschillende duur bij 15 graden 146

7b2-Invloed van 24 uur dehydratie op de kieming van warm gestratificeerd oud zaad na inbibitie van verschillende duur bij 15 graden 147

7b3-Invloed van 24 uur dehydratie op kieming van koud gestratificeerd vers zaad 148

Samenvatting experiment 7 . 148

Discussie 149

Figuren en tabellen na pag. 190

IIIb.KIEMPROEVEN

Inleiding

In het onderstaande wordt verslag gegeven van een aantal experimenten,waarin onderzoek is gedaan naar de relatie tussen temperatuur en vochtigheid enerzijds en anderzijds de mate van kieming van zaad van Phyteuma nigrum en P.spicatum.Het kiemingsonderzoek is verricht in het Laboratorium voor Planten Oecologie te Haren.

Uit veldonderzoek (zie Hoofdstuk II) is gebleken,dat zaad van Phyteuma nigrum,resp. P.spicatum wordt verspreid in juni,resp. juli.De kiemplanten worden voor het eerst waargenomen in het vroege voorjaar,n.l. in februari tot mei.Daarna verschijnen er nauwelijks nog kiemplanten.In mei verdwijnen de meeste kiemplanten alweer bovengronds.

Men kan op grond hiervan vermoeden,dat het zaad na de verspreiding nog ± een half jaar verkeert in een toestand van rust (dormancy).Het zaad lijkt bij voorkeur te kiemen bij de lagere temperaturen van het vroege voorjaar, bij verdere stijging van de temperatuur in de loop van het voorjaar wordt de kieming vanzaden waarschijnlijk beëindigd.De vraag rijst,hierbij,of alle zaden ontkiemd zijn,dan wel de nog niet gekiemde zaden dood zijn of opnieuw of nog steeds in rust zijn.

Het in ruste gaan van zaad uit zich in een versmalling van het temperatuurbereik,waarbij het zaad tot kieming in staat is (Quail,Carter,1968, Kozlowski,1972).Bij afname van de mate van dormancy wordt dit temperatuurbereik weer verbreed.

Het toe- of afnemen van de mate van dormancy kan te wijten zijn aan verschillende omstandigheden:het soort zaad,het rijpingsstadium,de ouderdom en aan faktoren als vochtigheid,licht(zowel kwaliteit als kwantiteit),en temperatuur,enz.,waaraan het zaad onderhevig is(Quail,Carter,1968,Kozlowski, 1972,Bakker,1969).

Men kan dan ook verschillende typen van dormancy onderscheiden,o.a.:

1.Onderontwikkeldheid van het embryo.

2. Hardheid van de zaadwanden,waardoor deze impermeabel zijn voor gassen en water en mechanische weerstand bieden aan het embryo.

3.Behoefte aan "narijpen".Na de verspreiding is vaak droge opslag nodig om dormancy te doen afnemen.Vaak rijpendormante zaden,die bij de hogere temperaturen van de zomer niet kunnen kiemen,in deze periode snel na en kiemen dan bij lage temperaturen in de winter .Waarschijnlijk worden gedurende deze narijping bepaalde remstoffen afgebroken.

4.Behoefte aan koudebehandeling.Hierbij worden waarschijnlijk eveneens remstoffen afgebroken.

5.Sekundaire dormancy.Zaden,die normaal wel in staat zijn tot kiemen, kunnen onder ongustige omstandigheiden (opnieuw) dormant worden.

De vraagstelling van onderstaand onderzoek is globaal:

-Hoe verloopt de kieming bij verschillende konstante temperaturen? (Waarbij in eerste instantie ouderdom en voorbehandeling van het zaad buiten beschouwing wordt gelaten).

-Idem bij wisseltemperaturen.Over het algemeen kan kieming van zaad, dat bij hogere temperatuur niet wil kiemen,begunstigd worden door dagelijkse temperatuurschommelingen (Bakker,1969).

-Wat is de invloed van verschillende voorbehandelingen,zoals vochtig of droog bewaren van verschillende duur bij verschillende temperaturen (met name 5 graden Celcius),direkt na de oogst of op een later tijdstip,op de kieming van Phyteuma zaad?

-Wat is de invloed van uitdroging op de kieming van zaden,die zijn geïnbibeerd bij een bepaalde temperatuur?

Materiaal en methoden,algemeen.

Duur van het onderzoek.De experimentenzijn verricht in de periode december 1973 tot en met mei 1975.Daaraan voorafgaand zijn enige oriënterende proeven verricht door D.M.Pegtel in de periode juli 1972 tot en met februari 1973.

Materiaal.De meeste experimenten zijn verricht met zaad van Phyteuma nigrum en P.spicatum,in juli 1972 verzameldbij Taarlo,resp. bij het Scheebroeker Loopje,aangezien dit zaad in de grootste hoeveelheden beschikbaar was. Na de oogst is dit zaad bij 5 graden Celsius droog en in het donker bewaard in afgesloten plastic potjes.

Bij enkele experimenten is gebruik gemaakt van zaad van P.nigrum,dat in juli 1973 is geoogst en bij 5 graden of bij kamertemperatuur op overigens dezelfde wijze is bewaard.

Tenslotte is onderzoek gedaan met zaad van P.nigrum,dat in juli 1974 is verzameld en vervolgens op verschillende manieren is bewaard.

Onderzoeksmethode.De zaden werden gedeponeerd in plastic petrischalen met diamètervan 8,5 cm,waarin een dubbele laag filtreerpapier was aangebracht.Het filtreerpapier werd in eerste instantie vochtig gemaakt d.m.v. leidingwater en vervolgens vochtig gehouden d.m.v. aqua demi.
Per soort per behandelingstype werden,behalve wanneer anders is vermeld,drie schalen ingezet met elk 50 zaden.

De schalen werden geplaatst in kiemkasten met resp. de volgende temperatuur- en lichtregimes:konstant 5,10,15,20,25,en 30 graden met 12 uur per etmaal licht en 12 uur donker,of een regime van steeds 12 uur licht en een temperatuur van resp.15,25,en 30 graden,afgewisseld met 12 uur donker en een temperatuur van resp.10,15,en 5 graden (aangeduid met resp.15/10,25/10,en 30/5).

Vervolgens werd op gezette tijden het aantal gekiemde zaden geteld. Een zaad werd als gekiemd beschouwd op het moment,dat het kiemworteltje (radicula) door de zaadwand heen gebroken was.

Verwerkingsmethode.Het aantal gekiemde zaden per 3 maal 50 zaden is kumulatief op mm-papier uitgezet tegen de tijd (uitgedrukt in dagen). Aan de hand van een groot deel van de kiemkurven is ter nadere karakterisering daarvan bepaald:1De lagfase (lengte van de periode tussen inbiberen van zaden bij een bepaalde temperatuur en het begin van de kieming bij die temperatuur), 2.Maximale kiemsnelheid(af te lezen van het steilste gedeelte van iedere kurve,uitgedrukt in aantal zaden per 150 zaden gekiemd per dag),3.Maximaal aantal gekiemde zaden per 150 zaden,en eventueel 4.Totale duur van de kieming (gerekend vanaf het begin van dekieming bij een bepaalde temperatuur tot op het moment,waarop er bij die temperatuur geen of nauwelijks meer zaden ontkiemen).Deze waarden zijn weergegeven in tabellen,de eerste drie bovendien dikwijls in histogrammen.

De experimenten-
-resultaten en konklusies

In het onderstaande worden de verschillende experimenten beschreven: eventueel na een korte behandeling van de vraagstelling wordem materiaal, methode en resultaten vermeld.Aan de resultaten zullen enige konklusies worden verbonden.

Experiment 1.

Door D.M.Pegtel met vers zaad verrichte proefnemingen.

Door D.M.Pegtel is ter oriëntatie een aantal experimenten verricht in de periode 31 juli 1972 t/m 12 februari 1973 met zaad van P.nigrum en P.spicatum, dat in juli 1972 is geoogst.

Per soort per type van behandeling werd één schaal met 50 zaden ingezet.

a.Kieming bij verschillende temperaturen direkt na de oogst.

-Behandeling.Korte tijd na de oogst op 21-7-1972 zijn op 31-7 zaden bij resp. 5,10,15,20,25,en 30 graden C geïnbibeerd.Op 15-8, 24-8,en 22-9-1972 zijn ze overgeplaatst naar andere temperatuurregimes volgens onderstaand schema.:

serie	data			
	31-7	15-8	24-8	22-9
A	5 gr.C	20	30	30/5
B	10	20	30	30/5
C	15	20	30	30/5
D	20	10	30	30/5
E	25	10	30	30/5
F	30	10	30	30/5

-Resultaten.Bij 5,10,15,20,25,en 30 graden kiemden de zaden niet,ook niet na de overplaatsingen op 15-8 naar 10 en 20 graden en op 24-8 naar 30 graden. Wel kiemden de zaden bij 30/5 graden,na 52 dagen inbibitie bij andere temperaturen.

De waarden van A t/m F zijn gemiddeld weergegeven in tabel 1 ,in kurve D in fig. 1 (nigr.) en in fig. 2 (spic.) en in fig. 5,6 (nigr. en spic.).

P.nigrum:de kieming vangt bij 30/5 na gemiddeld 7,5 dagen aan.De kieming verloopt direkt vrij snel.Na ruim 2 maanden is het kiemproces bij een kiemingspercentage van ± 55% vrijwel tot stilstand gekomen.

P.spicatum:de kieming begint na 7 dagen,het zaad kiemt sneller.Na ruim 2 maanden kiemt er bij een percentage van ± 83% vrijwel niets meer.

--Konklusie.Het zaad van Phyteuma nigrum en P.spicatum kiemt direkt na de oogst niet bij verschillende konstante tenperaturen.Wel kiemt het zaad in redelijke mate bij 30/5 na enkele maanden vochtig en warm te hebben gelegen. Phyteuma spicatum kiemt bij deze behandeling beter dan P.nigrum.

- - - - -

b.Kieming bij 30/5 graden van zaad,dat gedurende 4,5 maanden na de oogst droog is bewaard bij 5 graden.

-Behandeling.Het zaad is na de oogst op 27-7-1973 4,5 maanden droog bewaard bij 5 graden en vervolgens bij 30/5 geïnbibeerd.

-Resultaten.

P.nigrum:(kurve A in fig.1 en kurve H in fig.3 ;fig.5 en tabel 1): Het zaad kiemt wel bij 30/5,maar -vooral aanvankelijk- minder snel dan in het bovenstaande experiment.

P.spicatum:(zie kurve A in fig. 1 en kurve H in fig.3 en ook fig.5 en tabel 1):nadat in eerste instantie een gering percentage is gekiemd,ligt het kiemproces een tijdlang stil en komt pas na 2 maanden weer op gang.

--Konklusie.

Helaas zijn de observaties stopgezet,voordat de kieming beëindigd was. Op grond van dit experiment kunnen we echter wel konkluderen,dat het zaad,dat na de oogst een tijdlang droog is bewaard bij 5 graden minder goed bij 30/5 kiemt dan zaad,dat na de oogst -weliswaar minder lang- vochtig en warm is bewaard.Phyteuma spicatum kiemt bij deze behandeling eerst iets beter dan P.nigrum, maar kiemt in tweede instantie minder snel.

- - - - - - - -

c.Kieming bij 30/5 graden van zaad,dat bij 5 graden vochtig is bewaard in perioden van verschillende lengte.

-Behandeling.Het zaad werd na de oogst op 21-7-1972 gedurende 1 maand droog bewaard bij 5 graden C.Vervolgens werd het zaad bij 5 graden geïnbibeerd op filtreerpapier in glazen petrischalen met diameter van 14 cm.

Na resp.1,2,3,4,5,of 6 maanden stratifikatie bij 5 graden werd het zaad overgebracht naar 30/5,alwaar de kieming werd geobserveerd tot een half jaar na inbibitie bij 5 graden.

-Resultaten.

P.nigrum (zie fig.3 , 6 ,en tabel 1):

-Lagfase- De lagfase is bij 30/5 na stratifikatie bij 5 graden korter dan na 4,5 maand droog bewaren.Na 1-3 maand stratifikatie is er een toename in lengte van de lagfase,naarmate de stratifikatie langer heeft geduurd.Na 4 of meer maanden inbibitie bij 5 graden is er bij deze temperatuur al veel zaad ontkiemd.Na overbrenging naar 30/5 graden wordt de kieming hier versneld voortgezet.

-Maximale kiemsnelheid- De kiemsnelheid is na stratifikatie bij 5 graden hoger dan na 4,5 maand droog bewaren.Na 2 maand stratifikatie is hij lager dan na 1 maand strat.,na 3 maand strat. is hij zelfs vrijwel nihil. Na 4 maand strat. is de kiemsnelheid zeer hoog,na 5 maand strat. lager,zelfs lager dan na 1 maand strat.

-Maximaal aantal gekiemde zaden- bij 30/5 graden:het aantal gekiemde zaden is het hoogst na 1 maand strat.,na 2 maand strat. iets minder,na 3 maand strat. vrijwel nihil.Na 4 maand strat. is het aantal weer veel hoger,na 5 maand strat. weer minder.

-Opmerking- :Het maximaal aantal bij 30/5 gekiemde zaden is in de tabellen en histogrammen weergegeven per 150 bij 30/5 ingezette zaden.Dit is gedaan om de resultaten onderling beter vergelijkbaar te maken.Wanneer dus bij 5 graden al zaden zijn ontkiemd,dan wordt dat aantal,dat overblijft en naar 30/5 wordt overgebracht omgerekend naar 150 zaden

-bij 5 graden en bij 5 plus 30/5 graden- :Wanneer het totaal aantal bij 5 plus 30/5 gekiemde zaden wordt weergegeven,dan is dat het hoogst na 4 en 5 maanden stratifikatie.Na 6 maanden 5 graden is het aantal gekiemde zaden overigens bij deze temperatuur al ongeveer even hoog.

--Konklusie.

Het is niet bekend,in hoeverre direkt na de oogst door narijping de dormancy van Phyteuma-zaad afneemt als het droog wordt bewaard bij 5 graden. Het zou dan ook wenselijk zijn over meerdere referenties te beschikken van de kieming van droog bewaard zaad,dat op verschillende tijdstippen na de oogst bij 30/5 is geïnbibeerd.Ter vergelijking met bovenstaand experiment is er echter alleen de kieming van 4,5 maand droog bewaard zaad (exp.1b) en van zaad,dat 2 maanden warm en vochtig is bewaard (exp.1a).

Uit dit experiment zou men kunnen afleiden,dat na 1 maand droog bewaren bij 5 graden en vervolgens 1,2,4,en meer maanden stratifikatie bij 5 graden de kieming sneller verloopt dan na 4,5 maand droog bewaren bij 5 graden, terwijl daarentegen na 3 maand strat. de kieming langzamer verloopt.
Na overplaatsing naar 30/5 wordt de kieming op een bepaald niveau beëindigd,terwijl bij 5 graden de kieming blijkbaar wel door blijft gaan.

P.spicatum.

-Resultaten (zie fig. 4 , 6 ,en tabel 1).

-Lagfase- De lagfase is na 4,5 maand droog bewaren bij 5 graden korter dan na 1 maand droog bewaren gevolgd door stratifikatie bij 5 graden, behalve na 4 of 5 maanden stratifikatie.In het laatste geval is bij 5 graden n.l. al veel gekiemd,na overplaatsing naar 30/5 wordt de kieming voortgezet. Het zaad kiemt na 3 maand strat. eerder dan na 1 en 2 maand strat.

-Maximale kiemsnelheid- De kiemsnelheid is na stratifikatie,behalve wanneer deze 3 maand duurt,hoger dan na 4,5 maand droog bewaren.Na 1,2,4,resp. 5 maanden strat. is er een toename in maximale kiemsnelheid,naarmate de strat. langer duurt.Na 3 maand strat. is echter de snelheid lager dan na 1 maand strat.

-Maximaal aantal gekiemd -bij 30/5:Bij het droog bewaarde zaad is de kieming na afloop van de proef nog niet beëindigd.Bij gestratificeerd zaad is het aantal gekiemde zaden geringer na 1-3 maand strat. naarmate de strat. langer duurt.Na 4 maand strat. is het aantal weer hoger (maar minder hoog dan na 1 maand strat.,de kieming is echter na afloop van de proef nog niet beëindigd),maar na 5 maand strat. opnieuw lager.

-bij 5 graden en 5 graden plus 30/5:Wanneer men het totaal bekijkt bij 5 graden plus 30/5,dan is dit het hoogst na 4 en 5 maanden stratifikatie. Na 6 maand 5 graden is echter bij deze temperatuur al alles gekiemd.

-Konklusie.

Ook bij Phyteuma spicatum verloopt na stratifikatie bij 5 graden (behalve wellicht na 3 maand strat.) na 1 maand droog bewaren bij 5 graden de kieming bij 30/5 sneller dan na 4,5 maanden droog bewaren.Stratifikatie gedurende 1,4,of 5 maanden werkt in sterkere mate dan 2 of 3 maand stratifikatie.

Slotkonklusie van experiment 1.

Zaad van Phyteuma nigrum en P.spicatum kiemt direkt na de oogst niet bij een aantal verschillende konstante temperaturen,wel echter na vervolgens een paar maand later naar 30/5 te zijn overgebracht.Warme stratifikatie gedurende 2 maanden lijkt de kieming in dit stadium is sterke mate te bevorderen,meer dan bij 1 of 2 maand koude stratifikatie het geval is.Dit is echter niet geheel zeker,aangezien een referentie in de vorm van de kieming van 2 maand droog bewaard zaad bij 30/5 niet voorhanden is.

Wel is er echter een kiemingsresultaat bij 30/5 van zaad,dat gedurende 4,5 maanden droog is bewaard bij 5 graden.Dit resultaat is te vergelijken met dat van de kieming bij 30/5 van 3,resp. 4 maanden bij 5 gr. gestratificeerd zaad na 1 maand droog bewaren.Dit zaad is n.l. ongeveer even oud. Na 3 maand strat. kiemt het zaad iets minder goed,maar na 4 maand strat. veel beter dan na 4,5 maand droog bewaren. (Fig. 1,2,5).

Na 1-3 maand strat. bij 5 graden kiemt het zaad bij 30/5 minder goed naarmate de stratifikatie langer heeft geduurd.Stratifikatie gedurende 4 maanden heeft echter ongeveer weer dezelfde invloed als 1-2 maand strat, 5 maand strat. heeft weer een geringere uitwerking.

Bij 30/5 graden,dus bij gemiddeld hogere temperatuur,wordt het kiemproces afhankelijk van de voorbehandeling op een bepaald niveau beëindigd.Bij 5 graden echter,waar het zaad na 3-4 maanden gaat kiemen,zijn uiteindelijk na ± een half jaar vrijwel alle zaden gekiemd.

We vermoeden op grond van bovenstaande gegevens,dat korte tijd na de oogst stratifikatie bij 5 graden na droog bewaren bij 5 graden de kieming bij 30/5 meer bevordert dan droog bewaren alleen,behalve als deze stratifikatie 3 maanden duurt.

Warme stratifikatie na droog bewaren lijkt de kieming bij 30/5 in nog sterkere mate te bevorderen.

Phyteuma spicatum vertoont een ander kiemingsverloop dan P.nigrum. Droog bewaard zaad van P.spicatum kiemt minder goed dan dat van P.nigrum. Warm gestratificeerd spicatum zaad kiemt echter beter.Het spicatum zaad,dat 1-3 maanden koud is gestratificeerd,kiemt beter dan dat van P.nigrum,het zaad,dat 4 maanden is gestratificeerd kiemt weer minder goed,maar na 6 maanden 5 graden is,anders dan bij P.nigrum,alles gekiemd.

De kiemkurve van P.spicatum bij 5 graden verloopt veel steiler dan die van P.nigrum.

Tenslotte willen we nog opmerken,dat een bezwaar van bovengenoemde experimenten is,dat per soort per type van behandeling slechts 50 zaden zijn ingezet.Dit komt de betrouwbaarheid van de resultaten niet ten goede.

Experiment 2.

Kieming bij verschillende temperaturen van zaad,dat langere tijd droog is bewaard.

a.Kieming bij 5,10,15,20,25,30,15/10,25/10,en 30/5 graden.

-Soort zaad:Phyteuma nigrum en P.spicatum,geoogst in juli 1972.

-Behandeling

a1:Nadat het zaad 18 maanden droog bij 5 graden is bewaard,is het geïnbibeerd bij 5,10,15,20,25,30,15/10,25/10,en 30/5 graden.Deze wisseltemperaturen zijn min of meer willekeurig gekozen.Een belangrijk argument voor hun keuze was,dat kiemkasten met deze temperatuurregimes ook reeds voor andere experimenten in gebruik waren.

a2:De kieming bij 30/5 graden kwam pas laat op gang (zie hieronder bij de resultaten)-Aangezien het filtreerpapier in het begin een aantal malen uitgedroogd was,werd vermoed,dat daar de oorzaak lag.Daarom is er later beter op toe gezien,dat het papier vochtig bleef en is er na 2 maanden opnieuw een serie van P.nigrum en één van P.spicatum geïnbibeerd bij 39/5 graden.Dit zaad is dus na de oogst 20 maanden droog bewaard bij 5 graden.

P.nigrum

-Resultaten.(zie tabel 2,fig. 7,8 en voor 30/5 a2 fig. 33)

-Geen kieming bij 25 en 30 graden.

-Lagfase- Deze is het langst bij 5,30/5 a1 en 15 graden.Er is een toename in lengte van de lagfase in de volgorde:(20)-10-30/5 a2--15/10-25/10-15-5-30/5 a1.

-Maximale kiemsnelheid- Bij de konstante temperaturen is de snelheid het hoogst bij 5 en 15 graden.Bij de wisseltemperaturen is hij het hoogst bij 15/10 graden.De snelheid is hoger in de volgorde:(20)--30/5 a2,30/5 a1,25/10-10-15-15/10 graden.

-Aantal gekiemd na 50 dagen- Aanvankelijk zijn de meest zaden gekiemd bij 15/10 en 15 graden.Het aantal neemt toe in de volgorde:(20)--5,30/5 a1-10-25/10-30/5 a2-15-15/10 graden.

-Maximaal aantal gekiemd- Na verloop van tijd echter (na ± een half jaar) zijn de meeste zaden gekiemd bij 5 graden en in mindere mate bij 10 graden.Het aantal gekiemde zaden neemt toe in de volgorde:(20)-30/5 a1--30/5 a2-15-15/10-10-5 graden.

-Konklusie.

Bij de konstante temperaturen komt de kieming bij 5 graden dus minder snel op gang dan bij 10 en 15 graden.Wanneer de kieming bij 5 graden echter eenmaal goed op gang is,blijft deze wel in hoog tempo doorgaan totdat alles is gekiemd.

Bij 10 graden verloopt de kieming eerst vrij snel,daarna blijft ze langzaam doorgaan.Bij 15 graden is de kieming eerst nog sneller,maar de snelheid neemt eerder af dan bij 10 graden,bijna tot nulwaarde.Bij 20 graden kiemt vrijwel niets,bij 25 en 30 graden totaal niets.

Bij 25 graden afgewisseld met 10 graden (gemiddeld dus 17.5 graden) en bij 30 graden afgewisseld met 5 graden (gemiddeld 17.5 graden) kiemt het zaad echter wel.Bij de tweede plaatsing bij 30/5 kiemt het zaad inderdaad beter:de kieming komt nu sneller op gang,het bereikte kiempercentage is iets hoger (van 20% naar 30%).

Experiment 3.

Invloed van verschillende mate van koude stratifikatie bij 5 graden op de kieming bij verschillende temperaturen van zaad,dat geruime tijd droog is bewaard.

a.Invloed van 1 maand koude stratifikatie op de kieming bij konstante en wisseltemperaturen van zaad van verschillende ouderdom.

Op grond van de resultaten van experiment 1 lijkt 1 maand stratifikatie bij 5 graden direkt na de oogst de kieming bij 30/5 te begunstigen. In het onderstaande experiment wordt getracht na te gaan wat het effekt is van 1 maand stratifikatie op de kieming van ouder zaad bij verschillende temperaturen,mede in verband met met dit zaad verrichte zaai-experimenten. (zie aldaar,Hoofdstuk III,paragraaf III d).

a1.Soort zaad:Phyteuma nigrum en P.spicatum,geoogst in juli 1972.

-Behandeling:18 maand bij 5 graden droog bewaard zaad is gedurende 1 maand bij 5 graden gestratificeerd en daarna overgeplaatst naar resp. 10,15,20,25,30,15/10,25/10,en 30/5 graden.

P.nigrum.

-Resulaten.(zie tabel 3 ,fig.11,8).

-Lagfase- Het zaad kiemt direkt,behalve bij 30/5 graden.

-Maximale kiemsnelheid- De snelheid is doorgaans veel lager dan bij droog ingezet zaad (exp.2a):de kieming wordt meer gelijkmatig over de tijd uitgesmeerd.

-Maximaal aantal gekiemd- Het aantal is lager dan bij droog ingezet zaad bij 15 en 15/10 graden,maar hoger bij 20,30,en 30/5 graden. Overigens zijn er weinig verschillen.Er is een toename in aantal gekiemde zaden in de volgorde:(20-25-30)-15-25/10-15/10-10-30/5 graden.

-Konklusie.

Na 1 maand koude stratifikatie begint zaad,dat 1 1/2 jaar bij 5 graden droog is bewaard,bij hogere temperaturen weliswaar direkt te kiemen. Maar overigens verlaagt 1 maand stratifikatie in dit stadium,behalve bij 30/5,de kiemkapaciteit.Dit is vooral het geval bij 10 en 15 graden.

Bij deze behandeling kiemt dit zaad het snelst bij 30/5,de hoogste kiempercentages worden uiteindelijk bereikt bij 10 en 30/5 graden.

Het feit,dat de kieming bij 30/5 eerst langzaam op gang komt,moet waarschijnlijk aan incidentele uitdroging worden geweten,als in exp.2a.

P.spicatum.

-Resultaten.(zie tabel 3 ,fig.12,10)

-Lagfase- Deze is gemiddeld iets langer dan bij droog ingezet zaad. Er is een toename in lengte in de volgorde: 15/10-25/10-20-30/5-15-10 graden.

-Maximale kiemsnelheid- De kiemsnelheid is lager dan bij droog ingezet zaad.De snelheid neemt toe in de volgorde: 15-10-15/10-30/5-25/10 graden.

-Maximaal aantal gekiemd- Het aantal gekiemde zaden is,behalve bij 30/5 graden,lager dan bij droog ingezet zaad,in meest sterke mate bij 15,15/10,en 25/10 graden.Het aantal neemt toe in de volgorde: (20)-15-15/10-25/10-10-30/5 graden.

-Konklusie.

↓

De kieming bij wisseltemperaturen vertoont ongeveer hetzelfde beeld als bij 15 graden:eerst een snelle kieming,daarna vrij vlot een afzwakking van het kiemtempo.Bij de wisseltemperaturen wordt de kieming op een gegeven moment zelfs geheel beëindigd.

Bij 15 graden afgewisseld met 10 graden (gemiddeld dus 12,5 graden) kiemt het zaad beter dan bij 15 graden,bij 25/10 en 30/5 graden echter minder.

Dus: bij 15 en 15/10 graden komt de kieming in eerste instantie het snelst op gang.Bij hogere temperaturen,vooral bij20-30 graden,kiemt het zaad ook in latere instantie minder goed.Bij 10 en vooral bij 5 graden,waar de kieming langzamer op gang komt,kiemt het zaad in latere instantie echter veel beter.

P.spicatum

-Resultaten(zie tabel 2 ,fig. 9,10 en voor 30/5 a2 fig.34)

-Geen kieming bij 30 graden,bij 20 en 25 vrij wel geen kieming.

-Lagfase- Ook hier het langst bij 5 en bij 30/5 a1 graden,het kortst bij (20),15/10 en 25/10 graden.De lagfase neemt in lengte toe in de volgorde:(20)-15-15/10,25/10-30/5 a1,(25)-10-30/5 a1-5 graden.

-Maximale kiemsnelheid- Deze is het hoogst bij 30/5 a1 en 25/10 graden.De snelheid neemt toe in de volgorde:(20,25),10-15-5, 30/5 a2-15/10-25"10-30/5 a1 graden.

-Aantal gekiemd na 50 dagen- Het meeste is gekiemd bij 25/10,en in mindere mate bij 15/10,15,en 30/5 a2 graden.Het aantal neemt toe in de volgorde:5-30/5 a1-(20,25)-10-30/5 a2-15,15/10-25/10 graden.

-Maximaal aantal gekiemd- Uiteindelijk is het meeste gekiemd bij 5 graden en bij 30/5 a2 graden.Toename in aantal in de volgorde: (20,25)-15-15/10-25/10-30/5 a1,10-30/5 a2-5 graden.

-Konklusie.

Bij 5,10,en 15 graden is het beeld ongeveer zoals bij nigrum,met dit verschil,dat de kieming bij 5 graden later op gang komt en vervolgens sneller verloopt (als in exp.1c).

Bij de wisseltemperaturen is het beeld anders:het verloop van de kieming bij 15/10 lijkt veel op dat bij P.nigrum,maar anders dan bij P.nigrum kiemt het zaad beter bij 25/10 en vooral bij 30/5 bij de tweede plaatsing.Over het algemeen kiemt het spicatum zaad bij wisseltemperaturen beter dan het nigrum zaad en ook beter dan het het spicatum zaad bij 15 graden.

Dus:bij 15 graden en bij de wisseltemperaturen kiemt het zaad in eeste instantie het best,met name bij 25/10 graden.Inlatere instantie kiemt het zaad het best bij 5 graden en bij 30/5 graden.

-Konklusie.

We kunnen hier in grote lijnen hetzelfde konkluderen als bij P.nigrum, met dit verschil,dat 1 maand stratifikatie in dit stadium bij P.spicatum de kiemkapaciteit nog meer verlaagt,ook bij 30/5 graden.

b.Invloed van 3 weken t/m 6 maand stratifikatie bij 5 graden op de kieming bij 25/10 van 1 1/2 jaar oud zaad.

Dit experiment komt overeen met experiment 1c.Aangezien 30/5 in dit stadium echter in eerste instantie niet zo'n gunstig temperatuurregime leek te zijn,is het zaad na stratifikatie overgeplaatst naar 25/10 graden.Hier leek het zaad n.l. wel goed te kiemen.

-Soort zaad:Phyteuma nigrum en P.spicatum,geoogst in juli 1972.

-Behandeling:18 maand bij 5 graden droog bewaard zaad is gedurende resp. 3/4,1,2,3,4,5,of 6 maand gestratificeerd bij 5 graden en daarna overgeplaatst naar 25/10 graden.

P.nigrum.

-Resultaten.(zie tabel 4 ,fig. 13,15).

-Lagfase- Het zaad kiemt bij 25/10 altijd direkt,na 1 maand 5 graden begint het zaad zelfs bij deze temperatuur al te kiemen.(Bij droog ingezet zaad kiemt het zaad pas na ± 12 dagen).

-Maximale kiemsnelheid- De kiemsnelheid is na 3/4,4,en 5 maand stratifikatie hoger dan bij droog ingezet zaad,maar overigens lager. Na 3/4,1,en 2 maand stratifikatie is de snelheid lager naarmate de stratifikatie langer duurt,na 3,4,en 5 maand stratifikatie is de snelheid juist weer hoger,naarmate de stratifikatie langer duurt.Na 4 en 5 maanden stratifikatie worden de hoogste waarden bereikt.

-Maximaal aantal gekiemd- bij 25/10:De waarden zijn ,evenals in exp.1,relatief weergegeven per 150 bij 25/10 ingezette zaden. Het aantal gekiemde zaden is bij 25/10 hoger dan bij droog ingezet zaad na 3 weken en 4 en 5 maand stratifikatie,maar overigens lager.Het beeld is overeenkomstig met dat van de kiemsnelheid.

bij 5 plus 25/10:In totaal is het meeste gekiemd na 4 en 5 maanden 5 graden,gevolgd door 25/10 graden.

-Totale duur van de kieming bij 25/10- Het kiemproces wordt sneller beëindigd,naarmate de voorafgaande stratifikatie langer heeft geduurd.

-Konklusie.

Na 3 weken komt in sommige schalen bij 5 graden de kieming al enigszins op gang,echter pas goed na 4 maanden.Na 6 maanden is bij deze temperatuur reeds bijna alles gekiemd.Na overbrenging naar 25/10 begint het gestratificeerde zaad altijd direkt te kiemen,anders dan bij niet gestratificeerd zaad het geval is.

Stratifikatie gedurende 3 weken en in nog sterkere mate gedurende 4 of meer maanden begunstigt de kieming bij 25/10 graden.Na 3 weken t/m 2 maand stratifikatie kiemt het zaad bij 25/10 minder goed,naarmate de stratifikatie langer heeft geduurd.Na 3 of meer maanden stratifikatie,als het zaad bij 5 graden al gaat kiemen,kiemt het zaad bij hogere temperatuur juist beter, naarmate de stratifikatie langer heeft geduurd.Na 2 maand stratifikatie is de kieming bij 25/10 minimaal.

Het resultaat van dit experiment is in zoverre anders dan dat van experiment 1c,dat daar zowel bij P.nigrum als bij P.spicatum naast 4 maand stratifikatie juist 1 maand stratifikatie het meest gunstig werkte.Stratifikatie leek hier over het geheel minder ongunstig te werken,behalve als deze 3 maand duurde.Hierna was de kieming bij 30/5 minimaal.

P.spicatum.

-Resultaten (zie tabel 4 ,fig.14,16).

-Lagfase- Het zaad kiemt altijd bij 25/10 direkt,behalve na 1 maand stratifikatie.(Droog ingezet zaad kiemt pas na 11 dagen).

-Maximale kiemsnelheid- De snelheid is hoger dan bij droog ingezet zaad na 4 en 5 maanden stratifikatie,overigens lager.Na 4 weken stratifikatie is de snelheid lager dan na 3 weken stratifikatie.Na 1-4 maanden stratifikatie is de snelheid vervolgens hoger,naarmate de stratifikatie langer heeft geduurd,na 5 maand stratifikatie is deze weer iets lager.

-Maximaal aantal gekiemd- bij 25/10:Het aantal gekiemde zaden is hoger dan bij droog ingezet zaad na 4 of 5 maanden stratifikatie, maar overigens lager.Na 4 weken strat. is het aantal geringer dan na 3 weken, na 2 maand weer groter dan na 4 weken,na 3 maand strat. opnieuw geringer dan na 2 maand,maar na 3-5 maand strat. is het aantal gekiemde zaden weer groter, naarmate de stratifikatie langer heeft geduurd.Na 4 en 5 maanden strat. worden de hoogste waarden bereikt.

-Totale duur van de kieming- De kieming wordt eerder beëindigd dan bij droog ingezet zaad,en wel des te meer naarmate de stratifikatie langer heeft geduurd.De kieming na 4-5 maand stratifikatie is na afloop van de proef nog niet beëindigd.

-Konklusie.

Bij 5 graden begint de kieming in sommige schalen na ruim 2 maand op gang te komen.Het zaad kiemt bij deze temperatuur vervolgens sneller dan bij P.nigrum.Na 6 maanden is bijna alles bij 5 graden gekiemd.Na stratifikatie, behalve gedurende 1 maand,kiemt het zaad bij 25/10 altijd direkt.

Stratifikatie gedurende 4 of meer maanden begünstigt,evenals bij P.nigrum, de kieming bij 25/10;3 weken t/m 3 maand stratifikatie verlaagt de kiemkapaciteit.

Globaal is het beeld hetzelfde als bij P.nigrum.

c.Invloed van 2,4,6,en 8 weken stratifikatie bij 5 graden op de kieming bij 15/10 graden van zaad,dat op verschillende manieren is bewaard en van verschillende ouderdom is.

In dit experiment verschillen de stratifikatie-perioden onderling minder in lengte dan in de voorafgaande proefnemingen.Op deze wijze kan wellicht in de periode van 1-2 maand stratifikatie nauwkeuriger worden nagegaan,of en hoe de invloed van koude stratifikatie in de loop van de tijd verandert.

Behalve zaad van Phyteuma nigrum en van P.spicatum uit 1972 is hier ook zaad gebruikt van P.nigrum uit 1973;enerzijds zaad,dat koud en droog is bewaard,anderzijds zaad,dat warm en droog is bewaard.Dit is gedaan ten einde enigszins de invloed van de ouderdom van het zaad en van de wijze van droog bewaren op kiemkapaciteit en ontvankelijkheid voor stratifikatie na te gaan.

Aangezien na verloop van tijd het zaad beter bij 15/10 leek te kiemen dan bij 25/10,is voor dit experiment op dit temperatuurregime overgeschakeld.

-Soort zaad:Phyteuma nigrum en P.spicatum,oogstjaar 1972,21 maand droog bewaard bij 5 graden;P.nigrum 1973,9 maand droog bewaard bij 5 graden en idem,9 maand droog bewaard bij kamertemperatuur.

-Behandeling:Na droog bewaren is het zaad direkt bij 15/10 geïnbibeerd of overgeplaatst naar 15/10 na resp.2,4,6,of 8 weken stratifikatie bij 5 graden.

-Resultaten (zie tabel 5 ,fig.17A-24A).

1.P.nigrum 1972 (0,2,4,6,8 weken strat.).

-Lagfase- Naarmate de stratifikatie langer duurt,wordt de lagfase korter dan bij droog ingezet zaad.

-Maximale kiemsnelheid- De kiemsnelheid is na 2 weken strat. hoger dan bij droog ingezet zaad,overigens echter lager,naarmate de strat. langer heeft geduurd.

-Maximaal aantal gekiemd- Het aantal gekiemde zaden is na 2 weken strat. even hoog als bij niet gestrat. zaad,maar overigens na stratifikatie altijd lager.

2.P.spicatum 1972 (0,2,4,6 weken strat.).

-Lagfase- De lagfase neemt na stratifikatie af t.o.v. die van droog ingezet zaad,vooral na 2 of 4 weken strat.De lagfase is langer dan bij P.nigrum.

-Maximale kiemsnelheid- Na 2 of 4 weken strat. is de snelheid hoger dan bij ongestratificeerd zaad,na 6 weken lager.Bij ongestrat. zaad is de snelheid lager dan bij P.nigrum.

-Maximaal aantal gekiemd- Na 2 en na 4 weken stratifikatie is het aantal gekiemde zaden hoger dan bij ongestrat. zaad,na 6 weken strat. lager.Bij ongestrat. zaad is het aantal geringer dan bij P.nigrum.

3.P.nigrum 1973,bij 5 graden bewaard (0,2,4,6 weken strat.).

-Lagfase- Na stratifikatie is de lagfase korter dan bij droog ingezet zaad,vooral na 6 weken stratifikatie.

-Maximale kiemsnelheid- Bij droog ingezet zaad is de kiemsnelheid zeer laag,lager dan bij P.nigrum en P.spicatum 1972.Na 2 en 4 weken strat. is de kiemsnelheid hoger,vooral na 2 weken,na 6 weken strat. echter lager dan bij droog ingezet zaad.

-Maximaal aantal gekiemd- Het beeld is hier hetzelfde als bij kiemsnelheid.

4.P.nigrum 1973,bij kamertemperatuur bewaard (0,2,4,6 weken strat.).

-Lagfase- Bij droog ingezet zaad is de lagfase evenlang als bij P.spicatum 1972 en P.nigrum 1973 bij 5 gr. bewaard.Na stratifikatie is de lagfase langer,met name na 4 weken strat.

-Maximale kiemsnelheid- Bij droog ingezet zaad is de kiemsnelheid hoger dan bij koud bewaard zaad,lager dan bij P.nigrum en P.spicatum 1972.Na strat. is de snelheid hoger,vooral na 4 weken strat.

-Maximaal aantal gekiemd- Bij droog ingezet zaad in het aantal gekiemde zaden hoger dan bij het droge koud bewaarde zaad,lager dan bij P.nigrum en P.spicatum 1972.Na 2 en na 4 weken strat. is het aantal hoger,vooral na 2 weken.Na 6 weken strat. is het aantal ongeveer gelijk als bij droog ingezet zaad.

-Konklusie.

Droog bewaard zaad van P.nigrum is na 3/4 jaar bij 15/10 nog bijna volledig dormant,na 1 3/4 jaar voor nog bijna 60%.De dormancy neemt dus bij droog bewaren bij lage temperaturen geleidelijk af.Hogere temperaturen gedurende droog bewaren doen de dormancy sneller afnemen.

Bij zaad,dat na de oogst 3/4 jaar droogbewaard is,heeft 2 weken stratifikatie bij 5 graden een vrij sterk stimulerende invloed op de kieming bij 15/10 graden,en wel bij koud bewaard zaad meer (kiempercentage verdrievoudigd) dan bij warm bewaard zaad (kiempercentage verdubbeld).Stratifikatie gedurende 4 weken heeft minder effekt,6 weken strat. heeft geen of geringe invloed.

Bij zaad,dat een jaar langer droog en koud is bewaard,heeft 2 weken stratifikatie wellicht nog enige stimulerende invloed op de kieming bij 15/10, (3 maand terug,in exp.3b had 3 weken strat. nog wel stimulerende invloed op de kieming bij 25/10),maar naarmate de stratifikatie langer duurt heeft deze een des te meer remmende invloed.

Droog en koud bewaard zaad van P.spicatum kiemt in dit geval minder goed dan dat van P.nigrum.Stratifikatie gedurende 2 weken en meer nog gedurende 4 weken begunstigt de kieming bij 15/10;6 weken strat. heeft echter een remmende invloed.Dit beeld is niet geheel overeenkomstig met het resultaat van exp. 3b:3 maanden terug werkte in dit exp. n.l. zowel 3,4,als 8 weken stratifikatie remmend.Bovendien verlaagde 4 weken strat. in dat geval de kiemkapaciteit bij 15/10 meer dan 3 weken strat,terwijl 8 weken strat. in dit opzicht weer minder sterk invloed uitoefende.

Konklusie aangaande het effekt van koude stratifikatie.

De resultaten van de proeven,welke met P.nigrum zijn verricht (exp. 1c en exp.3) leveren het meest komplete beeld op.We zullen trachten dit beeld hieronder uit te tekenen.

Wanneer bij 5 graden droog bewaard zaad van P.nigrum 1 maanden na de oogst bij 5 graden wordt geïmbibeerd,dan begint het na 3-4 maanden te kiemen. Wanneer het zaad na 1 1/2 jaar bij 5 graden wordt geïmbibeerd,begint het zaad al na 2-3 maanden in redelijke mate te kiemen.De kieming verloopt daarna vrij snel.Als het zaad op dat moment naar een hogere temperatuur wordt overgebracht,voordat alle zaad ontkiemd is,dan kiemt dit zaad bij deze temperatuur beter dan wanneer het zaad tot dat tijdstip droog is bewaard en ook sneller dan bij 5 graden.(het zaad kiemt echter bij de hogere temperatuur niet totaal, de kieming na verschillende perioden van stratifikatie geeft het beeld van hyperbolische kiemkurven,die ontspringen op de S-kurve bij 5 graden).

Bij zaad,dat na de oogst 1 maand droog is bewaard,lijkt ook 1-2 maand stratifikatie de kieming bij hogere temperatuur te begunstigen.Stratifikatie gedurende 3 maanden,waarna het zaad bij 5 graden gaat kiemen,verlaagt echter in dit stadium de kiemkapaciteit.Naarmate het zaad echter ouder wordt en de dormancy bij hogere temperatuur eerder afneemt,lijkt stratifikatie bij 5 graden in een steeds vroeger stadium de kiemkapaciteit te verlagen.

Experiment 4.

Invloed van verschillende mate van warme stratifikatie op de kieming bij 15 en 15/10 graden.

a. Invloed van 2,4,6,en 8 weken warme stratifikatie bij 30 graden op de kieming bij 15/10 graden.

Gebruik is gemaakt van zaad,dat op verschillende manieren is bewaard en van verschillende ouderdom is.

Dit experiment sluit betrefende vraagstelling,soort zaad,enz. aan bij exp.3c,met dit verschil,dat de stratifikatie-temperatuur niet 5 maar 30 graden is.

-Resultaten (zie tabel 5 ,fig.17B-24B).

1. P.nigrum 1972 (0,2,4,6,8 weken strat.bij 30 graden).

-Lagfase- De lagfase is altijd ongeveer gelijk aan die van droog ingezet zaad,ze is echter veel langer dan na stratifikatie bij 5 graden.

-Maximale kiemsnelheid- De kiemsnelheid is na 2 weken 30 graden vrij wat hoger,na 4,6,of 8 weken strat. veel hoger dan bij droog ingezet zaad.Er is weinig verschil in uitwerking tussen 4,6,en 8 weken strat.

-Maximaal aantal gekiemd- Na 2 weken strat. bij 30 graden is het aantal iets hoger,na 4-8 weken strat.vrij wat hoger dan bij droog ingezet zaad.Ook hier is het verschil in effekt tussen 4,6,en 8 weken strat. gering.

2. P.spicatum 1972 (0,2,4,6 weken strat.).

-Lagfase- Deze is na stratifikatie bij 30 graden iets korter dan bij droog ingezet zaad,overigens zijn er geen verschillen.De lagfase is na strat. evenlang als bij P.nigrum 1972.

-Maximale kiemsnelheid- De kiemsnelheid is na strat. hoger dan bij droog ingezet zaad,met name na 6 weken 30 graden,de snelheid is ook hoger dan na strat. bij 5 graden.

-Maximaal aantal gekiemd- Het aantal gekiemde zaden is hoger na stratifikatie,met name na 4 weken strat.,eveneens hoger dan na strat. bij 5 graden.

3. P.nigrum 1973,bij 5 graden bewaard (0,2,4,6 weken 30 graden)

-Lagfase- De lagfase is korter na strat.,vooral na 4 weken strat.

-Maximale kiemsnelheid- Deze is hoger na 30 graden,des te meer naarmate de voorbehandeling langer duurt,hoger dan na strat. bij 5 graden,echter lager dan bij P.nigrum en P.spicatum 1972 na strat.bij 30 gr.

-Maximaal aantal gekiemd- Het beeld is hier hetzelfde als bij kiemsnelheid.

4. P.nigrum 1973,bij kamertemperatuur bewaard (0,2,4,6, weken strat.).

-Lagfase- De lagfase is korter na strat.,vooral na 4 weken strat.

-Maximale kiemsnelheid- Deze is hoger na strat. bij 30 graden,des te meer naarmate de voorbehandeling langer duurt.Vooral 6 weken strat. heeft een zeer gunstige uitwerking.

-Maximaal aantal gekiemd- Het aantal is hoger na stratifikatie,het beeld is overigens hetzelfde als bij kiemsnelheid.

-Konklusie.

P.nigrum.Stratifikatie bij 30 graden bevordert de kieming bij lagere temperatuur,des te meer naarmate de stratifikatie langer heeft geduurd.Warme stratifikatie heeft relatief minder invloed naarmate het zaad bij de lagere temperatuur minder dormant is.

P.spicatum.Warme stratifikatie bevordert ook bij deze soort de kieming bij lagere temperatuur,des te meer naarmate deze langer duurt.

b. Invloed van warme stratifikatie gedurende 3 maanden bij 20,25,of 30 graden op de kieming bij 15 graden van 1 1/2 jaar oud zaad, gedeeltelijk na koude stratifikatie

-Soort zaad: Phyteuma nigrum en P.spicatum, geoogst in juli 1972.

-Behandeling: Na 18 maand droog bewaren bij 5 graden is het zaad, al dan niet na stratifikatie bij 5 graden geplaatst bij resp. 20,25,of 30 graden (exp.2a,3a). Het resultaat van dit experiment was, dat bij P.nigrum het gestratificeerde zaad slechts in geringe mate kiemde en het droog ingezette zaad alleen in geringemate bij 20 graden kiemde. Het gestratificeerde spicatum zaad kiemde in geringe mate bij 20 graden, het ongestratificeerde zaad idem bij 20 en 25 graden (zie bij exp.2a en 3a).

Het zaad is na ruim 3 maanden bij 20-30 graden te hebben gelegen overgeplaatst naar een lagere temperatuur, in dit geval 15 graden. Dit is in de eerste plaats gedaan om na te gaan of het zaad, dat bij 20-30 nauwelijks of niet wil kiemen, nog wel tot kieming in staat is.

P.nigrum.

-Resultaten (zie tabel 6, fig. 25,27).

Bij 20-30 graden droog ingezet zaad:

-Lagfase- De lagfase is ± 12 dagen, onafhankelijk van de voorbehandeling.

-Maximale kiemsnelheid- De snelheid is gelijk na 25 en 30 graden, hier 2 maal zo hoog als na 20 graden. De snelheid is altijd hoger dan van het bij 15 graden droog ingezet zaad (exp.2a).

-Maximaal aantal gekiemd- Het aantal is, behalve na 20 graden, hoger dan bij droog bij 15 graden ingezet zaad, en des te hoger, naarmate de voorafgaande temperatuur (20-30 gr.) hoger is geweest.

Na 1 maand stratifikatie bij 5 graden over naar 20-30 graden:

-Lagfase- De lagfase is na 20-30 graden gelijk van lengte, echter korter dan tevoren bij 20-30 droog ingezet zaad.

-Maximale kiemsnelheid- De kiemsnelheid is hoger naarmate de voorafgaande temperatuur hoger was, maar lager dan bij tevoren bij 20-30 droog ingezet zaad. Na 20 graden is de snelheid van dezelfde orde van grootte als bij 15 graden na 1 maand strat. bij 5 graden (exp.3a).

-Maximaal aantal gekiemd- Het beeld is hier hetzelfde als bij de kiemsnelheid.

-Konklusie.

Het zaad kiemt na overplaatsing naar lagere temperatuur wel en des te beter, naarmate de voorafgaande temperatuur (20-30 gr.) hoger was.

De stratifikatie van 3 maand 30 graden van het tevoren niet gestratificeerd zaad heeft op de kieming bij 15 graden ongeveer hetzelfde effekt als 6 weken 30 graden op de kieming bij 15/10 graden.

Na 3 maand stratifikatie bij 20 graden kiemt het zaad in dezelfde mate bij 15 graden als zaad, dat geen warme stratifikatie heeft ondergaan.

1 maand stratifikatie bij 5 graden verlaagt ook op lange termijn de kiemkapaciteit bij 15 graden.

P.spicatum.

↓

P.spicatum.

-Resultaten (zie tabel 6 ,fig.26,28).

Bij 20-30 graden droog ingezet zaad:

-Lagfase- De lagfase is korter,naarmate de voorafgaande temperatuur (20-30 gr.) hoger was.Na 30 graden is de lagfase zeer kort.

-Maximale kiemsnelheid- De kiemsnelheid is hoger naarmate de voorafgaande temperatuur hoger was,na 20 graden is de snelheid echter nauwelijks hoger dan bij zaad dat bij 15 graden droog is ingezet (exp.2a).

-Maximaal aantal gekiemd- Na 25 en 30 graden is het aantal gekiemde zaden ongeveer gelijk , hoger dan na 20 graden,altijd hoger dan bij zaad dat bij 15 graden droog is ingezet (exp.2a).

Na 1 maand stratifikatie bij 5 graden over naar 20-30 graden:

-Lagfase- Na 20 en 25 is de lagfase van gelijke lengte,na 30 graden iets langer.Gemiddeld is de lagfase even lang als bij het bij 20-30 droog ingezette zaad.

-Maximale kiemsnelheid- Het beeld isprinicipieel hetzelfde als bij P.nigrum,met dit verschil,dat na 30 graden de snelheid veel hoger is dan na 20 en 25 graden.

-Maximaal aantal gekiemd- Hier geldt hetzelfde,met dit verschil,dat na 20 graden het aantal geringer is dan bij zaad,dat niet warm is gestratificeerd (exp.3a) en na 25 graden iets groter.

-Konklusie.

Hier valt in grote lijnen hetzelfde te konkluderen als bij P.nigrum. De behandeling van 3 maand 30 graden van zaad dat tevoren niet bij 5 graden is gestratificeerd begunstigt de kieming bij 15 graden sterker,dan 6 weken 30° dit doet bij 15/10 graden.

Konklusie aangaande het effekt van warme stratifikatie.

Warme stratifikatie bevordert de kieming bij lagere temperatuur en wel des te meer naarmate de stratifikatie langer heeft geduurd en de stratifikatie hoger is (tot 30 graden).Stratifikatie bij 20 graden lijkt echter de kieming bij 15 graden niet te beïnvloeden.

De warme stratifikatie lijkt minder sterk te werken,naarmate het zaad bij de lagere temperatuur minder dormant is.

Experiment 5.

Kieming bij afwisselend hogere temperaturen en 5 graden C van van zaad van verschillende soort,voorbehandeling en ouderdom.

-Inleiding.

Zoals uit het bovenstaande is gebleken,kiemt Phyteuma zaad alleen bij5graden totaal.Bij hogere temperaturen kiemt slechts een deel van de zaden. Behalve bij 10 graden wordt de kieming meestal op een bepaald tijdstip beëindigd.

Vermoed werd,dat dit niet te wijten was aan een afsterven van het zaad bij de resp. hogere temperaturen,maar aan(sekundaire) dormancy van het zaad (zie ook exp.4b).Daarom werd nagegaan,of door tijdelijke overplaatsing naar lagere temperatuur (zoals in exp.4b),in dit geval 5 graden C,de kieming weer op gang zou kunnen worden gebracht.

-Behandeling.

Een aantal series van zaden met verschillende voorgeschiedenis,die bij 10,15,15/10,25/10,en 30/5 graden verbleven en waarin de kieming bij deze temperaturen was beëindigd,is op 27-7-1974 overgeplaatst naar 5 graden.Na ruim 2 maanden bij deze temperatuur te hebben verbleven zijn de zaden weer overgeplaatst naar een,meestal dezelfde,hogere temperatuur.In een aantal gevallen zijn de zaden na 1 maand hogere temperatuur weer bij 5 graden geplaatst, daarna na 1 maand weer bij hogere temperatuur,enz.

-Resultaten (zie tabel 7 , 8 ,fig. 7,25,29,30,31,32,33,34,35,en 36).

-N.B.In tabel 7 en 8 en in de histogrammen (fig. 35 , 36) is het maximale kiemingspercentage bij iedere temperatuur berekend t.o.v. het aantal zaden,dat nog niet bij de vorige temperatuur is gekiemd en naar deze temperatuur is overgebracht.De maximale kiemsnelheid per 150 zaden is bij iedere temperatuur op dezelfde wijze berekend.Dit is evenals in exp.1c en 3b gedaan om de onderlinge vergelijkbaarheid te vergroten.

Gedurende de eerste periode van 2 maand 5 graden vindt weinig kieming plaats.Het zaad kiemt echter veel beter in de volgende periode met opnieuw hogere temperaturen.Wat daarbij opvalt is,dat ook nu weer bij de hogere temperaturen de kieming meestal na enkele weken beëindigd wordt.

Gedurende de tweede plaatsing bij 5 graden is de kieming (gezien kiemsnelheid,het relatief aantal gekiemde zaden) meestal veel sterker dan gedurende de eerste plaatsing en ook meestal veel sterker dan bij de voorafgaande hogere temperatuur.In dit geval blijft de kieming bij 5 graden meestal doorgaan, dus anders dan bij hogere temperaturen.

Gedurende de tweede plaatsing bij hogere temperatuur kiemt het zaad meestal ook relatief beter dan bij de eerste plaatsing na 5 graden.De kieming verloopt nu echter doorgaans niet beter dan gedurende de voorafgaande periode van 5 graden.

-Konklusie.

Het zaad,dat bij hogere temperatuur niet kiemt,kan bij lagere temperatuur,in dit geval 5 graden,nog wel kiemen (zie ook exp.4b).

Afwisseling van de hogere temperatuur met perioden van 5 graden bevordert, vooral als dit meerdere malen na elkaar gebeurt,de kieming bij die hogere temperatuur in sterke mate.

Bij 5 graden blijft de kieming (zoals in exp.1c,2,en 3b) meestal doorgaan totdat alles is ontkiemd.Bij hogere temperaturen verloopt de kieming meestal eerst vrij snel om vervolgens ook al weer vlot te worden beëindigd.

Experiment 6.

Invloed van verschillende omstandigheden op de kiemkapaciteit van vers zaad.

-Inleiding.

Het is bekend,dat na de oogst verschillende omstandigheden gedurende de opslag de mate van dormancy van zaad kunnen beïnvloeden,zoals licht, vochtigheid,temperatuur,duur van de opslag,mate van rijpheid,enz. (Quail, Carter,1968).

Tot nu toe zijn de meeste proeven gedaan met zaad,dat na de oogst droog en in het donker bij 5 graden C is bewaard.Het leek daarom zinvol,om direkt na de oogst het zaad een aantal verschillende behandelingen te laten ondergaan.

In onderstaande experimenten is aandacht besteed aan de faktoren temperatuur,vochtigheid,ouderdom en de mate van rijpheid van zaden.De faktor licht is buiten beschouwing gelaten.

-Soort zaad:Phyteuma nigrum,geoogst in juli 1974.

a.Invloed van verschillende behandelingen direkt na de oogst op de kiemkapaciteit bij 5 en 15 graden.

-Behandeling:Er zijn grote hoeveelheden zaad direkt na de oogst op 20-7-1974 weggezet bij resp.5,15,en 25 graden,zowel vochtig (in glazen schaal met diameter van 14 cm met dubbele laag filtreerpapier) als droog (in afgesloten plastic potje).De zaden ontvingen 12 uur licht per etmaal.

1.Inbibitie bij 15 graden na 2 maanden bewaren.

-Resultaten (zie fig.37,38,39).

De zaden,die bij 5 graden vochtig zijn bewaard kiemen snel tot bijna 75%.De overige series (droog 5,15,25,vochtig 15,25 graden) kiemen vrijwel niet,echter later wel na overplaatsing naar 5 graden.De kieming komt hier eerst langzaam opgang,maar na 2-3 maanden treedt er een aanmerkelijke versnelling in het kiemproces op.Het kiemingsverloop bij 5 graden vertoont veel overeenkomst met dat in exp.1c en 3b.(5 graden resp. 1 en 18 maanden na de oogst).

Na overplaatsing naar 5 graden kiemt het zaad,dat bij 25 graden is bewaard beter dan het zaad,dat bij 15 graden en dat droog bij 5 graden is bewaard.Tussen 15 graden en droog 5 graden is er weinig verschil,evenals tussen 25 vochtig en droog en tussen 15 graden vochtig en 15 graden droog.

In de schalen,waarin bij 15 graden van het bij 5 graden vochtig bewaarde zaad veel ontkiemd is,verloopt de kieming bij 5 graden vervolgens veel geleidelijker dan in de overige schalen.

In de schaal,waarin zaad bij 5 graden vochtig werd bewaard,waren binnen enkele maanden vrijwel alle zaden gekiemd.Exacte gegevens zijn hierover echter niet bekend,aangezien een onbekende hoeveelheid zaad was ingezet.

2.Inbibitie bij 15 graden na 4 maanden bewaren.

-Resultaten.

In de schaal,waarin zaden vochtig bij 5 graden werden bewaard,was nu vrijwel alles ontkiemd.Uit deze schaal werden derhalve geen zaden meer overgebracht naar 15 graden.De kieming van het overige zaad bij 15 graden was nu(vrijwel) nihil.

3.Inbibitie bij 5 graden na 6 maanden bewaren.

De zaden zijn nu niet eerst bij 5 graden geplaatst,maar direkt bij 5 graden,aangezien te verwachten was,dat de kiëming bij deze temperatuur sneller op gang zou komen.Het was wegens tijdgebrek niet mogelijk het experiment hier helemaal te vervolgen.

-Resultaten(zie fig. 40).

Het zaad,dat droog bewaard bij 25 graden kiemt niet,het zaad dat vochtig bij 15 en dat wat bij 25 was bewaard,begint bij 5 graden binnen een week te kiemen,in eerste instantie echter in geringe percentages.

Na ruim 3 maanden treedt er een versnelling op in het kiemproces (als in eerdere experimenten).Vochtig bewaren bij 25 graden en droog bewaren bij 5 graden lijkt de kieming bij 5 graden het meest te bevorderen.

b.Invloed van 1 t/m 5 weken stratifikatie bij 5 graden op de kieming van 2,5 maand droog bij 5 graden bewaard zaad bij verschillende temperaturen.

Doel van dit experiment was om na te gaan in hoeverre in dit stadium door stratifikatie bij 5 graden de dormancy af zou gaan nemen.

1.Behandeling:Zaad,dat 2,5 maand droog bewaard is bij 5 graden is geïnbibeerd bij 5 graden.Vervolgens zijn na resp.1,2,3 weken stratifikatie series overgeplaatst naar 15 graden.

-Resultaten.

Het aldus behandelde zaad kiemt slechts in geringe mate bij 15 graden (resp. kiempercentages van 7,16,en 11%),echter wel iets beter dan het zaad dat 2 of 4 maanden droog bij 5 graden is bewaard (resp.kiempercentages van 2 en 1%).

2.Behandeling:Na 5 weken stratifikatie bij 5 graden (zie bij 1) overplaatsing naar 10,15,20,25,30,en 30/5.

-Resultaten (zie fig. 41).

Bij 15 graden kiemt het zaad opnieuw in geringe mate (10%),maar bij 20-30 graden kiemt het nog minder goed.Het zaad kiemt veel beter bij 30/5 graden (ruim 26%) en bij 10 graden (bijna 50%,als in exp.2a).Bij 30/5 wordt de kieming al vlot op een bepaald niveau beëindigd,maar bij 10 graden blijft deze,net als b.v. in exp.2a,geleidelijk en trapsgewijs doorgaan.

Het zaad,dat bij 25 en 30 graden nauwelijks kiemt,kiemt vervolgens bij 5 graden wel vrij vlot.

-Konklusies exp.6a en b.

Wanneer vers zaad direkt na de oogst bij 5 graden wordt geïnbibeerd, dan begint het direkt te kiemen.Het zaad wordt dus bij deze temperatuur niet dormant óf de dormancy verdwijnt snel.

Indien het zaad na 2 maanden stratifikatie bij 5 graden na de oogst naar 15 graden wordt overgeplaatst kiemt het zeer snel tot ± 75%.

Het zaad,dat droog bij 5 gr. en bij 15 en 25 gr. is bewaard,is bij 15 graden grotendeels dormant,maar kiemt vervolgens wel bij 5 graden,hoewel langzamer dan direkt na de oogst.

Er is geen duidelijk verschil in invloed te bespeuren tussen droog bewaren bij 5 gr. en droog en vochtig bewaren bij 15 en 25 gr.,behalve dat vochtig bewaren bij 25 gr. de kieming bij 5 graden iets meer lijkt te begunstigen.

Wanneer

↓

Wanneer zaad na enkele maanden droog bewaren bij 5 graden bij 5 graden wordt geïnbibeerd,blijkt de dormancy bij 15 graden daardoor wel iets minder te zijn dan bij zaad,dat na de oogst gedurende 2 maanden droog bij 5 graden is bewaard.

Bij 20-30 graden kiemt het zaad na 5 weken stratifikatie in dit geval minder goed dan bij 15 graden (als in exp.2a en 3a),bij de wisseltemperatuur 30/5 echter veel beter (als in exp.3a) terwijl bij 10 graden de kieming geleidelijk,langzamer dan bij 5 graden,blijft doorgaan (als in exp.2a en 3a).

c.Kiemkapaciteit van zaad uit zaadkoppen van verschillende kleur.

-Inleiding.Na de bloei verkleuren de zaadkoppen van groen via geelbruin naar donkerbruin.De kleur van de zaadkoppen zou de mate van rijpheid van de zaadkoppen en van het zaad kunnen aangeven.Daarom zijn direkt na de oogst zaden uit zaadkoppen van verschillende kleur geïnbibeerd bij 15 graden.

-Materiaal en methode:Ingezet zijn witte zaden van groene zaadkoppen,witte zaden van geelbruine zaadkoppen,idem van bruine zaadkoppen en bruine zaden van bruine zaadkoppen.De zaden zijn direkt na de oogst geïnbibeerd bij 15 graden.

-Resultaten(zie fig.42).

Het zaad kiemt zelfs na 1/2 jaar nog vrijwel niet bij 15 graden.Na overplaatsing naar 5 graden kiemt het zaad wel.De zaden uit de groene zaadkoppen kiemen slecht,die uit bruine zaadkoppen (zowel bruine als witte zaden) kiemen vrij goed.De zaden uit de geelbruine koppen lijken iets minder goed te kiemen,maar het verschil is niet groot.

-Konklusie.

Zaden uit groene zaadkoppen zijn waarschijnlijk nog niet genoeg gerijpt.Het lijkt overigens weinig uit te maken of het voor de verschillende experimenten gebruikte zaad uit bruine danwel uit geelbruine zaadkoppen afkomstig is.In vele voorafgaande experimenten is er echter een vrij grote variatie in de mate van kieming per zaadtype per soort van behandeling.We sluiten het niet geheel uit,dat dit ten dele geweten moet worden aan een ongelijke spreiding van zaad in verschillende stadia van dormancy over de monsters.

Experiment 7.

Invloed van bepaalde mate van uitdroging van geïnbibeerd zaad op de kieming daarvan.

-Inleiding.

Per soort per type van behandeling (per serie van 3 maal 50 zaden) bleek er vaak een grotevariatie te bestaan in bereikte kiempercentages. Als mogelijke oorzaken zijn hiervoor o.m. aan te wijzen:1.Zaden in verschillende stadia van dormancy zijn niet gelijkmatig over de verschillende monsters verdeeld (50 zaden per schaal zou in dat geval wellicht een te gering aantal zijn),2.Zaden kunnen in meer of minderemate door schimmels zijn aangetast (zie ook de discussie),3.De vochtigheidstoestand van substraat en lucht is waarschijnlijk niet altijd en niet in iedere schaal gelijk,sommige schalen kunnen af en toe te sterk zijn uitgedroogd of te vochtig zijn geweest (waardoor ook de kans op schimmelen groter zou kunnen worden).

Zoals we in exp.2a en 2b hebben gezien kan uitdroging van het filtreerpapier de kieming bij 30/5 graden in sterke mate hebben geremd.

In onderstaande proeven is aan het laatste aspect enige aandacht besteed.

a.Kiemproeven in petrischalen,die kontinu vochtig zijn gehouden.

-Methode:Vier series van 3 maal 50 zaden zijn geïnbibeerd bij 15 graden in petrischalen waarin de vochtigheid zoveel mogelijk konstant werd gehouden.Daartoe dreven de schalen,die aan de onderkant geperforeerd waren, ieder in een koelkastbakje,gevuld met aqua demi.De petrischalen waren d.m.v. aangeplakte stukjes polystyreen drijvend gemaakt.

-Resultaten en konklusies.(zie tabel 9).

Vergeleken is de gemiddelde standaardafwijking van het gemiddelde kiempercentage per serie,berekend over een aantal observaties tussen de 14e en 25e dag na inbibitie,met dito gegevens van 4 andere series,die in dezelfde periode op normale wijze bij 15 graden zijn ingezet.

De standaardafwijking is gemiddeld wel geringer (16% tegen normaal 24 %), maar desondanks nog vrij groot.Het gemiddelde kiempercentage na 35 dagen is echter eveneens iets lager (20 tegen normaal 26%)Op grond van het laatste zou men kunnen veronderstellen,dat al te grote vochtigheid ook niet zo gunstig is.

b.Invloed van uitdroging van geïnbibeerd zaad op de kiemkapaciteit.

-InleidingHet is mogelijk,dat indien het Phyteuma zaad te sterk uitdroogt,het daardoor beschadigd wordt of in sterkere mate (of opnieuw) dormant wordt (zie ook de kieming bij 30/5 in exp.2a).

Maar uit de literatuur (zie o.a. May,1962,Groot,1973) is bekend,dat bij veel soorten het zaad en ook de zich daaruit ontwikkelende planten juist na herhaaldelijke cycli van inbiberen en uitdrogen beter bestand worden tegen droogte.Ook kan de kiemkapaciteit door deze cycli verhoogd worden.

In het onderstaande experiment is een aanzet gedaan tot een onderzoek naar de reaktie van Phyteuma zaad op dergelijke behandelingen.

1.Invloed van 12 uur dehydratie op kieming van droog ingezet zaad na inbibitie van verschillende duur bij 15 graden.

-Methode-Zaad van P.nigrum ,geoogst in juli 1972 en 21 maand droog bewaard bij 5 graden,is geïnbibeerd bij 15 graden gedurende resp. 12,24, 36,48,en 72 uur en 5 en 8 dagen.Daarna werd het zaad gedurende 12 uur gedroogd bij kamertemperatuur in een vacuümexsiccator.Hierna werd het zaad opnieuw geïnbibeerd bij 15 graden.

-Resultaten en konklusies.

↓

-Resultaten en konklusies.(zie fig. 43,44).

Gezien het verloop van de kiemkurven,maximale kiemsnelheden en maximale aantallen gekiemde zaden na 28 dagen lijkt de dehydratie de kieming enigszins te remmen.Uit dit experiment is echter niet gebleken,dat er een eenduidig verband bestaat tussen de lengte van de voorafgaande inbibitieperiode en het verloop van de kieming na dehydratie.

2.Invloed van 24 uur dehydratie op de kieming van warm gestratificeerd oud zaad na inbibitie van verschillende duur bij 15 graden.

-Inleiding.Gezien de resultaten van andere proeven (exp.4) welke gelijktijdig met bovenstaand experiment plaatsvonden,leek het beter het zaad vóór de inbibitie bij 15 graden een zodanige voorbehandeling te laten ondergaan,dat de kieming bij 15 graden in belangrijke mate wordt gestimuleerd.De resultaten zouden aldus wellicht iets meer betrouwbaar kunnen worden.Daarom is in de eerste plaats 2 jaar oud zaad gedurende 2 maanden gestratificeerd bij 30 graden.De dehydratie periode is verdubbeld in de hoop dat de dehydratie hierdoor meer effekt zou hebben.

-Methode.Zaad van P.nigrum,geoogst in juli 1972,is na 24 maanden droog te zijn bewaard bij 5 graden vervolgens gedurende 2 maand gestratificeerd bij 30 graden in een glazen petrischaal met diameter van 14 cm,voorzien van een dubbele laag filtreerpapier.In verband met afwezigheid wegens vakantie kon het filtreerpapier gedurende 1 maand niet worden bevochtigd.Daarom is de schaal uit voorzorg tegen uitdroging gewikkeld in doorzichtig plastic.

Na 2 maand stratifikatie bij 30 graden is als kontrole 1 serie van 3 maal 50 zaden direkt overgeplaatst naar 15 graden (A),andere series zijn op bepaalde tijden gedurende 24 uur gedehydreerd bij kamertemperatuur in een vacuümexsiccator:vóór plaatsing bij 15 gr.(B),na 2 dagen 15 gr.(C en D),na 4 dagen 15 gr. (E) of na 12 dagen 15 gr.(F).Vervolgens is het zaad opnieuw geïnbibeerd bij 15 graden,waarna serie D na 2 dagen opnieuw 24 uur is gedehydreerd,waarna opnieuw inbibitie volgde.

-Resultaten.(zie fig. 45).

De kontrole (A) kiemt niet zo goed als verwacht werd (vergelijk b.v. exp.4).Wellicht is dit daaraan te wijten,dat de zaden bij 30 graden toch enigszins zijn uitgedroogd.

De dehydratie,die voorafgaat aan de inbibitie bij 15 graden remt de kieming bij 15 gr. in sterke mate,zelfs méér dan dehydratie na 2,4,of 12 dagen 15 graden.

De dehydratie na 4 dagen 15 gr. lijkt de kieming bij 15 gr. iets meer te remmen dan die na 2 dagen 15 gr.De dehydratie na 12 dagen 15 gr. lijkt de kieming weer iets minder te remmen.De verschillen zijn overigens niet duidelijk.

Twee cycli van inbiberen en dehydreren werken duidelijk wel meer remmend dan 1 cyclus.

-Konklusie.

Dehydratie van aldus behandeld zaad verlaagt de kiemkapaciteit daarvan,vooral als de dehydratie nog een tweede maal herhaald wordt.Opvallend is, dat het zaad,dat bij 30 graden is geïnbibeerd (bij welke temperatuur het zaad niet wil kiemen) meer gevoelig is voor de dehydratie dan het zaad,dat enige tijd bij 15 graden is geïnbibeerd.

3.Invloed van 24 uur dehydratie op kieming van koud gestratificeerd vers zaad.

-Inleiding.In de tweede plaats is vers zaad gedurende 2 maand geïnbibeerd bij 5 graden (in het kader van exp.6a).Bij deze temperatuur bleek het zaad op korte termijn al in sterke mate te kiemen.

Verwacht werd,dat dit zaad na overplaatsing naar 15 graden goed zou gaan kiemen,zodat de invloed van de dehydratie vrij goed zou zijn na te gaan.

Naast niet gekiemde zaden zijn in dit experiment tevens kiemende zaden (die juist zijn opengebarsten) en gekiemde zaden (waar de radikula al duidelijk is verschenen) gedehydreerd.

-Methode:Zaad van P.nigrum,geoogst in juli 1974 is na de oogst 2 maand gestratificeerd bij 5 graden.Vervolgens is één kontrole serie overgebracht naar 15 graden (A).De andere series zijn 24 uur gedehydreerd bij kamertemperatuur in een vacuümexsiccator.Serie B:nog niet gekiemde zaden zijn vóór overbrenging naar 15 graden gedehydreerd,C:idem na 1 dag plaatsing bij 15 graden,D:bij 5 gr. kiemende zaden zijn voor overbrenging naar 15 gr. gedehydreerd,E:bij 5 gr. gekiemde zaden zijn voor overbrenging gedehydreerd, na overbrenging naar 15 gr. is nagegaan of de kiemplanten zich verder ontwikkelden.

-Resultaten-(zie fig. 46).

De kontrole (A) kiemt zeer snel bij 15 graden (als in exp.6a), dehydratie vóór overbrenging naar 15 graden remt de kieming bij deze temperatuur vrij sterk,na 1 dag plaatsing bij 15 graden nog meer.

Dehydratie van kiemende zaden remt de kieming van deze iets meer dan die van nog niet kiemende zaden,maar minder dan die van zaden,die 1 dag bij 15 graden zijn geplaatst.

Gekiemde zaden gaan na dehydratie te gronde.

-Konklusie.

De kieming-remmende werking van dehydratie blijkt in dit experiment duidelijker. Dehydratie van bij 5 graden kiemende zaden werkt iets meer remmend dan die van nog niet kiemende zaden.Bij 15 graden kiemende zaden worden echter veel meer door dehydratie geremd.Gekiemde zaden zijn niet tegen uitdroging bestand.

Samenvatting experiment 7.

Uitdroging van Phyteuma zaad vermindert de kiemkapaciteit van dit zaad.De lengte van de inbibitie periode voorafgaande aan de uitdroging lijkt weinig invloed uit te oefenen,wel lijkt echter de lengte van de dehydratieperiode (12 uur enige remming,24 uur duidelijke remming) een rol te spelen. (Het is misschien wel interessant om in dit verband een vergelijking te maken met een experiment van J.Groot (1973):bij Plantago major heeft ook de lengte van de inbibitieperiode (5 tot 60 minuten-deze soort kiemt veel sneller dan Phyteuma-) geen invloed,maar de kiemsnelheid en de kiempercentages worden na uitdroging juist groter naarmate de droogte periode langer is (6 tot 72 uur)).

Helaas was er geen tijd beschikbaar om verdere experimenten te doen zoals aangaande de invloed van lengte van de droogfase,invloed van de temperatuur gedurende het drogen,enz.

Wat tenslotte zeer opvalt is dat dehydratie des te negatiever effekt sorteert naarmate de voorafgaande inbibitie temperatuur hoger was (5,15,of 30 graden).Kiemende zaden lijken nauwelijks meer door dehydratie in hun ontwikkeling te worden geremd dan zaden,die nog niet gekiemd zijn.Juist ontkiemde zaden zijn echter niet tegen dehydratie bestand.

Discussie.

De gegevens van de voorafgaande experimenten zijn door verschillende oorzaken niet gemakkelijk te interpreteren.

Het kiemingsonderzoek is slechts oriënterend en fragmentair .Zaden met gelijke voorbehandeling zijn om praktische redenen niet altijd bij dezelfde kiemingstemperatuur geplaatst.

Er is een grote variatie in de mate van kieming per zaadtype per soort van behandeling.Zoals vermeld zou dit in enige mate geweten kunnen worden aan ongelijke spreiding van zaden,die in verschillende stadia van dormancy verkeren,over de zaadmonsters.Dit zal echter grotendeels te ondervangen zijn door per monster een grotere hoeveelheid zaden in te zetten.Voorts moet het een en ander waarschijnlijk voor een deel te wijten zijn aan variatie in vochtigheid en in de mate van schimmelen.In meerdere schalen schimmelde het zaad namenlijk.Om het schimmelen tegen te gaan zijn de zaden weliswaar herhaaldelijk overgeplaatst naar schone petrischalen met schoon filtreerpapier. We zijn er echter niet aan toe gekomen het zaad te gaan desinfekteren,aangezien we niet voldoende onderzoek hebben kunnen doen naar het effekt van het desinfekteren op de kiemkapaciteit van het zaad.

Niettegenstaande deze bezwaren hebben wij toch enigszins een beeld kunnen verkrijgen van de kiemingseigenschappen van Phyteuma.In hoofdzaak zullen wij het beeld trachten te schetsen voor P.nigrum,van welke soort de meest volledige gegevens verkregen zijn.

Wanneer zaad van P.nigrum na de oogst wordt opgeslagen dan blijft het onder verschillende omstandigheden,behalve in geval van stratifikatie bij 5 graden,in hoge mate dormant.Door narijpen tijdens droog bewaren neemt de dormancy vervolgens maar langzaam af,echter sneller indien de bewaartemperatuur hoger is.

Dit droog bewaarde zaad in na 1 1/2 jaar nog in hoge mate in toestand van dormancy.De minimale temperatuur waarbij dit zaad wil kiemen ligt waarschijnlijk beneden de 5 graden C,de maximale temperatuur in de buurt van de 20 graden C.In eerste instantie kiemt het zaad optimaal bij 15/10 graden (gemiddelde etmaaltemperatuur van 12,5 gr.),uiteidelijk echter bij 5 graden en in mindere mate bij 10 graden.

We kunnen het laatste welicht op de volgende wijze verklaren:
Het zaad van Phyteuma is bij 20-30 graden vrijwel volledig dormant.Bij 15 en bij 15/10 graden is het zaad in eerste instantie in de minste mate dormant, bij 10 graden en bij 25/10 en 30/5 graden (beide gemiddeld 17,5 graden) in iets sterkere mate.Bij 5 graden lijkt de dormancy eerst iets af te nemen, maar zich vervolgens tijdelijk te verdiepen (gezien de stratifikatie experimenten).

Bij een temperatuur regime van 15/10,15,25/10,30/5,20-30 graden (dus gemiddeld boven de 12,5 graden) blijft daarna het grootste deel der zaden in staat van dormancy.Ze lijken echter vervolgens bij 10 graden in enige mate en bij 5 graden in sterke mate na te rijpen,in het laatste geval wel in zo sterke mate,dat op een gegeven moment binnen korte tijd alle zaad ontkiemt.

Het droog bewaarde zaad kiemt langzaam:bij 5 graden,waar alle zaad kiemt,is de kieming pas na 5-6 maanden beëindigd (met een maximale kiemsnelheid van 1-2% gekiemd per dag),bij 15/10 graden is na ruim 2 maanden de kieming beëindigd op een kiempercentage van 40% (max.kiemsnelheid 3% per dag).

Kieming van Phyteuma zaad kan overigens door verschillende omstandigheden versneld worden.Zo wordt bijvoorbeeld de kieming tijdelijk versneld als zaad na 4 maanden te zijn gestratificeerd bij 5 graden aan hogere temperatuur wordt blootgesteld (binnen ± 6 dagen gekiemd tot 75%,maximaal 26% per dag).

Hoewel Phyteuma zaad bij 20-30 graden vrijwel geheel in dormancy verkeert, rijpt oud zaad bij 25 en 30 graden wel versneld na t.o.v. temperaturen rond de 15 graden:het zaad kiemt daarna bij ± 15 graden beter,naarmate de temperatuur hoger was en de behandeling langer duurde (zo kiemt 1 3/4 jaar oud zaad na 4 weken stratifikatie bij 30 graden bij 15/10 graden in ruim 20 dagen tot ± 80%,bij een maximum van 13% per dag).

Wanneer temperaturen rond gemiddeld 15 graden (15/10,15,25/10,30/5) herhaaldelijk over langere perioden afgewisseld worden met 5 graden dan wordt de kieming bij de hogere temperatuur bevorderd door de narijping bij 5 graden.

Ook indien per etmaal hogere temperaturen worden afgewisseld met lage temperaturen,kiemt het zaad beter dan bij de hoge temperaturen alleen (15/10 beter dan 15,25/10 beter dan 25,30/5 beter dan 5 graden),waarschijnlijk niet slechts door de lagere gemiddelde etmaaltemperatuur,maar wellicht ook door de aard van de temperatuurveranderingen per etmaal.Zo kiemt het zaad beter bij 30/5 graden,waar de temperatuurverandering groter is en de narijping bij de twee uiterste temperaturen sneller verloopt,dan bij 25/10 graden,hoewel het gemiddelde per etmaal gelijk is (17,5 graden).

De kiemingseigenschappen van Phyteuma nigrum,zoals die uit bovenstaande experimentele gegevens naar voren komen,lijken wel in overeenstemming te zijn met die,welke zijn vastgesteld op grond van veldgegevens:

Indien het zaad direkt na de verspreiding vochtig zou liggen bij 5 graden,zou het snel kunnen gaan kiemen.Deze omstandigheden komen echter te velde in deze periode niet voor.Bij de hogere temperaturen,die dan heersen, zal het Phyteuma zaad juist vrijwel geheel dormant zijn,maar wellicht wel in bepaalde mate narijpen.Pas als het zaad langere tijd (3-4 maanden) gestratificeerd is bij lagere temperaturen,dus gedurende de late herfst en de winter, zal het kunnen gaan kiemen.

Zoals vermeld,wordt bij 5 graden aanvankelijk de dormancy verdiept van zaad,dat tevoren bij hogere temperaturen heeft gelegen.Het belang van deze eigenschap is niet duidelijk,maar misschien moet deze voorkomen,dat de kieming te vroeg,dus al in de herfst zal aanvangen.Het oekologische voordeel hiervan is vooralsnog echter duister.

Door het oplopen van de temperaturen in de loop van het voorjaar zal het zaad,voorzover het nog niet gekiemd is,opnieuw in rust gaan.Uitdroging van het zaad zal daar in sterke mate toe kunnen bijdragen.

Op het oekologische belang van het vroege tijdstip van kiemen zullen we later nog nader terugkomen.

Weliswaar kiemde het Phyteuma zaad in de experimenten doorgaans langzaam,terwijl bepaalde omstandigheden,die het kiemproces kunnen versnellen, zoals langere perioden van 25-30 graden te velde niet zullen voorkomen.Maar we moeten niet geheel uitsluiten,dat het zaad bij temperaturen van ± 5-10 graden snel kan kiemen onder invloed van (dagelijkse) temperatuurschommelingen.

Als het kiemingsonderzoek van Phyteuma zou worden voortgezet,zou het in het licht van deze overwegingen aanbeveling verdienen in de eerste plaats te trachten na te gaan aan welke temperaturen het Phyteuma zaad onderhevig is vanaf de tijd van verspreiding tot aan de volgende zomer.Deze omstandigheden zouden in experimenten globaal kunnen worden nagebootst en daarbij als stramien kunnen dienen voor een groter kader,waarbinnen verschillende faktoren zouden kunnen worden gevarieerd.

De kiemingseigenschappen van Phyteuma spicatum lijken grotendeels parallel te lopen met die van P.nigrum.Er zijn wel verschillen,maar daarbij moeten we wel in overweging nemen,dat het onderzochte spicatum zaad (geoogst in 1972) na afrijpen niet aan dezelfde omstandigheden onderhevig is geweest als het nigrum zaad.Het zaad is destijds n.l. tegelijkertijd geoogst,dat van P.spicatum direkt na het rijpen,maar dat van P.nigrum pas 1 maand na rijp worden.

IIIc. Invloed van lichtintensiteit op kieming en ontwikkeling van kiemplanten.

Inhoud.

	pag.
Inleiding	152
Experiment 1-Invloed van lichtintensiteit op de kieming .	155
1a-Kieming in donker bij 25/10 graden na 2 maand stratifikatie bij 5 graden	155
Behandeling	155
Resultaten	155
1b-Kieming in donker bij 15 graden,al dan niet na 1 week : inbibitie bij 15 graden in het licht	155
Behandeling	155
Resultaten	155
Konklusie	155
Experiment 2-Invloed van lichtintensiteit op de ontwikkeling van kiemplanten	156
Methode van lichtbeperking	156
2a-Invloed van lichtintensiteit op de ontwikkeling van kiemplanten	158
Materiaal en methode	158
Resultaten en konklusies	159
Mortaliteit	159
Konklusie	159
Beginsituatie stadium 1-3	160
Konklusie	160
Lengtegroei	161
Konklusie	163
Bladvorming	164
Konklusie	165
Versgewichten	166
Konklusie	167
Bladoppervlakte	167
Konklusie	167
Konklusie experiment 2a	168
2b-Regeneratieproef	169
Materiaal en methode	169
Resultaten	169
Beginsituatie,regeneratie	169
Wortelgewicht na oogst,lengtegroei,bladvorming, spruitgewicht,gewicht bladstelen per lengte-eenheid, bladgewicht,bladoppervlak per blad,bladoppervlak per plant,bladoppervlak per bladgewicht	170
Konklusie	171
2c-Invloed van de schaduwbuizen op mortaliteit van kiemplanten in het eerste ontwikkelingsstadium	172
Materiaal en methode	172
Resultaten	172
Konklusie	172
Discussie	173

Tabellen en figuren

Tabel 1	pag. 153	Fig.3	pag. 156	Fig.1,2,en 6-17
2	155	4	157	na pag. 190
3	156	5	160	
4	158			
5,6	159			
7	160			
8,9	169			
10	172			

IIIb. Invloed van lichtintensiteit op kieming en ontwikkeling van kiemplanten.

Inleiding.

Op grond van het beschrijvend veldonderzoek is gekonkludeerd, dat Phyteuma zich in het Drentsche Aa gebied, zoals ook elders, gedraagt als een licht- tot halfschaduwplant.

Bij generatieve planten zijn de bloeistengels langer naarmate de relatieve lichtsterkte op de standplaats geringer is door de hoogte van de vegetatie of door beschaduwing door bomen en struiken. De bloeistengels lijken dus naar het licht toe te groeien, de bloeiwijzen zouden aldus nogal lichtbehoeftig zijn. De overige omvang en de zaadproduktie van de planten lijken echter het grootst te zijn in vegetaties, die het zonlicht in enige mate temperen.

De kiem-, vegetatieve en generatieve planten van Phyteuma verschijnen al vroeg in het voorjaar.

Het zaad kiemt bij voorkeur bij lagere temperaturen. Bij hogere temperaturen neemt de kiemkapaciteit af, vooral als het geïmbibeerde zaad meerdere malen uitdroogt. In het veld verschijnen de kiemplanten dan ook al in februari. Het kiemingsmilieu lijkt optimaal te zijn tussen dood materiaal in vegetaties, die in het voorjaar al vrij hoog zijn en op enige hoogte nogal dicht, maar die bij de bodem vrij hol zijn. Waar mos groeit vindt men weinig kiemplanten. Op die plaatsen, waar veel kiemplanten worden aangetroffen, is het milieu wellicht zo gunstig voor kieming en eerste ontwikkeling van kiemplanten, doordat de (relatieve lucht-)vochtigheid hier hoger is, niettegenstaande het feit, dat de relatieve lichtsterkte hier laag is.

Vegetatieve en generatieve planten verschijnen in maart-april.

De kiemplanten en vegetatieve planten verwijnen echter alweer grotendeels in eind mei. De generatieve planten beginnen dan hun bladeren te verliezen (in geval van P.nigrum) en op het moment, dat het zaad gerijpt is (eind juni in geval van P.nigrum), is ook de bloeistengel afgestorven.

Phyteuma nigrum verdwijnt dus ook al weer vroeg in het jaar. P.spicatum verdwijnt een maand later. Dit vindt tot op zekere hoogte plaats in samenhang met de beschikbare lichthoeveelheid. In alle levensstadia lijkt de vitaliteit van P.nigrum n.l. eerder af te nemen naarmate de vegetatie in meerdere mate de lichtsterkte doet verminderen.

Op grond van deze gegevens ziet het er naar uit, dat Phyteuma weliswaar een vrij sterke behoefte heeft aan licht, maar eveneens behoefte heeft aan een hoge luchtvochtigheid. Veel zonlicht, gepaard gaande met hoge temperaturen en lage (lucht-)vochtigheid lijkt door Phyteuma te worden gemeden.

Het lijkt daarom interessant om het verband tussen vitaliteit van Phyteuma en de mate van lichtintensiteit en van luchtvochtigheid experimenteel te onderzoeken.

Vermoed wordt, dat vooral de oekologische eigenschappen van Phyteuma in het kieming- en kiemplantstadium een grote rol spelen. Daarom is, mede gezien de beschikbare hoeveelheid tijd, speciaal de invloed onderzocht van de lichtintensiteit op kieming van zaad en op de ontwikkeling van kiemplanten van Phyteuma nigrum en P.spicatum.

In natuurlijke vegetaties vertoont de lichtintensiteit een toename vanaf de bodem. In een aantal van onderstaande proeven zijn dergelijke intensiteitsgradiënten nagebootst.

Uit eerder gedane onderzoekingen (o.a. Grime 1965 en 1965a) is gebleken, dat "graslandplanten" een andere aanpassing vertonen aan lichtintensiteitsgradiënten dan "bosplanten" (zie tabel op volgende pagina):

Tabel 1.Enkele aanpassingen van graslandplanten en bosplanten aan lichtintensiteitsgradiënten in hun respektievelijke milieus.

milieu	grasland	bos
aard van het lichtintensiteitsgradiënt	-de beschaduwde laag is niet hoog	-de beschaduwde laag is hoog
	-wordt vernieuwd door uitbreiding van scheuten en bladeren vanaf de grond	-ontstaat door uitbreiding van het bladerdek
	-veel planten groeien boven deze laag uit	-de beschaduwing blijft ook na het kiemplantstadium doorgaans gedurende zeer lange tijd aanwezig
aanpassingen	-de planten vertonen aanvankelijk een sterke lengtegroei om de schaduw te ontwijken	-geen versterkte lengtegroei, de planten zullen hier door bepaalde aanpassingen de schaduw tolereren (zie ook hieronder)

Wanneer men planten,die in schaduw groeien,vergelijkt met planten, die in het volle zonlicht groeien,dan blijkt dat,zowel als het om individuën van één soort gaat als wanneer het om "schaduwsoorten" en "lichtsoorten" gaat, de eerste t.o.v. de laatste over het algemeen voorts de volgende kenmerken vertonen:(zie Blackman 1948,1951,1959,Daubenmire 1974,Grime 1965 en Treshow 1970):

1).Schaduwplanten bezitten meer bladoppervlak per plantgewicht,bij een verminderde bladdikte.Zodoende kan per plantgewicht meer lichtenergie opgevangen worden.Volgens Blackman (1951) is een schaduwplant een plant,waarbij een reduktie in lichtintensiteit een snelle toename in bladoppervlak/plantgewicht veroorzaakt van een aanvankelijk lage ratio in vol daglicht.Daarentegen kombineert een zonlichtplant een hoge bladoppervlak/plantgewicht ratio in vol daglicht met weinig verandering in deze ratio bij vermindering van lichtintensiteit.

Bij schaduwplanten is de ratio bladoppervlak/bladgewicht,de z.g. "standard leaf area" eveneens hoger.

2).Een belangrijke aanpassing van schaduwplanten aan lichtreduktie is een selektie voor een laag respiratie nivo en een langzame fotosynthese en groeisnelheid,niet alleen in schaduw,maar in alle omgevingen (Grime,1965). Dit leidt tot een lager vers en droog gewicht van wortels en spruit.

Aangezien echter de groeisnelheid een produkt is van de bladoppervlak per plantgewicht ratio en de netto assimilatiesnelheid per bladoppervlak,zal de invloed van lichtreduktie op de groeisnelheid en op wortel-spruitgewicht een resultante zijn van deze tegengestelde komponenten (Blackman,1959).

Daarentegen vertonen schaduw intolerante planten zelfs bij lage lichtintensiteiten hogere synthese snelheden dan tolerante planten,maar hier staat ook een hoger respiratie nivo tegenover.Deze hogere respiratie snelheid is weliswaar voordelig voor kolonisatie van onbeschaduwde,produktieve omgevingen, maar niet in schaduw. (Grime,1965).

3).Bij schaduwplanten is de verhouding wortelgewicht/spruitgewicht lager. De wortels zijn n.l. korter,doordat minder assimilatieprodukten van de spruit naar de wortel worden vervoerd.Planten,die in schaduw groeien,zijn hierdoor meer gevoelig voor vochtgebrek.

4).Bij schaduwplanten zijn de stengels dunner.

Zoals in bovenstaande tabel staat vermeld ontwijken graslandplanten doorgaans lichtreduktie door versterkte lengtegroei.Na de kieming is de lengtegroei aanvankelijk grotendeels onafhankelijk van de lichtreduktie.Ze wordt dan n.l. in zekere mate bepaald door de hoeveelheid zaadreserve.Soorten met grote zaden vertonen dan ook over het algemeen een grotere strekkingsgroei in antwoord op lichtreduktie dan soorten met kleinere zaden.

Wanneer de zaadreserve is uitgeput of niet beschikbaar is,is de lengtegroei vervolgens afhankelijk van twee tegengestelde processen:1)het aanbod aan assimilatieprodukten (direkt gerelateerd aan de lichtintensiteit),en 2)remming van celwandstrekking (omgekeerd gerelateerd aan de lichtintensiteit). Als de z.g. fotoinhibitie de beperkende faktor is,zal de lengtegroei dus afnemen bij toeneme van de lichtintensiteit.Als daarentegen de hoeveelheid assimilatieprodukten beperkend is,(soms bij dezelfde soort,zoals bij Rumex acetosa,maar dan in een later stadium van ontwikkeling) dan wordt in dat geval de groei versneld.(Grime,1965).

In het licht van het bovenstaande rijst de vraag,op welke wijze Phyteuma zal reageren op vermindering van lichtintensiteit.

Experiment 1.

Invloed van lichtintensiteit op de kieming.

Onderzocht is slechts of zaden van Phyteuma nigrum en P.spicatum in het donker tot kieming in staat zijn en zoja,hoe de kiemplanten zich verder ontwikkelen.

a.Kieming in donker bij 25/10 graden na 2 maand stratifikatie bij 5 gr.

-Behandeling:zaad van P.nigrum,dat 19 maand droog is bewaard bij 5 graden is in een hoeveelheid van 3 maal 50 zaden in het donker gestratificeerd bij 5 graden.Na 2 maand is het zaad,eveneens in het donker,geplaatst bij 25/10 graden.De petrischalen werden verduisterd m.b.v. aluminiumfolie,de schalen zijn onderzocht in de donkere kamer bij groen licht.

-Resultaten (zie fig.1):Het zaad kiemt in het donker nauwelijks.De kiemplanten gaan na verloop van tijd te gronde.
Als de schalen later in het licht worden geplaatst bij afwisselend 5 en 25/10 graden wil het zaad echter wel kiemen.

b.Kieming in donker bij 15 graden,al dan niet na 1 week inbibitie bij 15 graden in het licht.

Nogmaals zijn zaden in het donker geïnbibeerd.Aangezien stratifikatie bij 5 graden echter minder gunstige invloed bleek uit te oefenen dan eerst werd vermoed zijn de zaden nu direkt geïnbibeerd bij een hogere temperatuur, in dit geval 15 graden.Een deel van de zaden is eerst gedurende een week geïnbibeerd in het licht.Dit is gedaan om na te gaan im hoeverre licht in dit stadium van inbibitie van belang is voor het kiemingsproces.

-Behandeling:Zaad van Phyteuma nigrum en P.spicatum,dat gedurende 23 maand droog is bewaard bij 5 graden is in donker geïnbibeerd bij 15 graden,al dan niet na 1 week inbibitie in licht bij 15 graden.Zie verder bij exp.1a.

-Resultaten (zie fig.2):De zaden kiemen wel in het donker,echter nog steeds in geringe mate.De invloed van 1 week inbibitie in licht is niet duidelijk.De kiemplanten ontwikkelen zich in het donker anders dan in het licht.De lengte van de wortel is bij maximale groei op filtreerpapier in donker even groot als in licht (zie onderstaande tabel).De lengte van het hypokotyl is echter bijna drie keer zo groot.Door lichtgebrek is blijkbaar de strekkingsgroei van het hypokotyl versterkt.

Tabel 2.Maximale ontwikkeling van kiemplanten op filtreerpapier in het donker en in het licht,P.nigrum.

	licht	donker
lengte van de wortel in mm	0,8	0,8
lengte van het hypokotyl in mm	0,4	1,1

De kiemplanten ontwikkelen zich in het donker niet volledig.Vaak komen m.l. de kiemlobben niet helemaal los van het zaad.De planten sterven binnen een maand af.

-Konklusie.Zaden van Phyteuma kunnen wel in het donker kiemen,echter wel in veel mindere mate dan in licht.Na kieming treedt er versterkte strekkingsgroei op in het hypokotyl.De kiemplanten ontwikkelen zich in het donker niet volledig en gaan na enige tijd te gronde.

Experiment 2.

Invloed van lichtintensiteit op de ontwikkeling van kiemplanten.

In onderstaand experiment is de invloed van lichtintensiteit op de ontwikkeling van kiemplanten onderzocht door deze in verschillende stadia van ontwikkeling op te laten groeien in lichtsterktegradiënten van verschillende aard.

Methode van lichtbeperking.

In dit experiment zijn lichtintensiteitsgradiënten gekreëerd door middel van perspexbuizen,die in meer of mindere mate lichtdoorlatend zijn en boven kiemplanten van Phyteuma nigrum en van P.spicatum zijn geplaatst.De lengte van deze buizen is 12 cm,de binnendiameter 34 mm en de buitendiameter is 40 mm.Elke buis bevat één plant.

De buizen zijn geplaatst in plastic bakken van 30×30×10 cm,bevattende een mengsel van 1 deel potgrond op 1 deel scherp zand.De buizen zijn gesteken 2 cm diep in de grond.Gebruikt zijn 12 plastic bakken.Elke bak bevat 12 buizen,op een zodanige manier gerangschikt,dat de onderlinge afstanden gelijk zijn (zie fig.3).

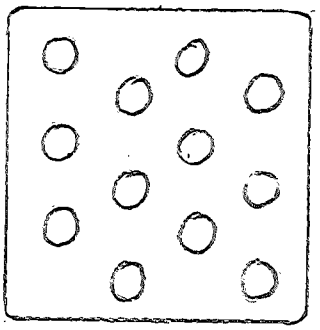


Fig.3.

Posities van de perspexbuizen in een plastic bak

De plasticbakken zijn geplaatst in een betonnen bak in een kas van het Laboratorium voor Plantenoekologie.Boven deze bak hangen 6 TL-buizen van elk 40 W/33. Over deze TL-buizen was gedurende het experiment een stuk zwart landbouwplastis aangebracht met het doel de invloed van het daglicht zoveel mogelijk buiten te sluiten.Het lichtregime is d.m.v. een tijdklok als volgt bepaald: 16 uur licht per etmaal van 4.00 uur tot 20.00 uur.

Er is gebruik gemaakt van 3 buistypen,zie onderstaande tabel 3.

Tabel 3.Overzicht van typen proefbuizen.

Type buis	Omschrijving	Lichtbeperking onder in de buis t.o.v. doorzichtige buis
B	doorzichtige buis	0
1	doorzichtige buis met onderaan rondom een 1,8 cm brede strook zwart plastic	± 45%
2	de buitenkant van de buis is geheel bedekt met een laag aluminiumverf	gemiddeld ± 89%, ± 92% tussen de TL-buizen, ± 86% recht onder een TL-buis

De mate van lichtbeperking is berekend ten opzichte van de lichtintensiteit in de doorzichtige buis.De lichtintensiteit is als volgt gemeten met behulp van een luxmeter.De fotocel van de meter is afgedekt met een velletje rubber,waarin een gat is aangebracht ter grootte van de binnendiameter van de buis,die op de fotocel is geplaatst.De afstand van de onderkant van de buis tot aan de TL-buizen was gedurende de meting dezelfde als die welke gedurende de proef is aangehouden:± 50 cm.

De lichtsterkte onderin de doorzichtige buis is ± 5000 lux.

De lichtbeperking is onderin buis type 2 hoger wanneer de buis tussen de TL-buizen is geplaatst dan wanneer hij recht onder een buis is geplaatst. Daarom zijn de bakken op gezette tijden gedraaid en van plaats veranderd.

In de buizen van type 1 en 2 valt een gradiënt waar te nemen in lichtintensiteit (zie onderstaande fig.4).Zoals vermeld verkrijgt men zodoende een nabootsing van gradiënten die in natuurlijke vegetaties optreden.

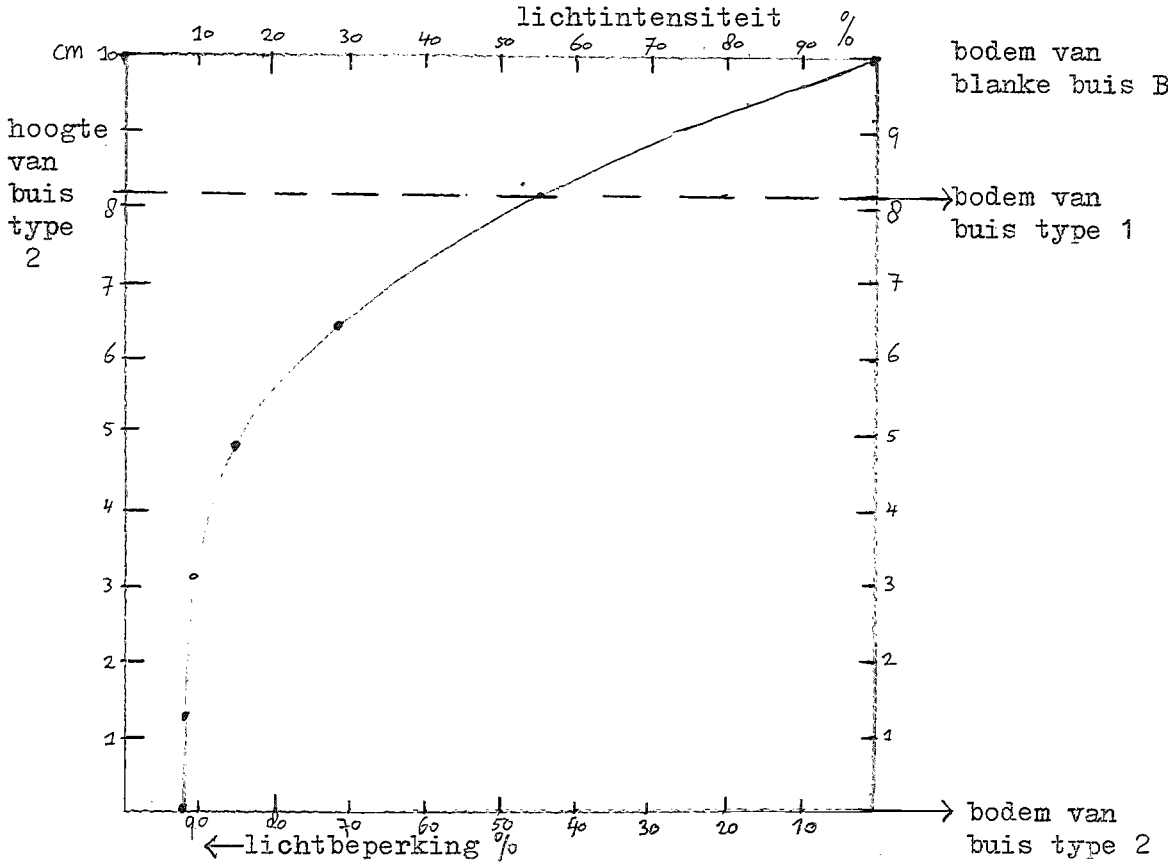


Fig.4.Gradiënt van lichtintensiteit in buistypen 1 en 2,recht onder een TL-buis.Lichtintensiteit uitgedrukt in % t.o.v. blanke buis.

Aan het gebruik van deze buizen zijn echter wel een aantal nadelen verbonden.Zo verandert in de buizen,anders dan in natuurlijke vegetaties,de spectrale samenstelling van het licht maar weinig met de hoogte.Bovendien wordt in de beschaduwde gedeelten zijdelingse lichtinval verhinderd.(Grime,1965).

Voorts treedt er in de buizen niet alleen een beperking op in lichtintensiteit maar alsmede een vermindering van ventilatie,toename in vochtigheid en een verhoging van temperatuur (Grime,1965).Deze faktoren zijn door ons niet nader onderzocht,maar wel is in buis type 2 de temperatuurverhoging tegengegaan door in navolging van Grime (1965) de buitenkant van de buis te bedekken met een laag aluminiumverf.

Experiment 2a.

Materiaal en methode.

De invloed van lichtbeperking is onderzocht in drie opeenvolgende stadia in de ontwikkeling van kiemplanten van Phyteuma nigrum en P.spicatum:ontkiemende zaden en kiemplanten van verschillende grootte (zie onderstaande tabel 4).De proef is gestart op 5 maart 1974.

Tabel 4.Overzicht van stadia van ingaan van lichtbeperking.

Stadium	Omschrijving
1	buizen type 1,2,en B zijn geplaatst boven ontkiemende zaden
2	buizen type 1 en 2 zijn geplaatst boven kiemplanten met gemiddeld 1 blad (naast de 2 kiembladeren),nadat ze 16 dagen na planten in buis B zijn opgegroeid
3	buizen type 1 en 2 zijn geplaatst boven iets grotere kiemplanten,die 44 dagen na planten in buis B zijn opgegroeid.

Omdat gevreesd werd,dat vele van de ontkiemende zaden door uitdroging tegronde zouden gaan,zijn de planten van stadium 2 en 3 niet gepoot als kiemende zaden maar als juist ontwikkelde kiemplanten.Weliswaar zou hierdoor de blanko van stadium 1 wellicht een minder adeekwate referentie vormen voor stadium 2 en 3.Maar verwacht werd,dat dit geen al te grote problemen op zou leveren,aangezien de resultaten van de planten van stadium 3 tot aan 44 dagen mede als blankowaarden kunnen dienen.

Aldus zijn per soort ingezet:

12 buizen	B	met planten in stadium 1
10	1	
10	2	
10	1	in stadium 2
10	2	
10	1	in stadium 3
10	2	

Totaal:72 buizen

Gemiddeld om de acht dagen is de lengte gemeten van de bladstengels-indien het aantal bladeren groter is dan drie is dit alleen gedaan bij de drie grootste bladeren-en is het aantal bladeren geteld.

Na ± 80-85 dagen (rond 30 mei) zijn de P.spicatum planten geoogst en zijn van de P.nigrum planten de sprüiten geoogst.Op dit tijdstip is de lengte gemeten van alle bladstengels,is het aantal bladeren geteld,zijn de versgewichten bepaald van bladeren,bladstengels en wortels (alleen P.spicatum) en is de bladoppervlakte bepaald (alleen P.nigrum).Wegens tijdgebrek zijn geen drooggewichten bepaald.

De bepaling van bladoppervlakte is bij P.nigrum gedaan door de bladeren in de donkere kamer op een soort lichtgevoelig papier te leggen.Om de bladeren zo vlak mogelijk op het papier te leggen is steeds over de bladeren een glasplaat gelegd.Na belichting gedurende enkele minuten is het papier ontwikkeld in een exsiccator,die verzadigd is met ammonia damp.

Gedurende het experiment is op een aantal tijdstippen op de bodem van de bakken de dagelijkse maximum- en minimumtemperatuur gemeten met behulp van een maximum-minimumthermometer.

Resultaten en konklusies.

Mortaliteit.

Van de planten, die als kiemende zaden zijn gepoot (stadium 1) zijn vele te gronde gegaan. Bij Phyteuma nigrum is dit in alle typen buizen het geval, maar vooral in buis type 2 (lichtreduktie onderin 85%). Bij P. spicatum is dit in hoofdzaak het geval in buis type 1 (lichtreduktie onderin 45%), maar in mindere mate dan bij P. nigrum (zie tabel 5).

Bij de planten, die als juist ontwikkelde kiemplanten geplant zijn (stadium 2 en 3) is de mortaliteit bij P. nigrum in de blanke buis geringer dan bij de planten van stadium 1 en bij P. spicatum in dezelfde orde van grootte (tabel 5).

Na 16 dagen zijn de afgestorven planten vervangen. Het aantal planten, dat nu te gronde gaat is minder groot. De sterfte is het grootst bij kiemende zaden (stadium 1) in buis type 2.

Tabel 5. Sterftepercentages.

			aantal gestorven planten				aantal in groei achtergebleven planten			
			1e serie		2e serie		1e serie		2e serie	
soort	stadium	type buis	aant.	perc.	aant.	perc.	aant.	perc.	aant.	perc.
nigr.	1	B	6	50%	1	17%	1	17%	–	
		1	6	50	–		–			
		2	8	80	3	43	–		1	14
	2,3	B	6	15	–		3	7,5	–	
spic.	1	B	1	8	–		1	8	1	8
		1	4	40	–		–		–	
		2	3	30	1	3	–		1	33
	2,3	B	3	7,5	–		2	5	–	

Voorts is een gering aantal planten nog wel in leven gebleven zonder echter echter te groeien (de lengte der bladstengels blijft steken op 2–5 mm). Zie tabel 5). De gegevens van deze planten zijn niet in de overige berekingen opgenomen.

Konklusie. Waarschijnlijk is de grote mortaliteit en het achterwege blijven van groei te wijten aan uitdroging. Kiemende zaden lijken hier met name gevoelig voor en wel vooral bij Phyteuma nigrum. Dat de sterfte in buis type 1 groter is dan in de blanke buis en in buis type 2 nog groter is wellicht te wijten aan een door het lichtgebrek veroorzaakte beperkte wortelgroei (zie ook hieronder bij overige proefresultaten). Een andere mogelijke oorzaak is een hogere temperatuur in de verduisterde buizen door absorptie van warmte. Dit laatste is niet nader onderzocht.

In onderstaande tabel 6 staan tenslotte de aantallen planten vermeld, die per soort per stadium per type buis resteren.

Tabel 6. Aantallen resterende planten.

nigrum stadium	type buis	1e serie	2e serie	spicatum stadium	type buis	1e serie	2e serie
1	B	5	5	1	B	10	1
	1	4	4		1	6	2
	2	2	3		2	7	2
2	1	8		2	1	10	
	2	8			2	10	
3	1	8		3	1	8	
	2	7			2	9	
	B		4				

Beginsituatie stadium 1-3.

In onderstaande tabel 7 staat vermeld hoe in stadium 1,2,en 3 bij plaatsing van buis type 1 en 2 de beginsituatie is betreffende aantal bladeren,hoogte van de planten,en mate van lichtbeperking ter hoogte van de bladeren.N.B.:in stadium 1 hebben het hypokotyl en de kiembladeren zich nog niet uit het zaad ontwikkeld.

Tabel 7.Overzicht beginsituatie stadium 1-3.

soort	stadium	tijdstip van plaatsing van buis 1 en 2	gemiddeld aantal bladeren minus kiembladeren per plant		gemiddeld niveau der (drie grootste) bladeren in mm		mate van lichtreduktie ter hoogte van de (drie grootste) bladeren in % t.o.v. blanko	
			buis 1	buis 2	buis 1	buis 2	buis 1	buis 2
nigrum	1	0	0	0	0	0	45	88
	2	16	1,1	1,4	9,8	13	23	88
	3	44	5,2	5,3	36,7	34	0	85
spicatum	1	0	0	0	0	0	45	88
	2	16	1,2	1	11,2	11,7	18	88
	3	44	4,5	4,3	28,9	35,8	0	84

De lichtreduktie is in buis 1 in stadium 2 ter hoogte van de bladeren veel geringer dan in stadium 1,terwijl de bladeren zich in stadium 3 boven de beschaduwde laag bevinden (zie ook fig.5 hieronder).

In buis 2 is de lichtreduktie ter hoogte van de bladeren in stadium 3 weliswaar iets geringer dan in stadium 1 en 2,maar de lichtreduktie neemt boven deze bladeren over eenzelfde afstand wel veel sterker af (fig.5).

Dus:het verschil tussen stadium 1,2, en 3 is niet alleen,dat de lichtreduktie op een verschillend tijdstip ingaat,maar ook is de lichtreduktie geringer naarmate de planten hoger zijn.

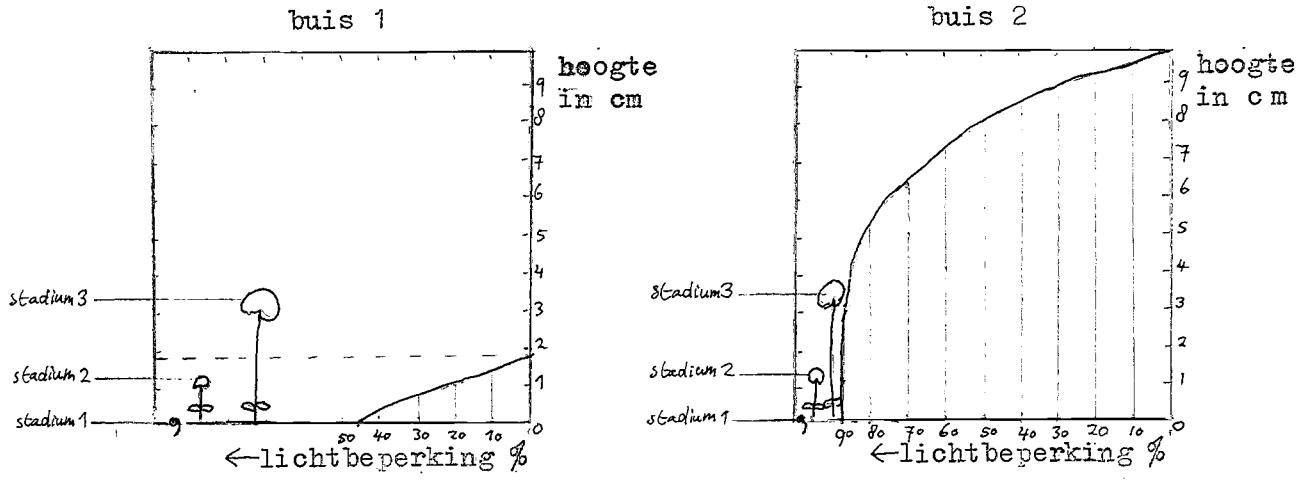


Fig.5.Gemiddelde posities van de bladeren t.o.v. het lichtintensiteitsgradiënt in stadium 1,2,en 3 in buis 1 en 2,Phyteuma nigrum en P.spicatum.

Fig. 6

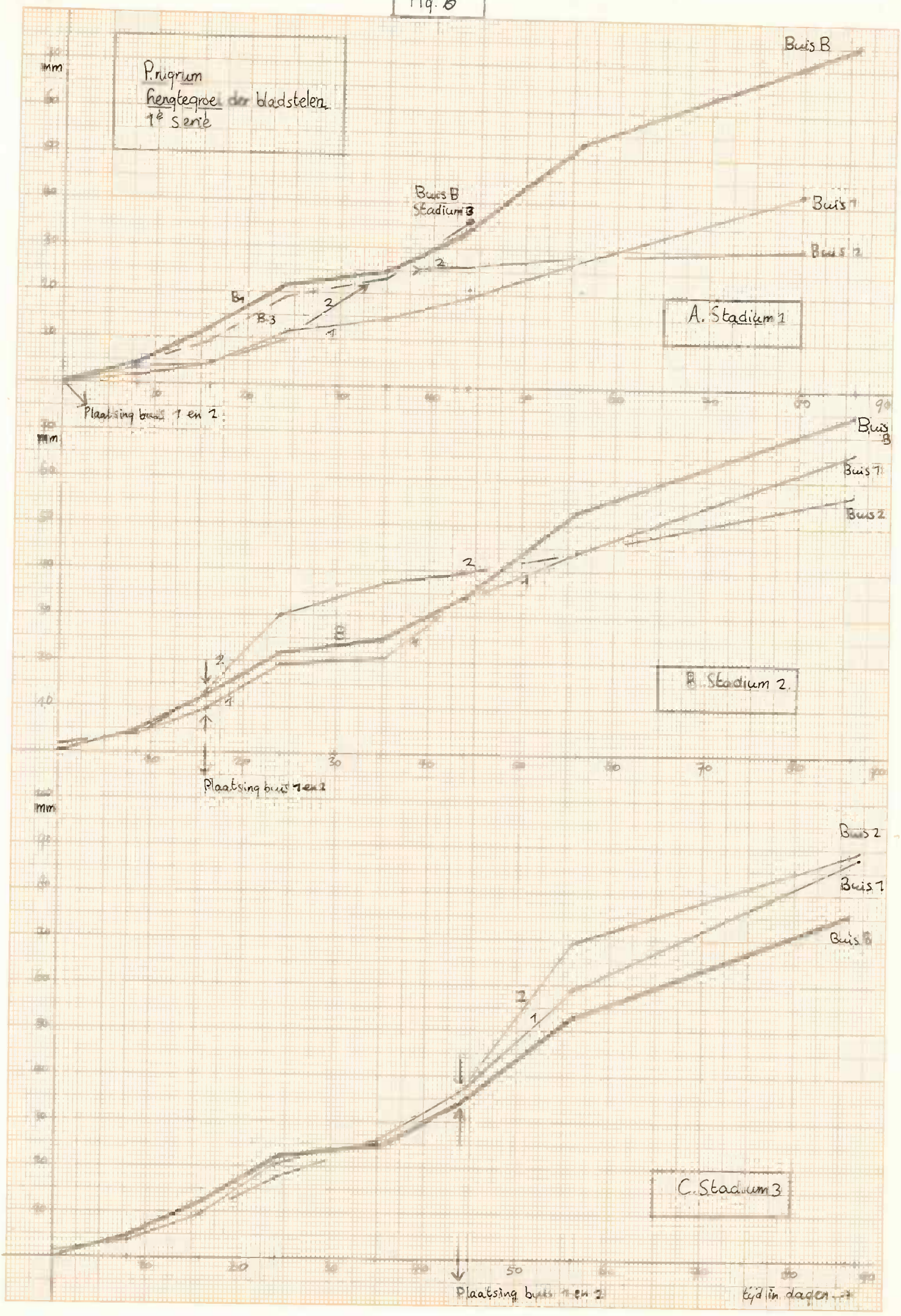
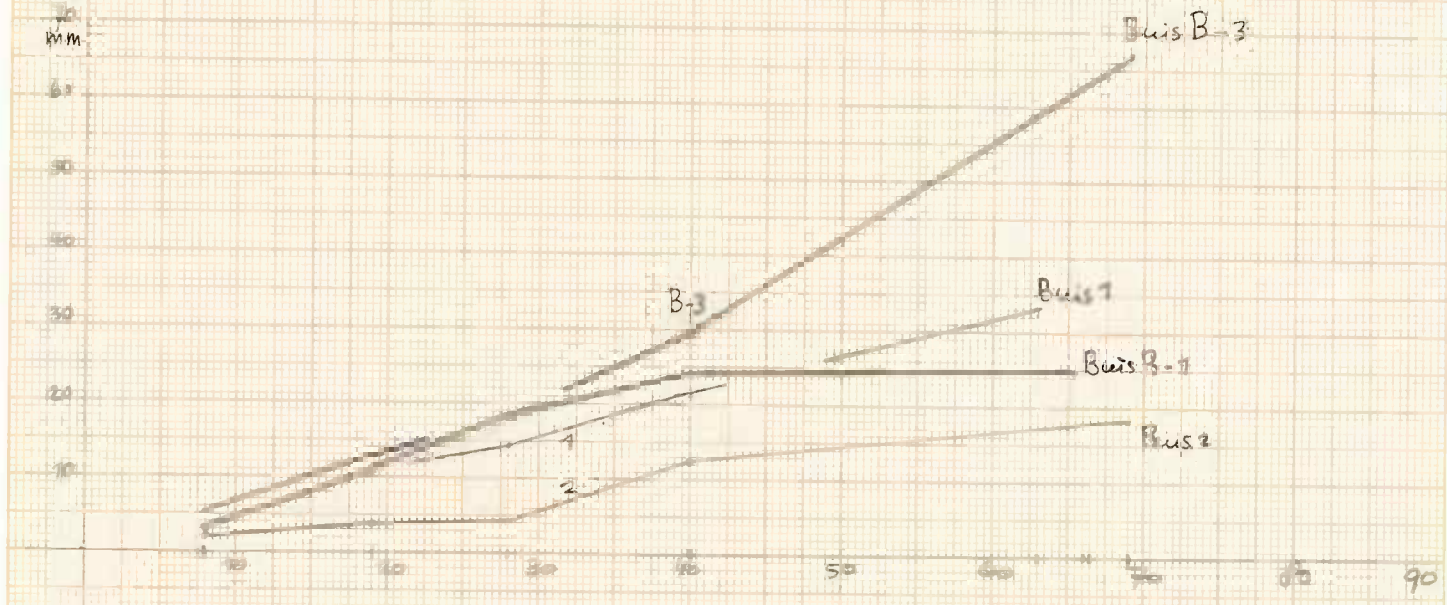

P. rigrum
hengtegroei der bladstelen
1e serie
mm
Buis B
Buis B
Stadium 3
Buis 1
Buis 2
B4
B3
2
1
A. Stadium 1
Plaatsing buis 1 en 2
mm
Buis B
Buis 1
Buis 2
2
1
B
B. Stadium 2
Plaatsing buis 1 en 2
mm
Buis 2
Buis 1
Buis B
2
1
C. Stadium 3
Plaatsing buis 1 en 2
tijd in dagen

Fig. 7

P. nigrum
hengelgroei der bladstelen
1e serie
Stadium 1: Buis B 1 en 2
Stadium 3: Buis B



P. spicatum
hengelgroei der bladstelen
2e serie
Stadium 1: Buis 1 en 2

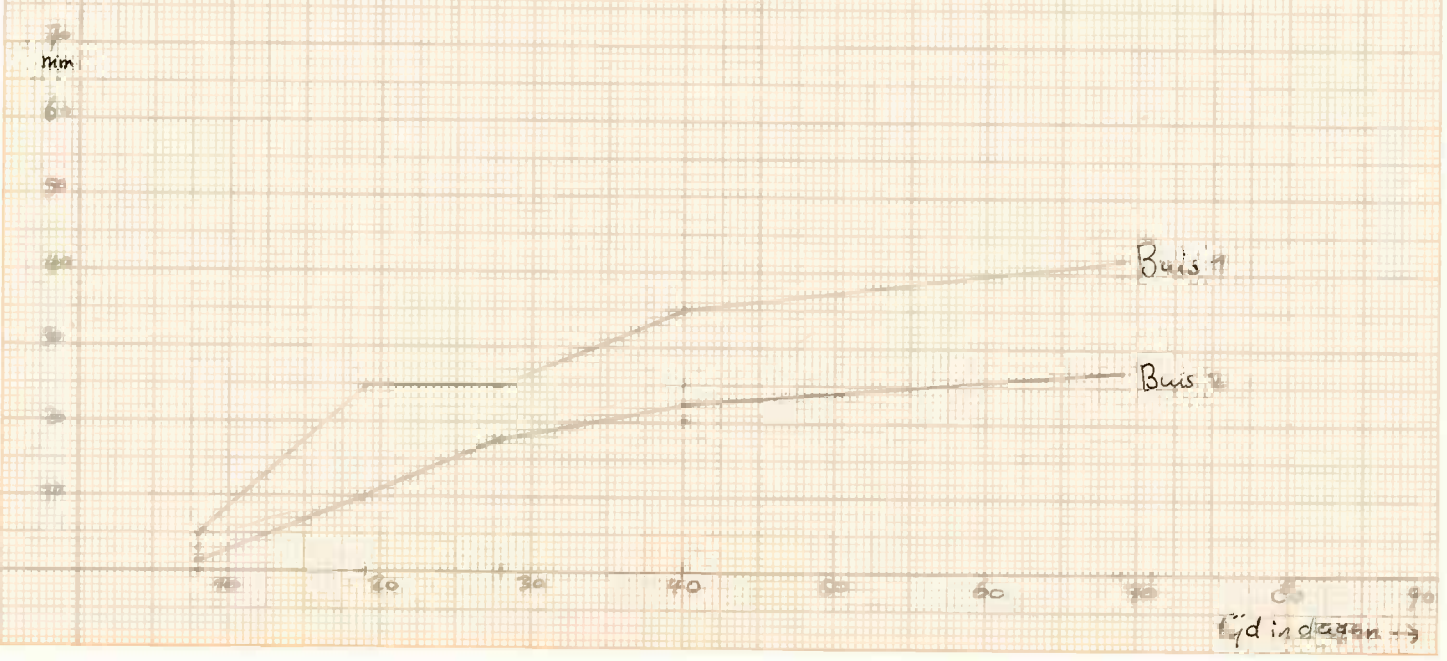


Fig. 8

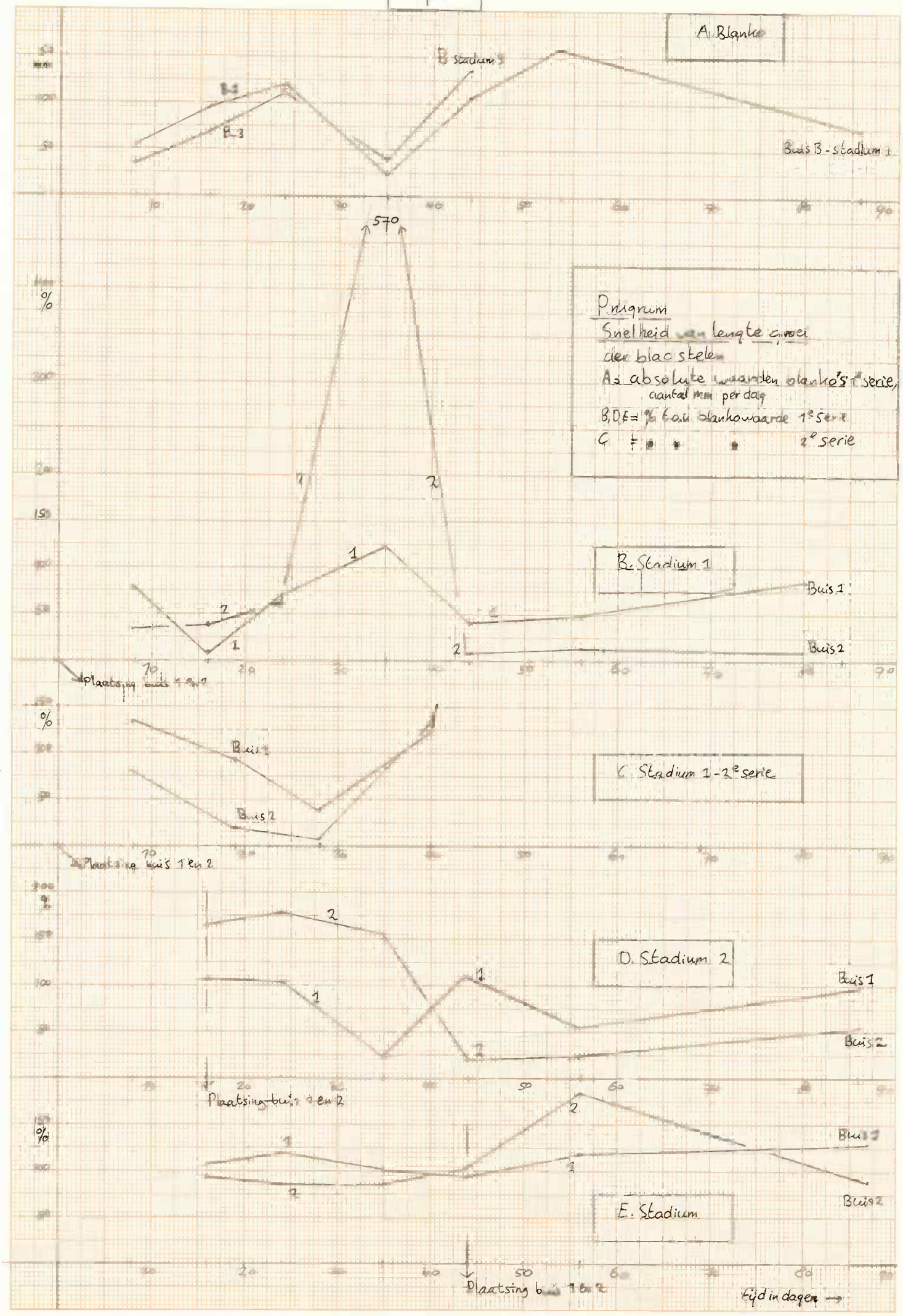

A. Blanko
B stadium 3
B-2
B-1
Buis B - stadium 1
570
%
Principium
Snelheid van lengte groei
der bladstelen
A: absolute waarden blanko's 1e serie,
aantal mm per dag
B, D, E = % t.o.v. blankowaarde 1e serie
C " " " " 2e serie
B. Stadium 1
Buis 1
Buis 2
Plaatsing buis 1 en 2
C. Stadium 1-2e serie
D. Stadium 2
E. Stadium
Tijd in dagen

Fig. 9

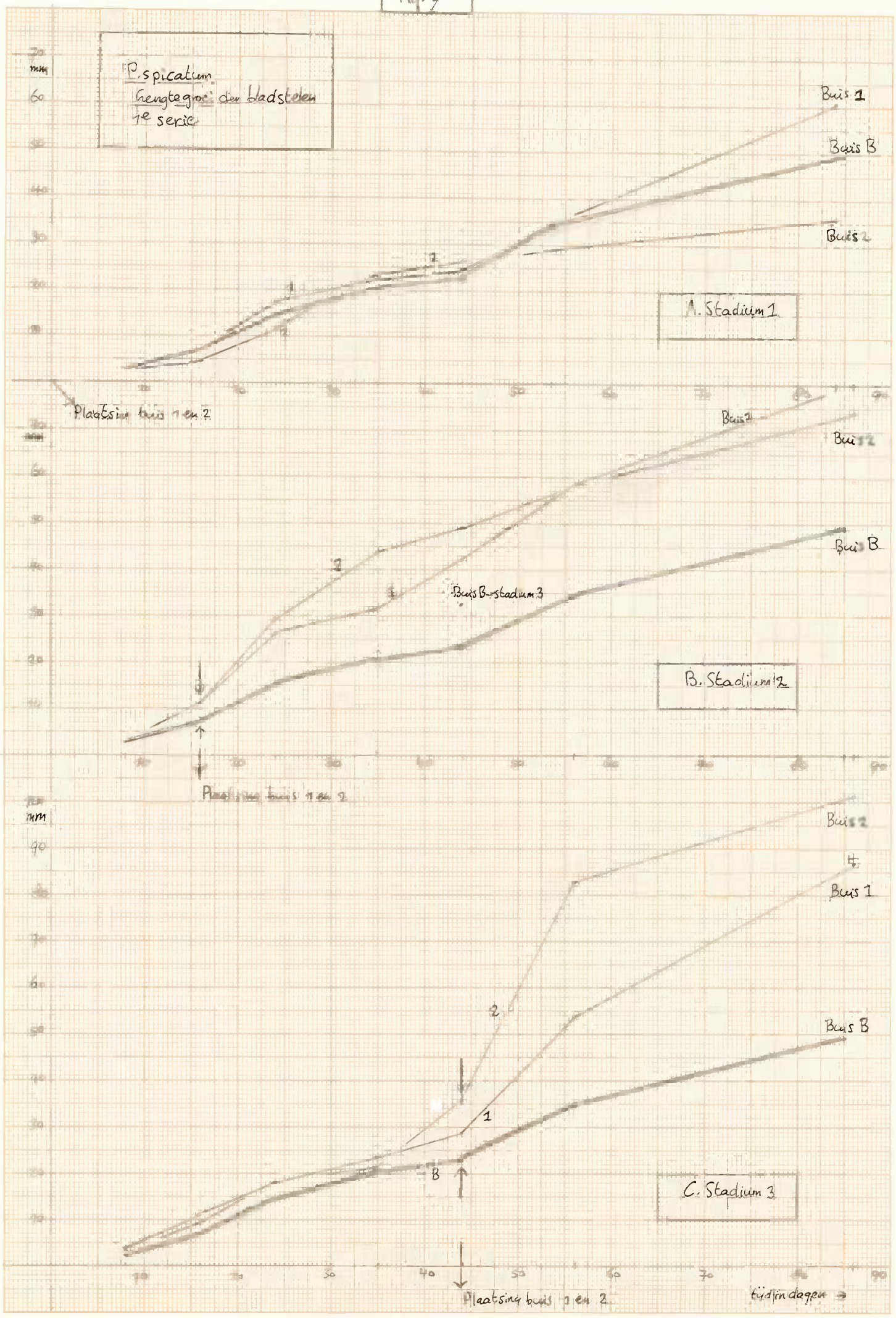

P. spicatum
lengtegroei der bladstelen
1e serie
mm
Buis 1
Buis B
Buis 2
A. Stadium 1
Plaatsing buis 1 en 2
Buis 1
Buis 2
Buis B
Buis B-stadium 3
B. Stadium 2
Plaatsing buis 1 en 2
mm
Buis 2
Buis 1
Buis B
C. Stadium 3
Plaatsing buis 1 en 2
tijd in dagen

Fig. 10

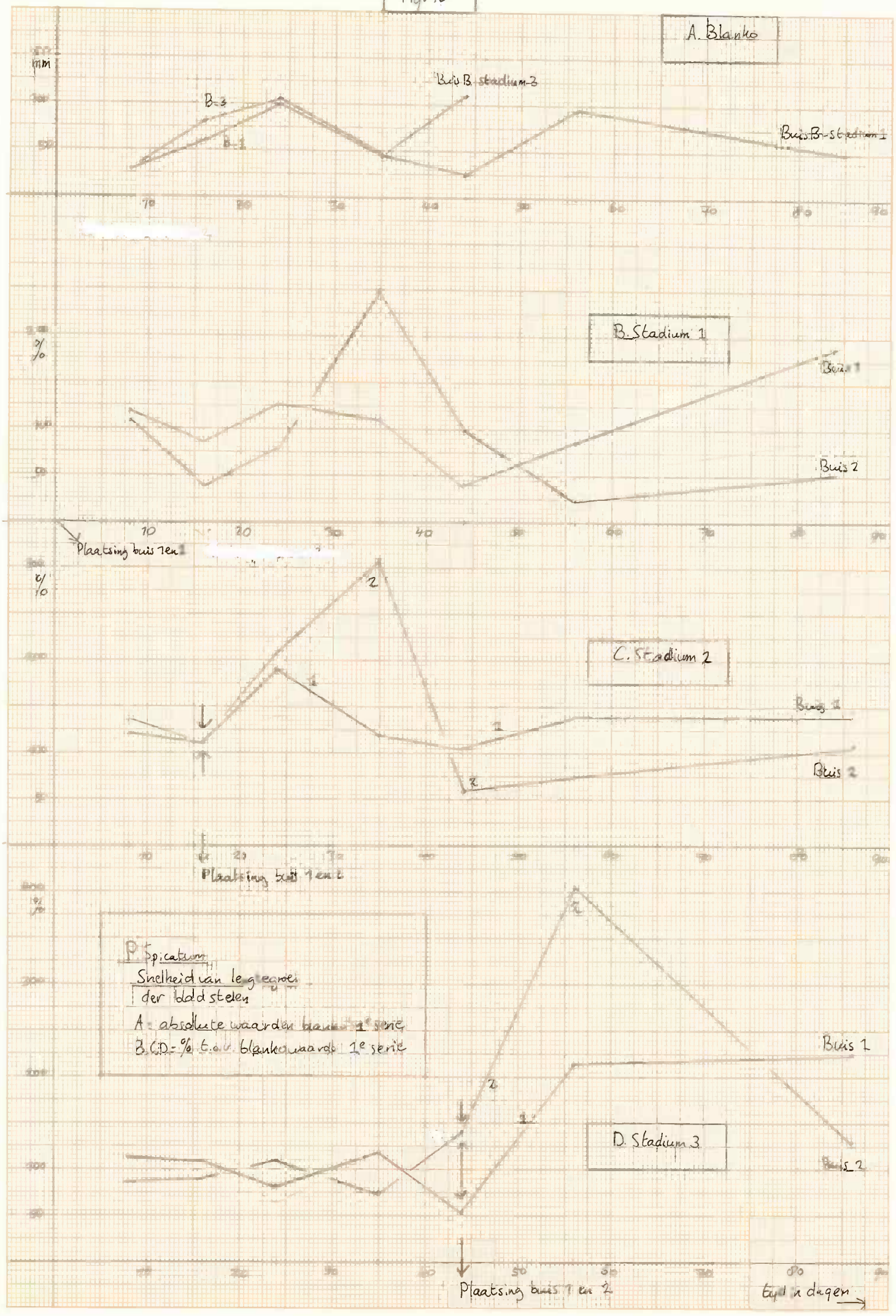

A. Blanko
mm
B-3
B-1
Buis B stadium 3
Buis B-stadium 1
B. Stadium 1
%
Buis 1
Buis 2
Plaatsing buis 1 en 2
C. Stadium 2
Buis 1
Buis 2
Plaatsing buis 1 en 2
P. spicatum
Snelheid van le groei der bladstelen
A = absolute waarden blanko 1e serie
B.C.D. = % t.o.v. blankowaarde 1e serie
Buis 1
Buis 2
D. Stadium 3
Plaatsing buis 1 en 2
tijd in dagen

Fig. 11

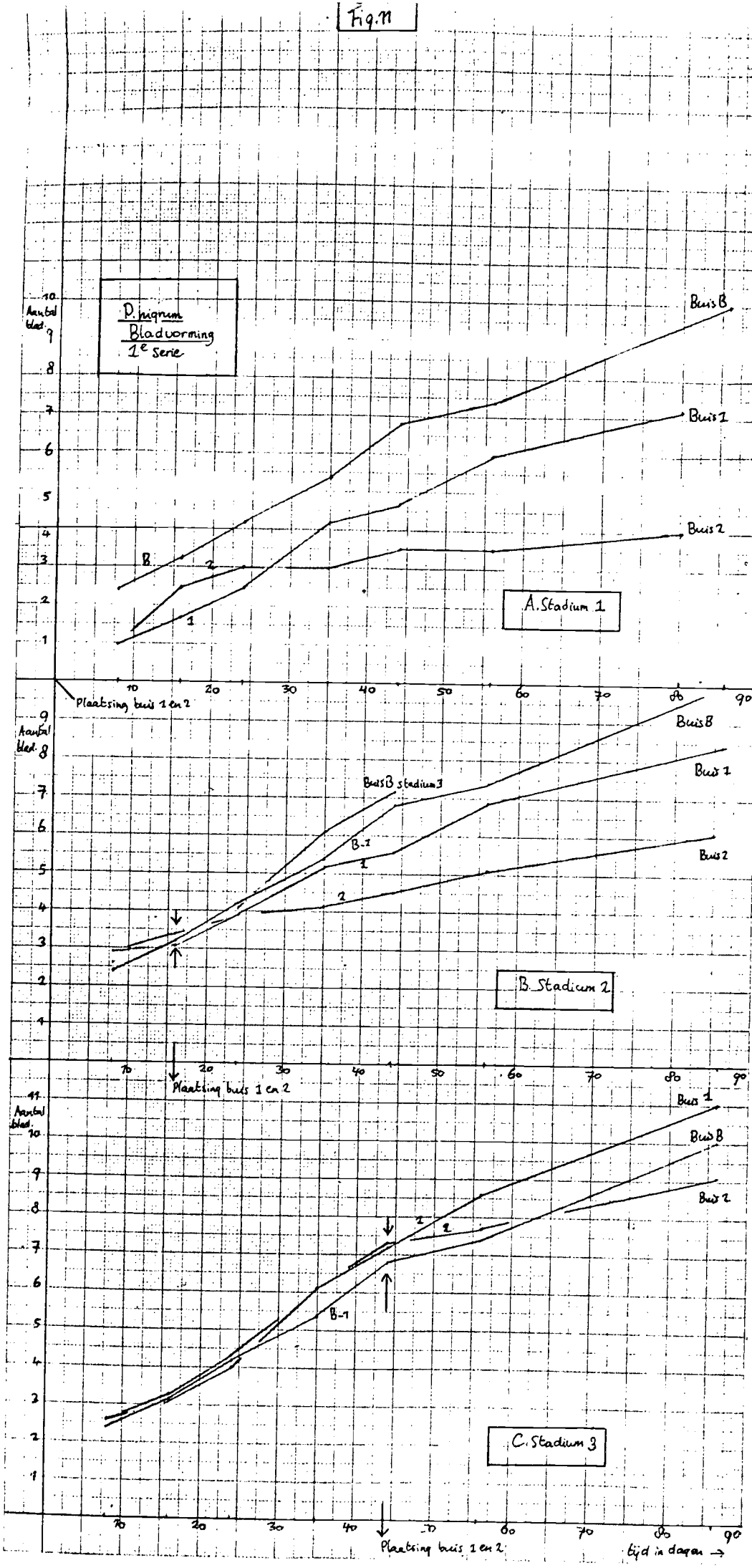

D. nignum
Bladvorming
1e serie
Aantal blad.
Buis B
Buis 1
Buis 2
B
2
1
A. Stadium 1
Plaatsing buis 1 en 2
Buis B stadium 3
B-1
B. Stadium 2
C. Stadium 3
Tijd in dagen →

Fig. 12

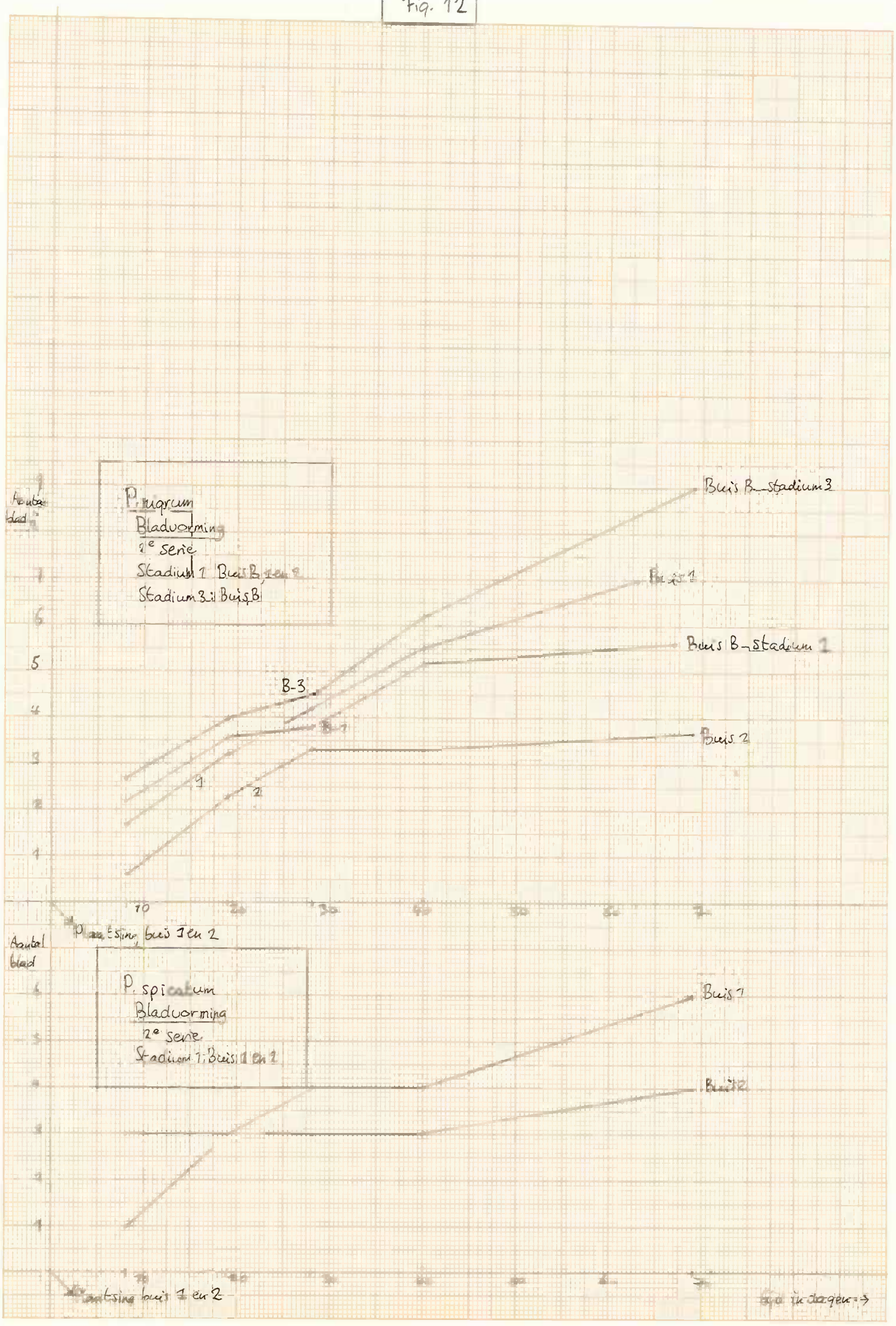

Aantal blad
P. nugrum
Bladvorming
2e serie
Stadium 1 Buis B 1 en 2
Stadium 3: Buis B
Buis B_stadium 3
Buis 1
Buis B_stadium 1
Buis 2
B-3
B-1
1
2
10
20
30
40
50
60
70
Plantsing buis 1 en 2
Aantal blad
P. spicatum
Bladvorming
2e serie
Stadium 1: Buis 1 en 2
Buis 1
Buis 2
Plantsing buis 1 en 2
Aantal dagen

Fig. 13

P. nigrum
Snelheid van dadevorming
A = absolute waarden blanko's 1e serie, aantal bladeren per dag
B, D, E = % t.o.v. blankowaarde 1e serie
C = " " " 2e serie
A. Blanko's
Aantal/dag
Buis B - stadium 3
Buis B - stadium 1
B. Stadium 1
Buis 1
Buis 2
Plaatsing buis 1 en 2
C. Stadium 1 - 2e serie
D. I Stadium 2
E. Stadium 3
Tijd in dagen

fig. 17

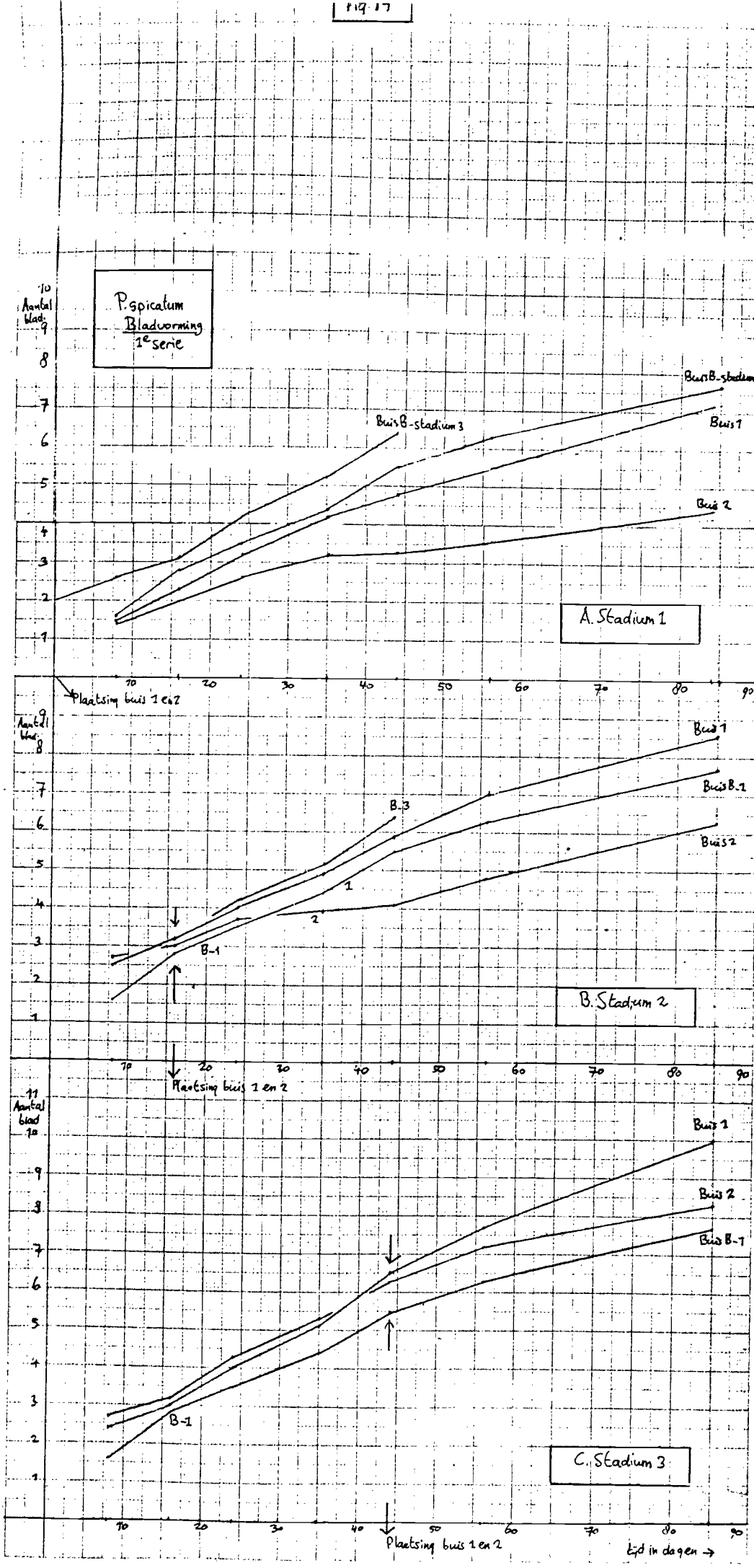

P. spicatum
Bladvorming
1e serie
Aantal blad
Buis B-stadium 3
Buis B-stadium
Buis 1
Buis 2
A. Stadium 1
Plaatsing buis 1 en 2
B-3
1
2
B-1
Buis B-1
B. Stadium 2
C. Stadium 3
tijd in dagen →

Fig. 15

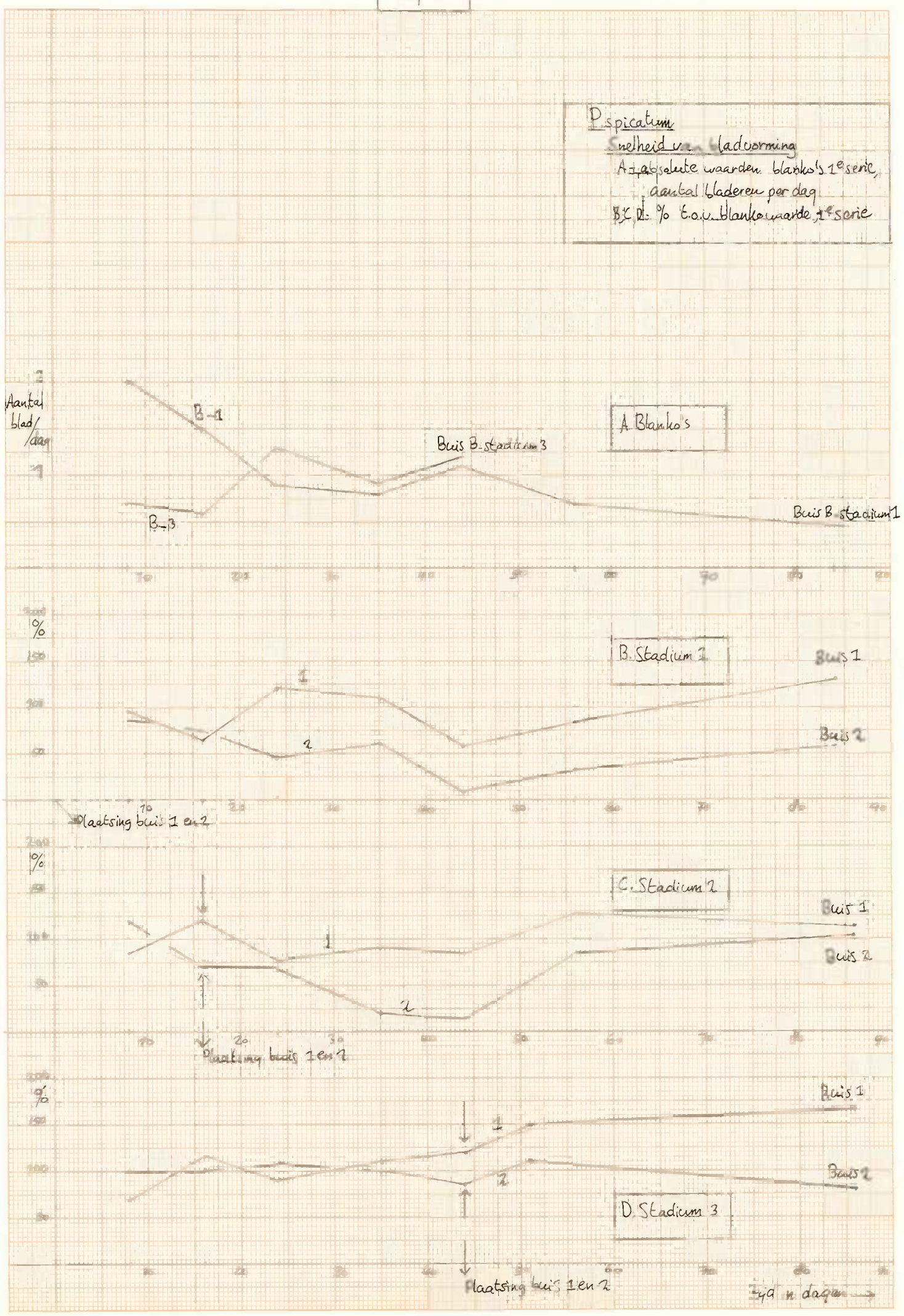
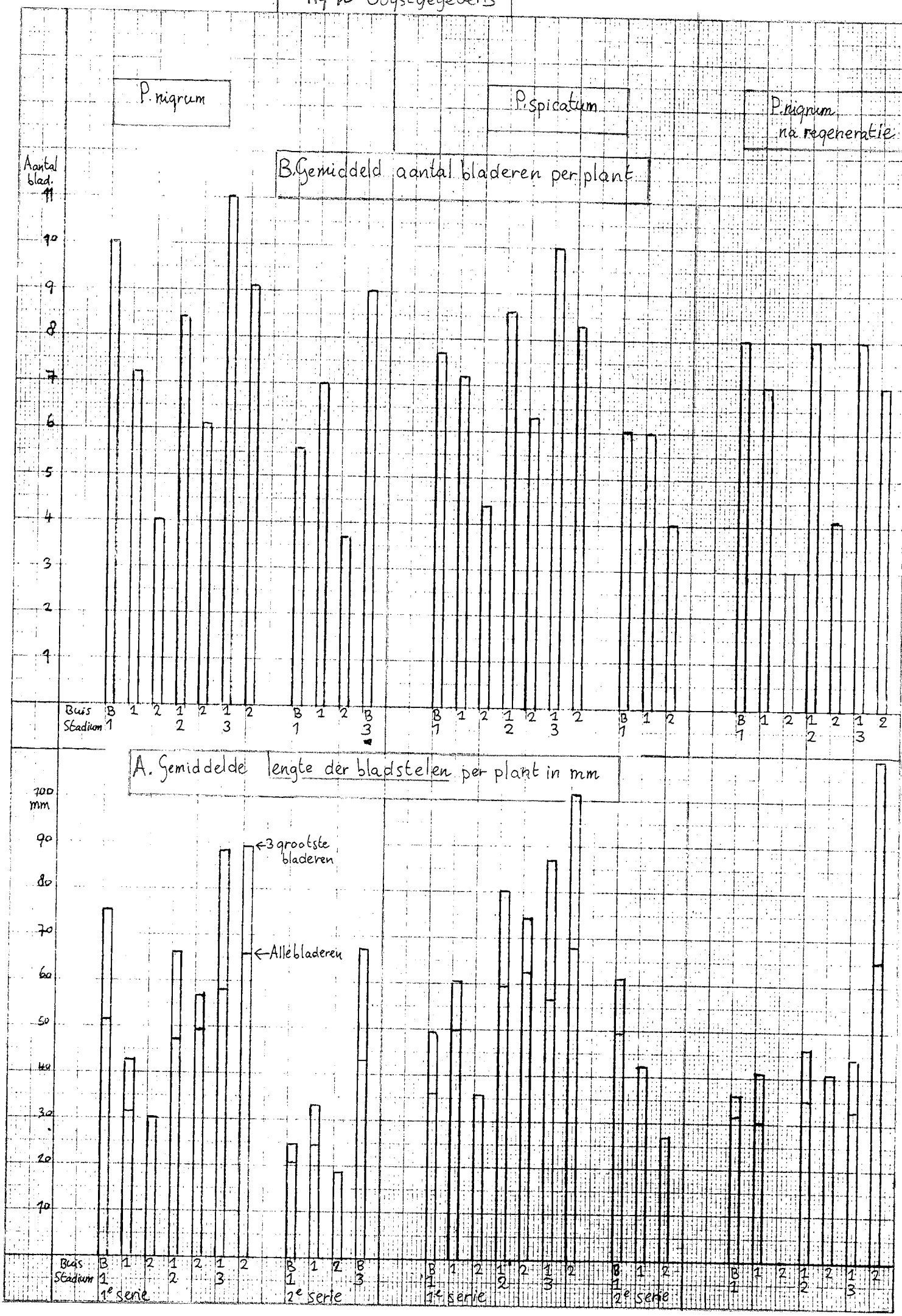

P. spicatum
Snelheid van bladvorming
A: absolute waarden blanko's 1e serie, aantal bladeren per dag
B, C, D: % t.o.v. blankowaarde 1e serie
Aantal blad/dag
B-1
B-3
Buis B-stadium 3
Buis B-stadium 1
A. Blanko's
%
B. Stadium 1
Buis 1
Buis 2
Plaatsing buis 1 en 2
C. Stadium 2
D. Stadium 3
n dagen

Fig 16 Oogstgegevens



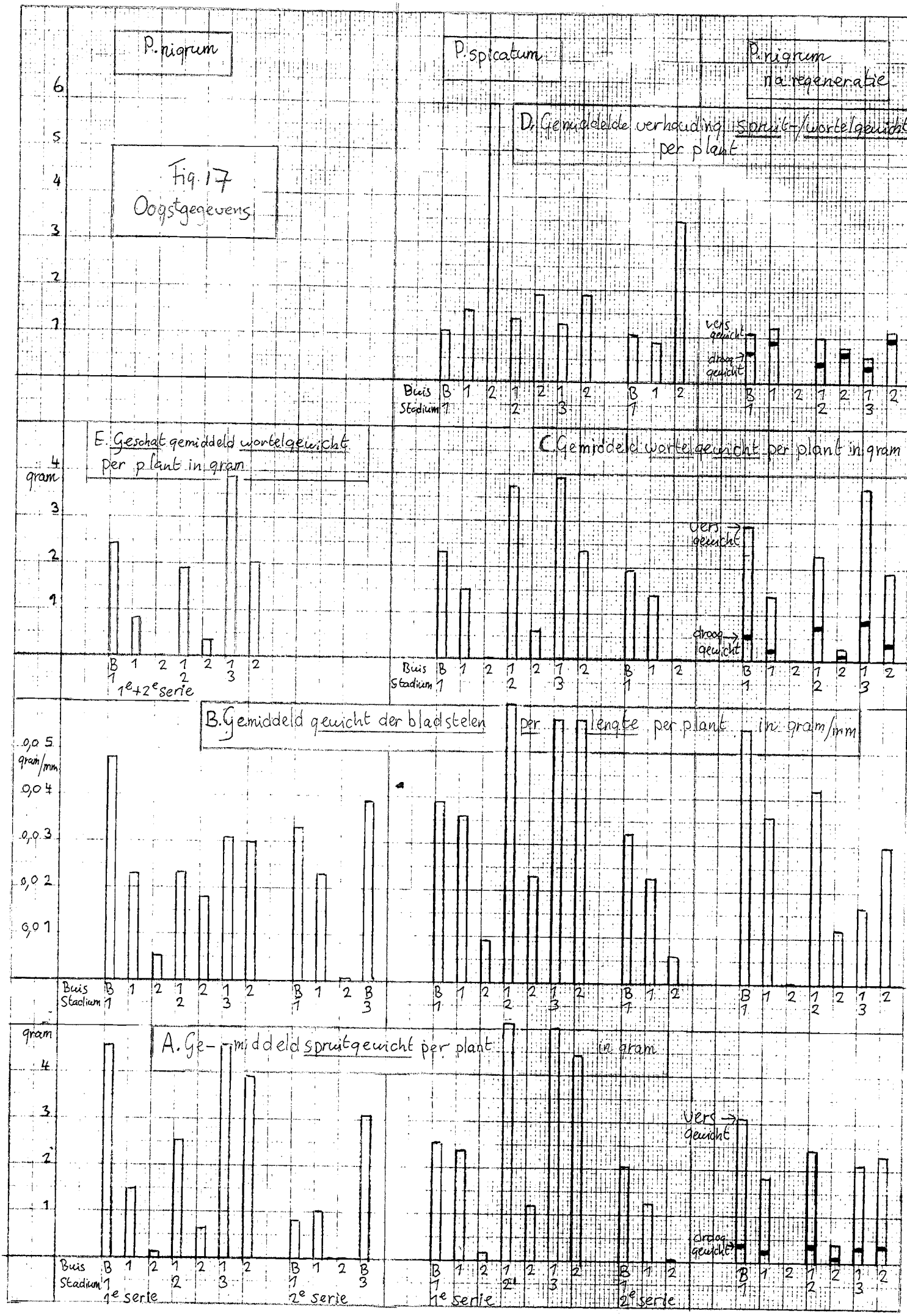
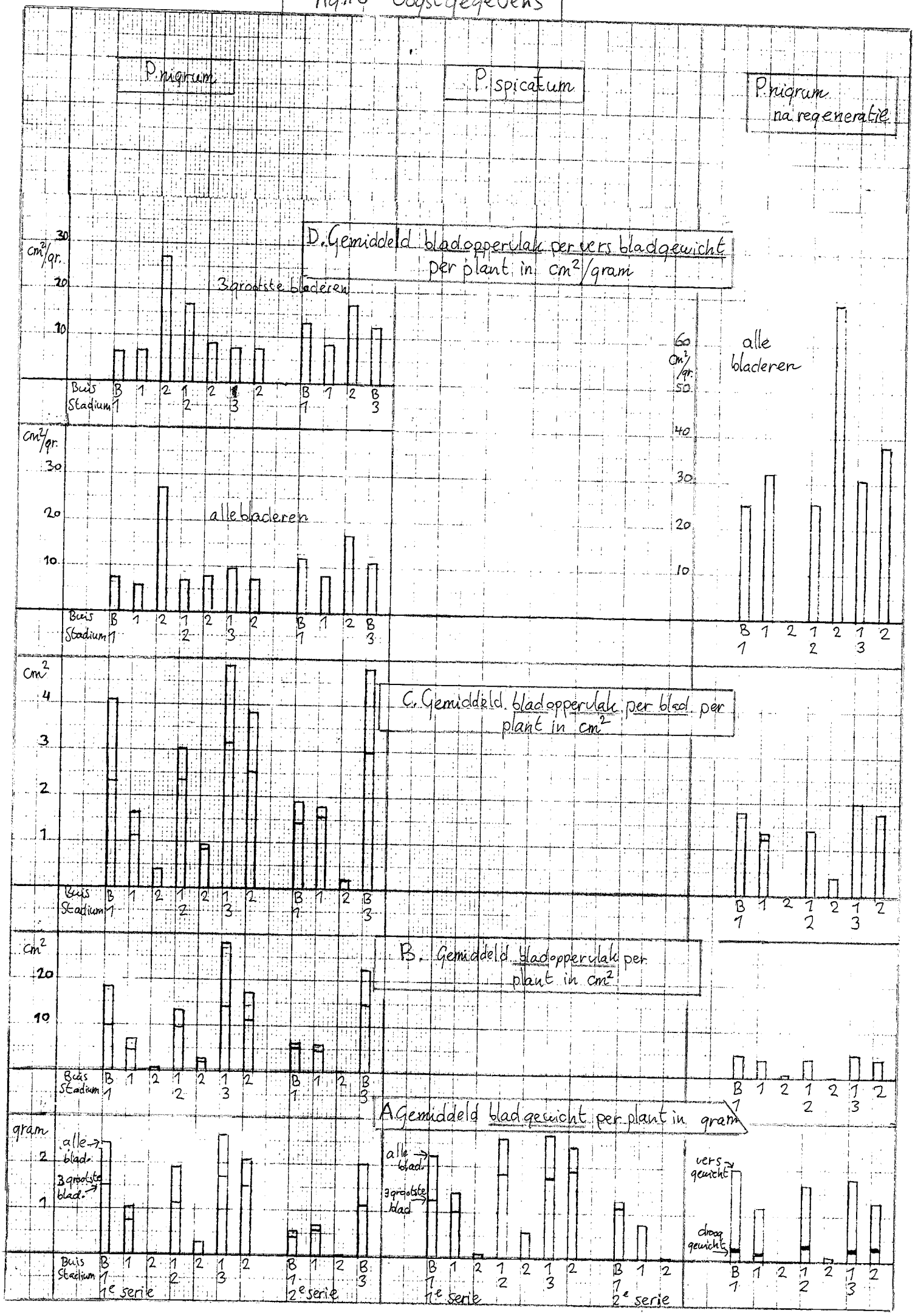
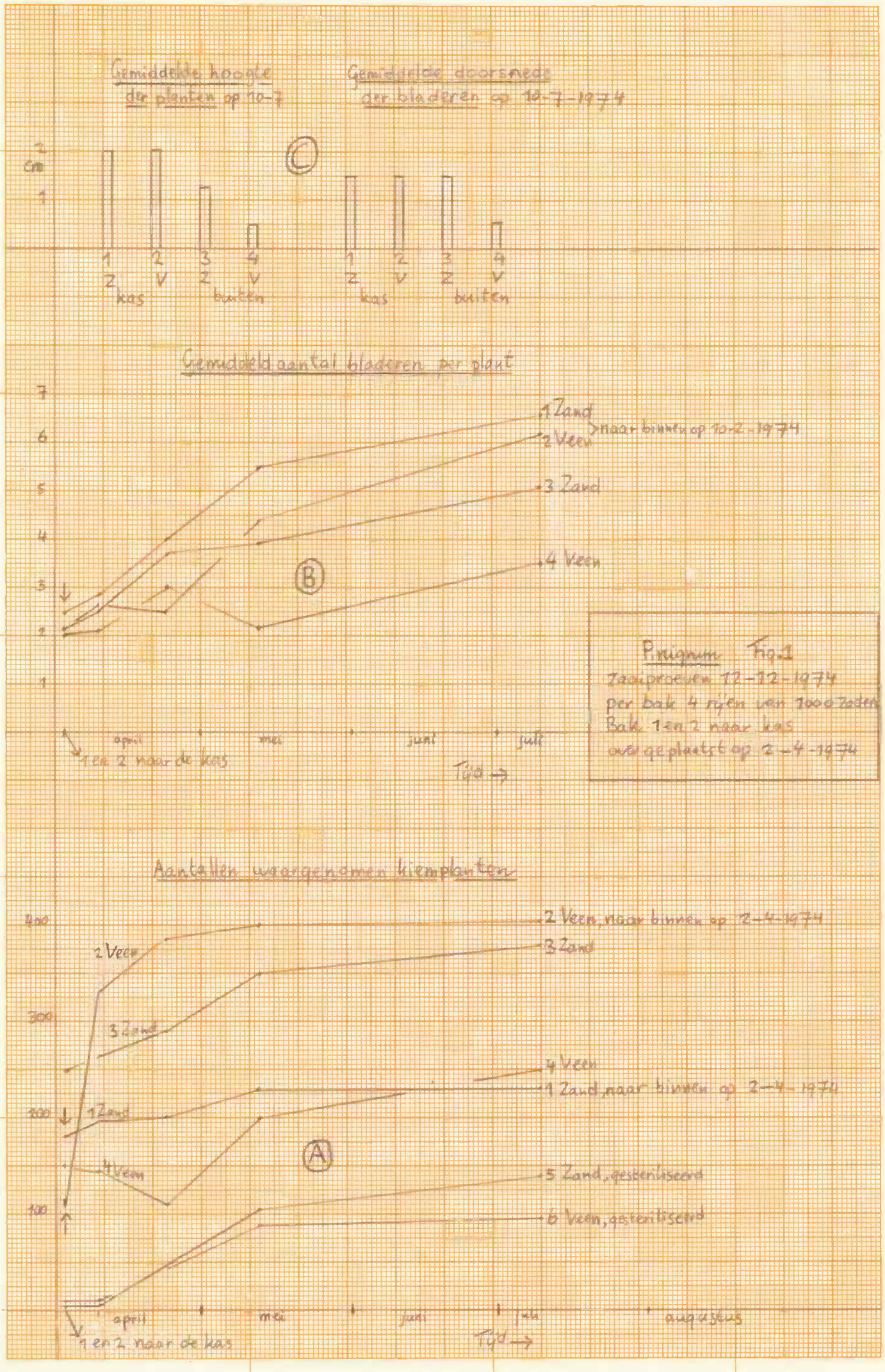

P. nigrum
P. spicatum
P. nigrum na regeneratie
Fig. 17
Oogstgegevens
D. Gemiddelde verhouding spruit-/wortelgewicht per plant
vers gewicht
droog gewicht
Buis
Stadium
E. Geschat gemiddeld wortelgewicht per plant in gram
gram
1e+2e serie
C. Gemiddeld wortelgewicht per plant in gram
B. Gemiddeld gewicht der bladstelen per lengte per plant in gram/mm
gram/mm
A. Gemiddeld spruitgewicht per plant in gram
1e serie
2e serie

Fig. 18 Oogstgegevens



Figuren

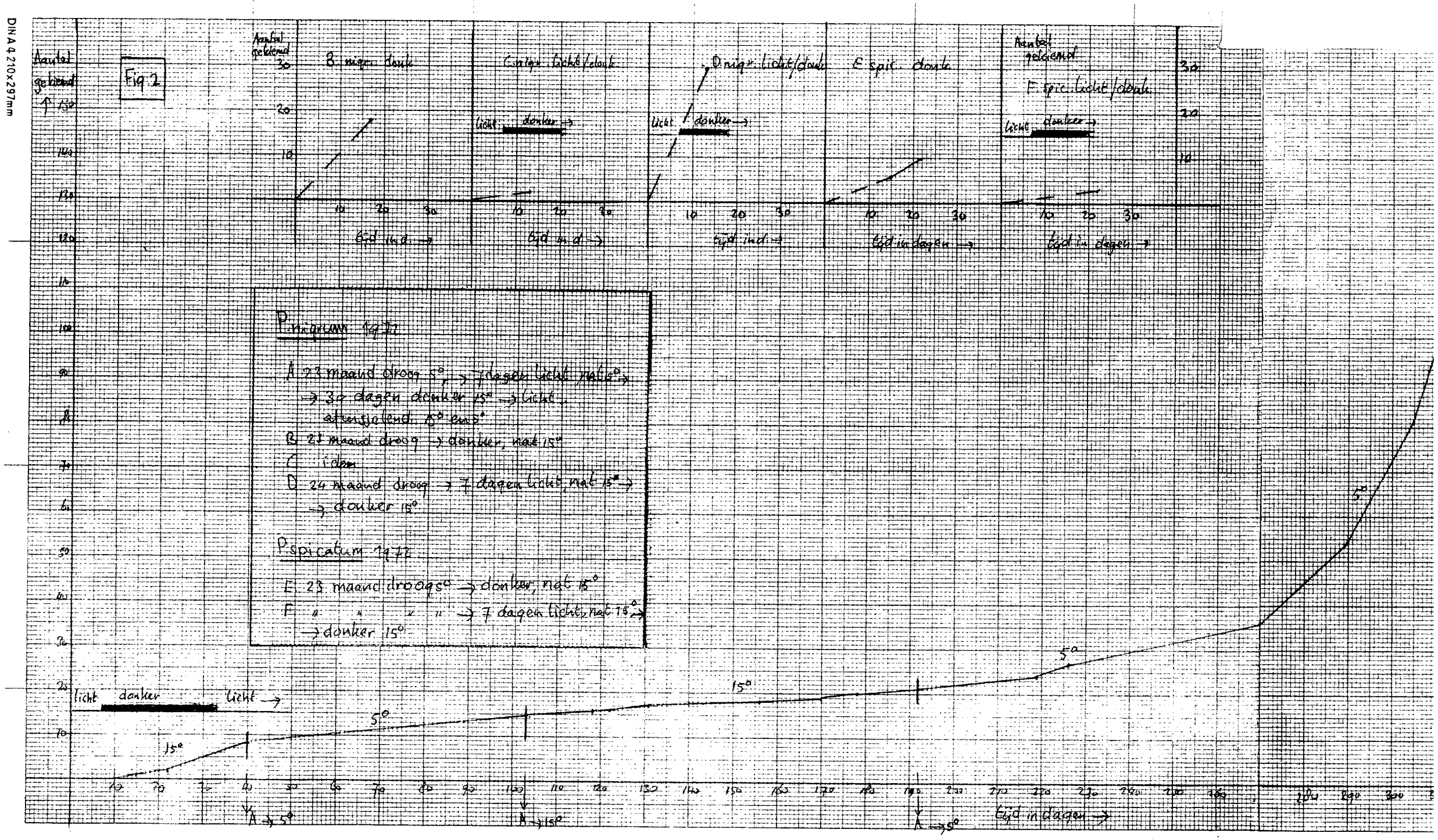
Zaaiproeven



DIN A 4 210x297mm

DIN A 4 210x297mm

Fig 2



Lengtegroei.

De gemiddelde lengte der bladstelen van de drie grootste bladeren (of van alle bladeren als het aantal bladeren drie of minder bedraagt) per plant is bepaald op verschillende tijdstippen.Op het tijdstip van oogst, ± na 85 dagen,is tevens de gemiddelde langte bepaald van alle bladstelen(zie fig. 15A).

Aan de hand van de aldus verkregen groeikurven is de gemiddelde groeisnelheid per plant per dag berekend.De groeisnelheid in buis 1 en 2 is uitgedrukt in percentages ten opzichte van die in de buis B.In geval van stadium 2 en 3 is dit tot aan 44 dagen gedaan ten opzichte van de waarden van de planten van stadium 3 in de blanke buis,overigens is dit gedaan ten opzichte de groeisnelheid van de planten van stadium 1 in buis B.(zie fig.6,7,8,9,10)

P.nigrum-1e serie.

Buis B.De lengtegroei verloopt in de blanke buizen niet gelijkmatig (zie fig.5,7).Zowel de groeisnelheid van de planten van stadium 1 (kiemende zaden) als die van stadium 2 en 3 (kiemplanten) tot aan 44 dagen vertoont in de blanke buis een wisselend verloop met een maximum na ± 24 dagen een inzinking na ± 35 dagen en weer (stadium 1) een maximum na ± 56 dagen.

De inzinking in groeisnelheid is wellicht te wijten aan veranderde proefomstandigheden in de vorm van vochtvoorziening.

Buizen 1 en 2.(fig.6,8).

Stadium 1.Buis 1:de groeisnelheid is aanmerkelijk geringer dan in buis B en is relatief alleen iets hoger in de periode waarin de groei in buis B minimaal is.De lengte is bij oogst aanmerkelijk lager dan in buis B (4,3 tegen 7 cm).

Buis 2:door sterfte zijn in buis 2 slechts 2 van de 10 planten overgebleven.De gegevens van deze planten zullen dan ook niet al te betrouwbaar zijn.In deze buis is de groeisnelheid net als in buis 1 aanvankelijk lager dan in buis B,vervolgens (eveneens na 35 dagen) tijdelijk veel hoger om daarna tot bijna nulwaarde terug te vallen.Op het tijdstip van oogst is de lengte hier veel geringer dan in B (3 tegen 7 cm) en geringer dan in buis 1 (3 tegen 4,3 cm).De lichtreduktie is op niveau van de bladeren nog ± 90%.

Stadium 2.Buis 1:de groeisnelheid blijft aanvankelijk ongeveer op het niveau van de blanko,neemt vervolgens nog sterker af dan in buis B en schommelt vervolgens onder de blanko waarde.De lengte der bladstelen ligt bij oogst dan ook iets onder die in buis B (6,6 tegen 7,5 cm).

Buis 2:de groeisnelheid,die tevoren in buis B al hoog is, blijft eerst nog op ± hetzelfde peil,en neemt daarna veel later af dan in buis 1 tot een vrij lage waarde.De lengte is daardoor na 86 dagen iets geringer dan in buis 1 (5,7 tegen 6,6 cm).De lichtreduktie is nu op het niveau der bladeren ± 75%.

Stadium 3.Buis 1:de groeisnelheid neemt iets toe en blijft vervolgens iets beneden de blanko waarde.Na 86 dagen is de lengte iets groter dan in buis B (8,8 tegen 7,5 cm).

Buis 2:de groeisnelheid neemt eerst nogal toe maar neemt vervolgens weer sterk af.Na 86 dagen is de lengte ongeveer als in buis 1.Op het niveau der bladeren bedraagt de lichtreduktie nu ± 15%.

2e serie.(gepoot na 16 dagen).(zie fig.7,8).

Buis B. Nadat de afgestorven planten vervangen zijn,blijkt in dit geval de blanko van stadium 1 op een gegeven moment niet verder te groeien, terwijl die van stadium 3 juist geleidelijk sneller gaat groeien en uiteindelijk ongeveer het niveau bereikt van de blanko van stadium 1 van de 1e serie.

Buizen 1 en 2.

Buizen 1 en 2.

Stadium 1.Buis 1:de groeisnelheid is eerst ongeveer als die van de blanko,daarna tijdelijk minder,vervolgens weer hoger dan de blanko maar over het geheel wel vrij konstant en lager dan de blanko van stadium 3. De lengte is bij oogst groter dan die in buis B (3,4 tegen 2,5 cm).

Buis 2:de groeisnelheid vertoont ongeveer hetzelfde verloop als in buis 1 maar ze is wel lager.De lengte is na 65 dagen lager dan in buis 1 en in buis B (1,8 tegen 3,4 resp. 2,5 cm).De bladeren bevinden zich dan op een niveau van ± 88% lichtreduktie.

P.spicatum -1e serie.

Buis B.De lengte groei in buis B vertoont een ongelijkmatig verloop.In de blanke buis vanstadium 3 is het verloop ongeveer als in stadium 3 bij P.nigrum.De blanko van stadium 1 is echter lager en neemt na 35 dagen,in tegenstelling tot de blanko van stadium 3,nog verder in groeisnelheid af en bereikt daarna een minder hoog peïl dan de blanko van stadium 1 bij nigrum. Bij oogst is de lengte in de blanko van stadium 1 veel geringer dan bij P.nigrum (5 tegen 7,5 cm). (Fig.9,10).

Buizen 1 en 2.(fig. 9,10).

Stadium 1.Buis 1:In buis 1 schommelt de groeisnelheid aanvankelijk rond de blanko waarde,neemt na 35 dagen iets sterker af dan de blanko, maar neemt daarna na 44 dagen weer vrij sterk toe.De lengte wijkt hierdoor aanvankelijk weinig af van de blanko waarde,maar komt daar uiteindelijk iets boven te liggen (6 tegen 5 cm).

Buis 2:de groeisnelheid is in het begin en tegen het eind van het experiment vrij laag maar ze is vrij hoog in de periode waarin de blanko langzaam groeit.De lengte is bij oogst geringer dan die in buis B (3,6 tegen 5 cm).De bladeren bevinden zich nu op een niveau van ± 86% lichtreduktie.

Stadium 2.Buis 1:de groeisnelheid neemt eerst vrij sterk toe (ongeveer als in buis 1 in de laatste periode van stadium 1),vervolgens neemt hij eerst weer af en tenslotte weer iets toe tot ruim boven de blanko waarde.De lengte is bij oogst daardoor veel groter dan in buis B (8 tegen 5 cm) en ook groter dan in stadium 1 (6 cm).De inzinking in groeisnelheid valt ongeveer samen met die van de blanko.

Buis 2:er valt eerst een vrij sterke toename in groeisnelheid heid te konstateren,daarna een sterke terugval tot gemiddeld iets onder de blanko waarde.De lengte is na 86 dagen iets geringer dan die in buis 1 (7,4 tegen 8 cm) doch ook hier groter dan de blanko van stadium 1 (7,4 tegen 5 cm). De bladeren bevinden zich nu op een niveau van ± 55% lichtreduktie.

Stadium 3.Buis 1:de groeisnelheid neemt in vrij sterke mate toe,meer dan in stadium 2,terwijl de toename ook van langere duur is.De lengte is na 86 dagen veel groter dan in buis B van stadium 1 (8,7 tegen 5 cm) en ook groter dan in buis 1 van stadium 1 en 2 (resp.6 en 8 cm).

Buis 2:de stimulatie van groeisnelheid is hier veel sterker dan in buis 1 maar wel van minder lange duur en ook sterker dan in buis 2 van stadium 2.De lengte is hierdoor in buis 2 veel groter,nl. 10 cm,wat inhoudt, dat een groot deel der bladeren boven het schaduwgradiënt is uitgegroeid.

2e serie.(fig.8).

Buis B.Een vergelijking met buis B is niet mogelijk,aangezien hierin maar één exemplaar is gepoot.

Buizen 1 en 2.Ook de gegevens van buis 1 en 2 zijn niet erg betrouwbaar, aangezien hier per buis slechts 2 exemplaren zijn gepoot.Wel ziet het er naar uit,dat de groei in buis 2 sterk achterblijft bij die in buis 1.

Konklusie. P.nigrum: in buis 1 wordt de groei van kiemplanten vanuit kiemende zaden (stadium 1) in enige mate beperkt, de groei van kiemplanten in een verdere staat van ontwikkeling wordt iets beperkt of in een later stadium (stadium 3), waarin de bladeren zich grotendeels boven de beschaduwde laag bevinden, enigszins gestimuleerd.

In buis 2 wordt de groei van kiemplanten vanuit kiemende zaden sterk beperkt, de groei van kiemplanten in een later stadium van ontwikkeling wordt terstond na plaatsing van de buis eerst in sterke mate gestimuleerd maar daarna beperkt. Zowel de stimulatie als de remming van de groei lijken het grootst te zijn in het tweede stadium, waar de beperking van lichtintensiteit iets minder extreem is dan in het eerste stadium (hoewel na plaatsing van de buis de lengtegroei 1,5 maal zo groot is, is de toename in % lichtintensiteit per cm lengtegroei 5 maal zo groot). De groei remming overheerst in stadium 1, waar de kiemplanten zich uit de kiemende zaden moeten ontwikkelen en waarvan de bladeren, nadat deze gemiddeld een hoogte van drie cm bereikt hebben, op een niveau van slechts 2 % grotere lichtintensiteit zijn gekomen. De groei stimulatie overheerst in een later stadium, waar de lichtbeperking veel minder is (hoewel in het derde stadium na plaatsing van de buis de lengtegroei slechts 1,8 maal zo groot is als in het eerste stadium, is de toename in % lichtintensiteit per cm lengtegroei gemiddeld 13 maal zo groot).

In het geval van kiemplanten van stadium 2 en 3 moeten we wel het voorbehoud maken dat na 44 dagen na planten alleen de blanko van stadium 1 als referentie beschikbaar is. Het is mogelijk, dat in deze blanko de lengtegroei iets geringer is dan deze zou zijn in een voortgezette blanko van stadium 3.

P.spicatum: met name in geval van P.spicatum wordt vermoed, dat de blanko van stadium 3 na 44 dagen hogere waarden bereikt zou hebben dan de blanko van stadium 1. Maar indien dit het geval mocht zijn geweest, dan zou dit hoogstwaarschijnlijk de interpretatie van de gegevens niet fundamenteel hebben beïnvloed.

In buis 1 ontwikkelen de kiemplanten zich uit de kiemende zaden uiteindelijk iets voorspoediger dan in de blanko, de groei van kiemplanten wordt vrij sterk gestimuleerd, meer dan bij P.nigrum en vooral in een later stadium.

In buis 2 ontwikkelen zich de kiemplanten van uit de kiemendezaden, behoudens een tijdelijke groeiversnelling, langzamer dan in buis B, de groei van kiemplanten in een later stadium van ontwikkeling wordt terstond na plaatsing van de buis in sterke mate gestimuleerd, meer dan bij P.nigrum en vooral in een later stadium (stadium 3). In stadium 2 houdt de stimulatie wel langer aan, maar daarna wordt de groei, hoewel in veel mindere mate dan bij P.nigrum, geremd. (de lengtegroei is na plaatsing van de buis 1,7 maal zo groot als in stadium 1, de toename in % lichtintensiteit per cm lengtegroei is gemiddeld 9 maal zo groot). Ook bij P.spicatum overheerst de remming in stadium 1 (kiemende zaden; slechts 2% toename in lichtintensiteit over groei van 36 cm) en de stimulatie in stadium 3 (hoewel na plaatsing van buis 2 de lengtegroei slechts 1,7 maal zo groot is als in stadium 1, is de toename in % lichtintensiteit per cm lengte groei gemiddeld 22 maal zo groot).

Bladvorming.

Het gemiddeld aantal bladeren per plant inklusief kiembladeren is bepaald op verschillende tijdstippen.Aan de hand van de aldus verkregen kurven van bladvorming zijn op dezelfde manier als bij lengtegroei kurven samengesteld van snelheid van bladvorming.(zie fig.11,13).

P.nigrum-1e serie.

Buis B.Nadat de kiembladeren relatief snel zijn ontwikkeld verloopt de vorming van bladeren vervolgens met een lagere,gestaag afnemende snelheid, behoudens een piek in de periode 35-44 dagen.(fig.10,12A)
Bij de oudere kiemplanten verloopt de bladvorming eerst langzaam,neemt daarna toe en is dan iets sneller dan in stadium 1 en is maximaal in de periode 24-35 dagen.(fig.11,13A)

Buizen 1 en 2.(fig.11,13).
Stadium 1.In buis 1 en 2 spreiden de planten hun kiembladeren veel langzamer uit dan in buis B.Buis 1:de bladvorming vertoont vervolgens een wisseld snelheidsverloop,in de periode 24-56 dagen is deze gemiddeld iets hoger dan die van de blanko,maar gemiddeld is ze iets lager.Bij oogst is het aantal bladeren vrijwel lager dan in buis B (7 tegen 9,5).(zie ook fig.15B)
Buis 2:de bladontwikkeling verloopt vervolgens eerst iets sneller dan in buis B,maar na korte tijd wordt de bladvorming vrijwel geheel beëindigd.Bij oogst is het aantal bladeren dan ook zeer gering (4 tegen 9,5 in buis B).

Stadium 2.Buis 1:de bladvorming neemt na plaatsing van de buis eerst geleidelijk af ten opzichte van de blanko,in latere instantie neemt ze tijdelijk toe,maar gemiddeld is de bladvorming zodanig,dat uiteindelijk het aantal bladeren iets minder is dan in buis B (84, tegen 10).
Buis 2:na plaatsing van de buis neemt de bladvorming eerst sterk af.Later neemt ze nog wel weer toe maar niet tot boven de blanko waarde. Het aantal bladeren is hier dan ook bij oogst nogal wat geringer dan in buis B (6 tegen 10).

Stadium 3.Buis 1:Na plaatsing van de buis wordt de bladvorming nogal gestimuleerd.
Buis 2:na plaatsing van buis 2 neemt de bladvorming in vrij sterke mate af.

2e serie (gepoot na 16 dagen,zie fig.12,13).

Buis B.In buis B van stadium 1 is de snelheid van bladontwikkeling wisselend,ze neemt sneller af dan in de 1e serie.De bladontwikkeling verloopt in buis B van stadium 3 echter in grote lijnen als in de 1e serie.

Buizen 1 en 2.
Stadium 1.Buis 1:de ontwikkeling van kiembladeren is iets trager dan in buis B.De snelheid van bladvorming neemt hier eveneens geleidelijk af,dus minder snel dan het geval is bij de blanko van stadium 1.
Buis 2:de ontwikkeling van kiembladeren verloopt zeer langzaam en nadat de planten gemiddeld ruim 3 bladeren hebben gevormd wordt de bladvorming vrijwel beëindigd.

P.spicatum-1e serie.

↓

P.spicatum-1e serie-

Buis B.Stadium 1:in het eerste stadium neemt de snelheid van bladvorming, behoudens een piekje in de periode 35-44 dagen,geleidelijk af.

Stadium 3:in geval van kiemplanten ligt de snelheid van bladvorming, na een langzamer begin (kiembladeren zijn al aanwezig),iets boven die van de blanko van stadium 1. (Fig.14,15A).

Buizen 1 en 2.

Stadium 1.Buis 1:de bladvorming is wisselend en gemiddeld iets langzamer dan in buis B.Bij oogst is het aantal bladeren gemiddeld iets lager dan in buis B (7,1 tegen 7,5). (zie ook fig.16B)

Buis 2:de bladvorming is hier eveneens wisselend van tempo maar gemiddeld veel trager dan in buis 1.Bij oogst is het aantal bladeren dan ook aanmerkelijk lager dan in buis 1 en buis B (4,4 tegen 7,1 en 7,5).

Stadium 2.Buis 1:na plaatsing van buis 1 verloopt de bladvorming eerst iets langzamer,vervolgens iets sneller dan de blanko,terwijl de gemiddeldewaarde ongeveer als de blanko waarde is.Uiteindelijk is het aantal bladeren na 85 dagen iets groter dan in de blanko van stadium 1 (8,5 tegen 7,7), maar gezien de gemiddelde snelheid van bladvorming zou het aantal waarschijnlijk ongeveer gelijk zijn geweest aan een eventuele voortgezette blanko van stadium 3.

Buis 2:de bladvorming wordt na plaatsing van buis 2 hierdoor aanvankelijk sterk beperkt,in latere instanties ze ongeveer op het niveau van de blanko.Het aantal bladeren is dan (na 85 dagen) ook minder dan in buis 1 en dan in buis B van stadium 1 (gemiddeld 6,3 tegen resp.8,5 en 7,7).

Stadium 3.Buis 1:de bladvorming lijkt na plaatsing van buis 1 hierdoor iets te worden gestimuleerd.Na 85 dagen is het aantal bladeren gemiddeld 10 tegen 7,7 in de blanko van stadium 1.

Buis 2:de bladvorming lijkt niet noemenswaard te worden beïnvloed door buis 2.Na 85 dagen is het aantal bladeren iets groter van in de blanko van stadium 1 (8,3 tegen 7,7) en waarschijnlijk ongeveer gelijk aan de blanko van stadium 3.

2e serie (gepoot na 16 dagen,zie fig.11).

Stadium 1.In buis 2 verloopt de bladvorming aanmerkelijk langzamer dan in buis 1.

Konklusie.P.nigrum:de bladvorming lijkt in buis 1 enigszins te worden beperkt bij kiemplanten ,die zich ontwikkelen uit kiemende zaden. In latere stadia wordt de bladvorming nog iets beperkt of in geval van grotere planten iets gestimuleerd.

In buis 2 blijft de bladvorming in het eerste stadium sterk achter,in latere stadia is dit minder sterk het geval naarmate de planten groter zijn.

P.spicatum:de bladvorming blijft in buis 1 in het eerste stadium iets achter,in latere stadia wordt deze niet beïnvloed of enigszins gestimuleerd.

In buis 2 wordt de bladvorming in het eerste stadium sterk beperkt,in later stadia is dit in mindere mate of in het geheel niet het geval.

Versgewichten.(fig.17,18).

Versgewichten zijn bepaald na oogst,na ± 85 dagen (na ±70 dagen in geval van 2e serie).In verband met een regeneratieproef zijn de wortels der P.nigrum planten niet geoogst.

Spruitgewicht.(fig.17A).

P.nigrum-1e serie.In buis 1 is de spruit gemiddeld in stadium 1 veel lichter dan in buis B,in stadium 2 iets minder licht en in stadium 3 van hetzelfde gewicht als de blanko van stadium 1.

In buis 2 zijn de gewichten in stadium 1 en 2 veel lager,in stadium 3 iets lager dan in buis 1.

2e serie.De gewichten zijn in buis 1 iets hoger dan in de blanko van stadium 1,in buis 2 zeer gering,In de blanko van stadium 3 zijn de gewichten veel hoger.

P.spicatum-1e serie.In buis 1 is het spruitgewicht in stadium 1 iets lager dan in buis B,in stadium 2 en 3 ongeveer 2 maal zo hoog als buis B van stadium 1.In buis 2 zijn de gewichten gering in stadium 1,minder laag in stadium 2 en in stadium 3 iets onder de spruitgewichten van buis 1.

2e serie.Het spruitgewicht is in buis 1 in stadium 1 lager dan dat van de blanko (hier is echter slechts één exemplaar van),in buis 2 is het gewicht zeer gering.

Bladgewicht.(fig.18A).

P.nigrum.Het beeld is hier ongeveer gelijk als bij het spruitgewicht.

P.spicatum.Ook de bladgewichten in buis 1 in stadium 2 en 3 zijn hoger dan in de blanko van stadium 1,maar in veel mindere mate dan bij het spruitgewicht het geval is.Overigens is het beeld ongeveer als bij het spruitgewicht.

Versgewicht bladstelen per lengte-eenheid.(fig.17B)

P.nigrum-1e serie.In alle stadia is deze ratio in buis 1 en 2 lager dan in buis B van stadium 1.In buis 2 is de verhouding lager dan in buis 1,met name in stadium 1 en stadium 2.

2e serie.In buis 1 is de ratio iets onder die van buis B van stadium 1,in buis 2 is ze zeer gering.In de blanko van stadium 3 is de ratio iets hoger dan in de blanko van stadium 1.

P.spicatum-1e serie.In buis 1 is de verhouding lager dan in buis B in het eerste stadium,maar in stadium 2 en 3 veel hoger.In buis 2 is de verhouding in stadium 1 veel lager,in stadium 2 vrij wat lager,maar in stadium 3 veel hoger dan in de blanko van stadium 1 en hier van dezelfde hoogte als in buis 1.

2e serie.De ratio is in buis 1 lager dan in buis B,in buis 2 is ze zeer gering.

Wortelgewicht.(fig.17C).

P.spicatum.Het beeld is hier ongeveer hetzelfde als bij spruitgewicht.

Spruit/wortel verhouding.(fig.17D).

P.spicatum.1e serie.De verhouding van spruit- en wortelgewicht is in buis 1 altijd hoger dan in buis B van stadium 1.Er is een afname in grootte van deze ratio van stadium 1 naar stadium 3.In buis 2 is de verhouding zeer hoog in stadium 1 (echter hier maar twee planten),en in stadium 2 en 3 hoger dan in buis 1.

2e serie.De spruit/wortel verhouding is in buis 1 iets onder de blanko waarde,in buis 2 weer zeer hoog.

Konklusie.P.nigrum:het spruit- en bladgewicht is lager en de bladstelen zijn dunner naarmate de lichtbeperking groter is en in een vroeger stadium ingaat.

P.spicatum:In buis 1 in het eerste stadium en in buis 2 in het eerste en tweede stadium is het spruit-,blad-,en wortelgewicht lager en zijn de bladstelen dunner dan bij de blanko het geval is.In buis 1 in het tweede en derde stadium en in buis 2 inhet derde stadium is echter het omgekeerde het geval,zoals dat ook min of meer het geval is bij lengte van de bladstelen en het aantal bladeren.De gewichten zijn dus alleen lager dan in het volle licht als de lichtbeperking in een vroeg stadium ingaat en/of indien zij op het niveau van de bladeren van grote omvang is.In latere stadia lijkt de lichtreduktie,vooral als zij niet al te sterk is,het gewicht der planten juist iets te doen toenemen.

De spruit/wortel ratio is hoger naarmate de lichtreduktie groter is en naarmate deze in een vroeger stadium ingaat.

Bladoppervlakte.(fig.18).

De bladoppervlakte is bepaald bij P.nigrum na de oogst na ± 85 dagen (2e serie na 70 dagen) na planten.

Bladoppervlakte per blad.(fig.18C).

Berekend per drie grootste bladeren per plant:

1e serie.Buis 1:in stadium 1 is de bladoppervlakte per blad veel geringer dan in buis B,in stadium 2 iets kleiner en in stadium 3 iets groter dan in de blanko van stadium 1.

Buis 2:in alle stadia is de bladoppervlakte kleiner dan in de blanko van stadium 1 en ook kleiner dan in buis 1.Met name is dit het geval in stadium 1 em stadium 2.

2e serie.Buis 1:de bladoppervlakte in hier ongeveer als in de blanko van stadium 1.

Buis 2:de blad oppervlakte is zeer gering.

Buis B,stadium 3:de bladoppervlakte is in deze blanko veel groter dan in de blanko van stadium 1 en ongeveer evengroot als in de blanko van stadium 1 van de 1e serie.

Berekend over alle bladeren per plant:

Het beeld is nu in principe niet anders.

Bladoppervlakte per plant.(fig.18B).

Deze waarde is een resultante van de bladoppervlakte per blad per plant en het aantal bladeren per plant.

De bladoppervlakte per plant is in buis 2 in stadium 1 (in beide series) en in stadium 2 zeer gering.Overigens stemt het beeld wel overeen met dat van de bladoppervlakte per blad.

Bladoppervlakte per bladgewicht (standard leaf area,fig.18D).

Deze verhouding is hoog in buis 2 in stadium 1.Voor het overige is er geen relatie aan te geven tussen deze ratio en de mate van lichtbeperking en/of het stadium van ingaan van lichtbeperking.

Konklusie.P.nigrum:de bladoppervlakte is geringer naarmate de lichtreduktie sterker is en naarmate deze in een vroeger stadium ingaat.De standard leaf area is alleen bij sterke lichtbeperking in een vroeg stadium duidelijk groter dan in het volle licht.

P.spicatum:de bladoppervlakte is bij P.spicatum niet bepaald. Maar de bladoppervlakte is gemiddeld wel duidelijk waarneembaar groter dan bij P.nigrum en is als bij deze soort waarschijnlijk min of meer evenredig gerelateerd aan het bladgewicht.

Konklusie experiment 2a.

P.nigrum.

In zeer sterk beperkt licht gaan planten,die zich vanuit kiemende zaden ontwikkelen,voor een groot deel te gronde.De overige planten worden sterk in hun groei beperkt.

Bij grotere kiemplanten wordt na sterke vermindering van de lichtintensiteit de lengtegroei gestimuleerd,en wel des te meer naarmate de planten groter zijn.

Het aantal bladeren,de dikte der bladstelen,het spruitgewicht en de bladoppervlakte zijn in sterk gereduceerd licht lager,des te meer naarmate de lichtbeperking in een vroeger ontwikkelingsstadium ingaat.

In enigszins beperkt licht zijn deze effekten gelijkgericht,maar minder sterk.

P.spicatum.

Bij deze soort gaan veel minder planten te gronde.Tevens is de groeibeperking in sterk gereduceerd licht in het eerste ontwikkelingsstadium veel geringer,lijkt de groei hier in iets gereduceerd licht al versterkt te worden, en is de groeistimulatie in latere stadia veel groter.

Ook overigens is hier de situatie anders:in latere stadia van ontwikkeling der kiemplanten lijken-in geval van sterke lichtbeperking in een later stadium dan bij minder sterke lichtbeperking-dikte der bladstelen,gewicht en bladoppervlakte in beperkt licht juist groter te zijn.

Experiment 2b. Regeneratieproef.

Materiaal en methode.

Zoals vermeld zijn in experiment 2a bij P.nigrum slechts de spruiten geoogst. Dit is gedaan met het doel na te gaan in hoeverre de planten vermogen tot regeneratie zouden vertonen in relatie met lichtintensiteit.

Na 52 dagen (op 15 juli) zijn de planten geoogst. Op dit tijdstip is de lengte gemeten van de bladstengels, is het aantal bladeren geteld, zijn versgewichten en drooggewichten bepaald van bladeren, bladstengels en wortels, en zijn bladoppervlakten bepaald. Zie voorts bij experiment 2a onder materiaal en methode.

Resultaten.

Beginsituatie.

De groei van de planten zal na het afsnijden van de spruiten behalve door de lichtintensiteit ook beïnvloed worden door de in de wortel beschikbare voedselreserves.

De lichtintensiteit is bij aanvang van dit experiment op het niveau van de planten voor alle planten in buis 1 gelijk en in buis 2 evenzo, n.l. resp. 55 en 12% van de blanko waarde.

Het vers wortelgewicht kan in enige mate een maat vormen voor de hoeveelheid in de wortels opgeslagen reservevoedsel. Dit wortelgewicht is bij aanvang van het experiment uiteraard niet bekend. Wel kunnen we een schatting maken van dit gewicht per type buis per stadium van lichtbeperking in experiment 2a, n.l. door met behulp van de spruit/wortel ratio zoals die bij P.spicatum per type buis per stadium is bepaald het wortelgewicht te berekenen uit het spruitgewicht van de eerste oogst. (zie fig. 17A, 17D, 17E).

Regeneratie.

Niet alle planten zijn tot regeneratie in staat (zie tabel 8).

Tabel 8. Mortaliteit.

stadium	type buis	mortaliteit aantal	mortaliteit perc.	geschat vers wortelgewicht bij aanvang: alle planten per plant:	geregenereerde planten p.pl.	afgestorven planten p.pl.
1	B	3	33%	2,38 gram	2,51	1,88
	1	4	44	0,81	1,08	0,47
	2	4	80	(0,033)	(0,02)	(0,001)
2	1	1	12	1,88	2,12	0,21
	2	2	25	0,35	0,40	0,07
3	1	1	12	3,85	4,13	2,21
	2	1	14	2,04	2,33	0,35

Uit bovenstaande tabel blijkt, dat de planten, die niet in staat zijn tot regenereren naar schatting een veel lager wortelgewicht hebben dan planten, die wél in staat zijn tot regeneren. Bij een zelfde wortelgewicht gaan in het volle licht (buis B) meer planten te gronde dan in iets getemperd licht (buis 1). Overigens blijkt uit de tabel geen verband tussen lichtintensiteit en al dan niet vermogen tot regenereren.

In onderstaande tabel staan de per type buis per stadium resterende planten.

Tabel 9. Aantallen resterende planten.

stadium	type buis	aantal	stadium	type buis	aantal
1	B	8	2	1	9
	1	5		2	6
	2	1	3	1	7
				2	6

Wortelgewicht na oogst (fig.17C).

De wortelgewichten blijken zich na na de tweede oogst op dezelfde manier tot elkaar te verhouden als het geval is bij de wortelgewichten, die geschat zijn bij de eerste oogst (fig. 17E).

Versgewicht, buis 1: het wortelgewicht is groter naarmate de lichtbeperking in experiment 2a in een later stadium inging en is in het derde stadium hoger dan het gewicht van de blanko.

Buis 2: het wortelgewicht is eveneens hoger naar gelang de lichtbeperking in experiment 2a later inging, maar het is, vooral in het eerste en tweede stadium, veel geringer dan in buis 1.

Drooggewicht: grotendeels hetzelfde beeld, het gewicht is nu in buis 1 ook in het tweede stadium hoger dan dat van de blanko.

Lengtegroei (fig.16A).

Buis 1: de lengtegroei is iets sterker dan in de blanko. Ze lijkt geen korrelatie te vertonen met het (geschatte) wortelgewicht bij aanvang van het experiment.

Buis 2: de groei is zeer gering bij het zeer lage wortelgewicht van stadium 1 (hier echter maar één plant); van dezelfde grootte als in buis 1 in stadium 2 bij een wortelgewicht, dat veel lager is dan in buis 1; en tenslotte is de groei zeer sterk, veel groter dan in buis B en in buis 1, in het derde stadium, bij een wortelgewicht dat groter is dan in het tweede stadium en ongeveer gelijk is aan het gewicht in buis 1 in het tweede stadium.

Konklusie. Bij geringe lichtbeperking wordt de lengtegroei, onafhankelijk van wortelgewicht, iets gestimuleerd. Bij sterke lichtbeperking is de lengtegroei duidelijk positief gekorreleerd aan wortelgewicht: bij laag wortelgewicht blijft de groei sterk achter, bij normaal wortelgewicht (zoals dat in de blanko is) wordt de lengtegroei zeer sterk gestimuleerd.

Bladvorming. (fig.16B).

Buis 1: ongeveer als in buis B, geen korrelatie met wortelgewicht.

Buis 2: blijft in alle stadia achter bij blanko, duidelijk positieve korrelatie met wortelgewicht.

Spruitgewicht, gewicht bladstelen per lengte-eenheid (fig.17A,B).

Vers- en drooggewicht: in buis 1 lagere waarden dan in buis B, geen korrelatie met wortelgewicht. (zie ook spruit/wortelverhouding, fig.16D).

Buis 2: de waarden zijn ongeveer evenredig gerelateerd aan het wortelgewicht, behalve in het derde stadium zijn de waarden veel lager dan in buis 1. (zie ook spruit/wortel verhouding, fig.17D).

Bladgewicht (fig.18A).

Vers- en drooggewicht: in buis 1 iets lager dan in blanko, in buis 2, vooral in stadium 1 en 2, lager dan in buis 1. Zowel in buis 1 als in buis 2 is het bladgewicht ongeveer evenredig gerelateerd aan wortelgewicht.

Bladoppervlak per blad (fig.18C).

Het beeld is hier hetzelfde als bij bladgewicht.

Bladoppervlak per plant (fig.18B).

Het beeld is hier ongeveer hetzelfde als bij aantal bladeren per plant (fig.16B).

Bladoppervlak per bladgewicht (fig.18D).

Deze ratio is in buis 2 in stadium 1 niet na te gaan. Overigens is de ratio in buis 2 hoger dan in buis 1 en in buis 1 hoger dan in buis B. In het tweede stadium is in buis 2 de verhouding veel hoger dan in het derde stadium, waar de bladeren bij oogst door de grotere lengte der bladstelen veel minder lichtbeperking ondervinden.

Konklusie. De mate van regenereren wordt inderdaad vooral bepaald door in de wortels aanwezige voedselreserves en door de mate van lichtbeperking.

De lengtegroei blijft in gereduceerd licht achter als de wortelreserves ontoereikend zijn, maar wordt, met name in sterk gereduceerd licht bij voldoende reserve gestimuleerd.

In sterk gereduceerd licht is bij een lager wortelgewicht behalve de lengtegroei ook het aantal gevormde bladeren, het gewicht en de bladoppervlakte geringer. Ook bij gelijk wortelgewicht zijn de laatste waarden (behalve lengte groei) altijd lager dan in iets gereduceerd of normaal licht.

In getemperd licht zijn deze waarden, behalve bladgewicht en -oppervlak, niet duidelijk gerelateerd aan wortelgewicht.

Experiment 2c. Invloed van de schaduwbuizen op mortaliteit van kiemplanten in het eerste ontwikkelingsstadium.

Materiaal en methode.

Bij de beschaduwing door middel van perpexbuizen in experiment 2a en 2b wordt een probleem gevormd door het feit, dat er in de buizen niet alleen een beperking optreedt in lichtintensiteit maar alsmede een vermindering van ventilatie, toename in vochtigheid en een verhoging van temperatuur (Grime, 1969). Deze laatste faktoren zijn niet nader onderzocht.

Maar om de invloed van de buizen op de mate van mortaliteit van kiemende zaden nog eens te onderzoeken zijn op 9 juli nogmaals kiemende zaden gepoot, zowel in buis type B, 1, en 2 als zonder buis.

Resultaten.

In onderstaande tabel staan de aantallen planten vermeld, die onder de verschillende omstandigheden in leven zijn gebleven.

Tabel 10. Aantallen resterende planten.

buis	over na 6 dagen		over na 17 dagen		gestorven binnen 17 dagen, percentage
	aantal	percentage	aantal	percentage	
geen	3	25%	0	0	100%
B	7	58	7	58	42
1	3	25	2	17	83
2	?		3	25	75

Konklusie. De planten, waar geen buis boven is geplaatst, zijn allemaal te gronde gegaan, terwijl de planten, waarboven een doorzichtige buis is geplaatst, voor een groot deel in leven blijven, gelijk in experiment 2a. Dit vormt er inderdaad een sterke aanwijzing voor, dat de vochtigheid in de buizen hoger is dan daarbuiten.

In de buizen met gereduceerd licht is het steftepercentage veel hoger dan in de doorzichtige buis, gelijk dat ook in experiment 2a het geval was. Vermoedelijk wordt dit ook hier weer veroorzaakt door een beperkte wortelontwikkeling.

Discussie.

Zaden van Phyteuma nigrum kunnen in het donker wel kiemen,hoewel in mindere mate dan in het licht.In schaduw gaan in het kiemingsstadium vele planten te gronde.

Bij kiemplanten die in schaduw groeien is het aantal bladeren geringer, is het vers- en drooggewicht van wortel en spruit en ook de verhouding tussen die twee lager en zijn de bladstelen dunner.Dit zal een gevolg zijn van een verlaging van assimilatiesnelheid per bladoppervlak,die veroorzaakt wordt door een vermindering van de beschikbare hoeveelheid lichtenergie.

De verlaging van assimilatiesnelheid per bladopper-vlak wordt niet,zoals bij vele andere soorten wel het geval is,gekompenseerd door een vergroting van het bladoppervlak.Weliswaar is de hoeveelheid bladoppervlakte per hoeveelheid bladgewicht in schaduw groter dan in het volle licht.Maar de bladoppervlakte lijkt in schaduw ongeveer evenredig af te nemen met het plantgewicht.

Na beschadiging is het regeneratievermogen in schaduw geringer en wel vooral in het eerste stadium van kiemplantontwikkeling.

Op grond van de experimenten kan dus gekonkludeerd worden,dat de vitaliteit van kiemplanten van Phyteuma nigrum in de schaduw lager is dan in het volle licht.

Wel is Phyteuma nigrum echter tot op zekere hoogte in staat om een beschaduwde laag te ontwijken.De lengtegroei zal worden versterkt door een afname van de z.g. fotoinhibitie tengevolge van de afname van lichtintensiteit.

Maar de mate van lengtegroei wordt behalve door de mate van afname van de fotoinhibitie in schaduw ook bepaald door de hoeveelheid der aanwezige reservestoffen.Wanneer deze hoeveelheid niet toereikend is,zoals in het kiemingsstadium waar slechts de geringe zaadreserve beschikbaar is,dan wordt na een aanvankelijke versterking van de lengtegroei,hier met name van het hypokotyl,tenslotte de groei beperkt.

Uit de experimenten kan derhalve gekonkludeerd worden,dat in schaduw de vitaliteit van kiemplanten van Phyteuma nigrum bij een ongeveer gelijk blijvende luchtvochtigheid achteruit gaat,maar dat de lengtegroei voorzover de beschikbare reserves dat toelaten wordt versterkt.

In het beschrijvend veldwerk is eveneens gekonstateerd,dat Phyteuma nigrum vrij veel behoefte heeft aan licht.

De vitaliteit van de soort neemt in de verschillende levensstadia af als de lichtintensiteit in de vegetatie verlaagd wordt,de bloeistengels zijn langer en de bladstelen zijn hoger opgericht indien de beschaduwde laag hoger is. Ook de hypokotylen zijn langer.Zo zijn in opname A8 op donkere plekken kiemplanten waargenomen met hypokotylen ter lengte van 2 cm,terwijl de normale lengte enkele mm bedraagt (in donkerkiemproef tot max.± 1 cm,in lichtreduktieproef tot max.± 0,5 cm).

Phyteuma nigrum lijkt zich wat dat betreft als een "graslandplant" te gedragen.Een kenmerk van schaduwontwijkende soorten is echter,dat zij doorgaans een hoge groeisnelheid aan de dag leggen,terwijl P.nigrum juist een zeer trage groeier is.Op onbeschaduwde plaatsen zal de soort op grond hiervan wellicht doorgaans de konkurrentieslag verliezen van snellere groeiers.Dit zou mede de voorkeur kunnen verklaren van P.nigrum voor iets beschaduwde plaatsen en ruige,minder dichte graslandvegetaties.

In het experiment is echter tevens enige aanwijzing verkregen,dat de te velde gekonstateerde grotere vitaliteit in deze omgevingen met getemperd licht samen zou kunnen hangen met een grotere luchtvochtigheid.

Gezien het bovenstaande lijkt het feit,dat kieming en eerste ontwikkeling van vegetatieve en generatieve planten al vroeg in het groeiseizoen plaatsvinden,voor de soort zo gunstig te zijn,doordat zij aldus de konkurrentie met andere (grasland)planten en de beschaduwing door bomen en struiken grotendeels kan ontwijken.

De experimenten geven aanwijzingen,dat Phyteuma spicatum beter tegen vermindering van lichtintensiteit bestand is dan P.nigrum.Ook is de lengtegroei in schaduw veel sterker dan bij P.nigrum.We hebben het vermoeden,dat deze eigenschap verband houdt met het feit,dat de bloeitijd van Phyteuma spicatum een maand later valt dan die van P.nigrum.Doordat de vegetatie dan (in juli) hoger is dan in de bloeitijd van P.nigrum,lijken generatieve planten van P.spicatum beter bestand te moeten zijn tegen vermindering van lichtintensiteit.

Hoewel echter het zaad van Phyteuma spicatum bij een iets hogere temperatuur optimaal lijkt te kiemen dan dat van P.nigrum,hebben we geen aanwijzingen kunnen verkrijgen,dat kieming en bovengrondse verschijning van vegetatieve en generatieve planten later plaatsvindt dan bij P.nigrum.

Zoals vermeld beïnvloeden de schaduwbuizen niet alleen de lichtintensiteit,maar tevens de luchtvochtigheid.Het was dan ook beter geweest, als blanko behalve de serie kiemende zaden ook een serie kiemplanten zonder buis in te zetten.

Aangezien de kiemplanten zich in de blanke buis iets anders schijnen te ontwikkelen als zij als kiemplanten zijn gepoot dan wanneer zij als kiemende zaden zijn gepoot was het tevens beter geweest de ontwikkeling van deze als blanko langer te vervolgen.

De proefbak was tegen het daglicht afgeschermd door een stuk zwart landbouwplastic.Wit plastic,dat destijds niet beschikbaar was,was wellicht beter geweest.De gemiddelde dagelijkse maximumtemperatuur was in de proefbak namenlijk gemiddeld zo'n 5 graden hoger dan in de kas,de minimumtemperatuur was gemiddeld zo'n 2 graden hoger (zie hieronder).

	gemiddelde dagelijkse maximum temperatuur	gemiddelde dagelijkse minimum temperatuur
kas	18	24,5
proefbak	19,7	29

Tenslotte rijst de vraag in hoeverre de onderzoeksresultaten naar de veldsituatie toe kunnen worden vertaald.De lichtsterkte bedroeg in de proefbuizen n.l. maximaal 5000 lux,terwijl volgens J.Groot (1973) in het veld wel waarden tot 100.000 lux bereikt zouden kunnen worden.

IIId. Zaaiproeven.

Inhoud.

	pag.
In 1973 verrichte zaaiproeven met Phyteuma nigrum en P.spicatum	176
Inleiding	176
Methode	176
Resultaten	177
Discussie	178
In 1974 verrichte zaaiproeven met Phyteuma nigrum	178
Inleiding	178
Exp.A.Zaaiproeven in bakken	178
Methode	178
Resultaten	179
Exp.B.Zaaiproeven in de proeftuin	179
Methode	179
Resultaten en konklusies	180
Discussie	181
Fig. 1 na pag.190 Tabellen op pag.177,180.	
IIIe.Plantproeven.	182

Inhoud.

Inleiding	182
Materiaal en methode	182
Resultaten	182
Discussie	182
Tabel 1	183

ZAAIPROEVEN.

In 1973 verrichte zaaiproeven met Phyteuma nigrum en Ph.spicatum.

INLEIDING.

In het Phyteuma onderzoek is aandacht besteed aan de verschillende stadia van de levenscyclus.

De onderstaande experimenten zijn verricht om, in aansluiting met het beschrijvend veldonderzoek meer informatie te verkrijgen over de oecologische eigenschappen van Phyteuma nigrum en Ph.spicatum in de eerste stadia van de levenscyclus: de kieming en het kiemplantstadium.

Omdat over Phyteuma nigrum meer veldgegevens te verkrijgen zijn en van deze soort meer zaad beschikbaar is, ligt in deze experimenten de nadruk op Ph.nigrum.

De aan de zaaiproeven ten grondslag liggende vraagstelling is als volgt:

A. Biedt een bepaald milieu gunstige voorwaarden voor kieming van Phyteuma zaad? Zo ja, welke zouden dan deze voorwaarden kunnen zijn?

B. Biedt het milieu, waarin Phyteuma zaad kan ontkiemen aan de kiemplanten mogelijkheden voor verdere ontwikkeling?

C. Is een milieu, waarin zaad van Phyteuma kan ontkiemen, bereikbaar voor Phyteuma zaad? In hoeverre is de disseminatie kapasiteit van invloed op de verspreiding van Phyteuma?

Naar aanleiding van de bij A en B genoemde vraagstelling is zaad van Phyteuma nigrum en Ph. spicatum uitgestrooid in een aantal verschillende milieus in het Drentsche A gebied en in de proeftuin in Haren.

Om over het bij C genoemde meer informatie te verkrijgen is in Drente buiten het verspreidingsgebied van Phyteuma nigrum zaad van deze soort uitgestrooid in voor hem ogenschijnlijk gunstige milieus.

METHODE.

De zaaiproeven zijn verricht in de periode half april tot half mei 1973. Gebruik is gemaakt van zaad van Phyteuma nigrum en Ph. spicatum, dat in juli 1972 was geoogst en vervolgens bij 5' droog was bewaard.

Ten einde enigszins te onderzoeken, in hoeverre voorafgaande stratifikatie bij 5' van invloed zou kunnen zijn op het opkomstpercentage in het veld, is op een aantal plaatsen ook zaad uitgestrooid, dat 3-4 maanden vochtig had gelegen bij 5'.

Het zaad is zo regelmatig mogelijk uitgestrooid in vlakken van 1m bij 1m. Meestal zijn per m^2 100 zaden uitgestrooid. Maar op een aantal proefvlakken zijn per m^2 verschillende hoeveelheden uitgestrooid, om na te gaan, hoe groot de hoeveelheden zouden moeten zijn ter verkrijging van zodanige opkomstpercentages, dat de resultaten in de verschillende milieus op betrouwbare wijze onderling te vergelijken zouden zijn.

Om de invloed van de dichtheid van de vegetatie op het opkomstpercentage na te gaan, is zowel in begroeide als in onbegroeide (meestal omgewoelde) grond gezaaid. Zo is o.a. gezaaid langs greppels bij Oudemolen, die juist opnieuw uitgegraven waren. Dit is vooral gedaan, omdat de indruk bestond, dat Phyteuma (in dit geval Ph.nigrum) zich juist langs dergelijke greppels vestigt, om na een aantal jaren geleidelijk weer te verdwijnen.
Ook is op één lokatie een gedeelte van de proefvlakken bemest, ten einde te groei van de vegetatie te versterken, waardoor de dichtheid daarvan zou toenemen.

In onderstaande tabel is nader aangegeven op welke plaatsen gezaaid is en in welke milieus (zeer globaal omschreven). Voorts is aangegeven, welk soort zaad gebruikt is (behalve wanneer anders vermeld zaad van Phyteuma nigrum, droog zaad of bij 5' gestratificeerd zaad). Tenslotte is vermeld, hoeveel zaden per m^2 zijn uitgestrooid:

↓

Plaats	Globale milieu omschrijving	Aantallen zaden per m^2 droog zaad	gestrat.zaad
Proeftuin te Haren	Met gras begroeide hellingen bij de vijvers	18 x 100 3 x 500 3 x 1000	3 x 100 3 x 500
	Onbegroeid gedeelte van de proeftuin	3 x 100 3 x 500 3 x 1000 3 x 2000 3 x 4000	3 x 100
Monding van Zeegser Loopje	Elzenbosje met ondergroei, met gras begroeide grond onbegroeide grond(geharkt)	3 x 100 6 x 100	
Burgvollen	Gradiënt in hooiland, ter lengte van 3 m, met verval van 0,5 m_2 3x3 m^2 bemest met 42 gr.NPK/m^2 (12 gew.%N, 10%P, 18%K)	9 x 100	
	3x3 m^2 onbemest	9 x 100	
Oudemolen, oprit van de boerderij van SBB	Vlakke wegberm	3 x 100	
Ten zuiden vam Oudemolen	Langs juist geschoonde greppel, in onbegroeide grond boven op de greppelkant	3 x 100 3 x 500 3 x 1000	3 x 100 3 x 500 3 x 1000
In Gasterense Holt	Halfbeschaduwde grasvegetatie	3 x 100	
Bij Scheebroeker Loopje	Oost- en Westhelling van begroeide greppel in weiland Met gras begroeide houtwal (op Het Westen)	6 x 100 3 x 100 .spicatum 3 x 100 .spicatum	

RESULTATEN.

In 1973 zijn in geen van de proefvlakken kiemplanten aangetroffen. In 1974 zijn in enkele proefvlakken wel kiemplanten gevonden. Zie de onderstaande tabel.

Plaats	Aantal zaden uitgestrooid per m^2 droog zaad	gestrat. zaad	Datum 1	Datum 2	Opkomstpercentage Datum 1	Datum 2
Proeftuin, vijvers	100 500 1000	100 500	12-7		0,5 0,66 0,06 0,2 0,33	
Proeftuin, onbegroeid	100 500 1000 2000 4000	100	10-4	12-7	0,66 0,32 0,10 0,16 0,07 0,46	0,33 0 0,03 0,07 0 0,2
Versegreppels ten Z. van Oudemolen	100 500 1000	500 1000	4-4		0 0,15 0,16 0,03 0,86	0 0 0,3 0,3 1,00

DISCUSSIE.

Als oorzaken voor het feit,dat er in 1973 in de zaaiveldjes geen kiemplanten zijn aangetroffen zouden de volgende kunnen worden aangemerkt:

1.Eventueel aanwezige kiemplanten kunnen over het hoofd zijn gezien,mogelijk mede door een überhaupt gering opkomstpercentage in het veld en/of doordat de veldjes te weinig frekwent op het voorkomen van kiemplanten zijn onderzocht.

2.De zaden zijn niet gekiemd doordat op een te laat tijdstip is gezaaid. De temperaturen na het zaaien zijn wellicht te hoog geweest.Bovendien is gezaaid op tijdstippen,die alle gevolgd werden door een langdurige periode van droogte. Hierdoor bleef wellicht de dormancy van de zaden gehandhaafd of werddeze zelfs verdiept(zie ook de kiemproeven).

In 1974 werden in enkele proefvlakken wel kiemplanten aangetroffen. Dit kan waarschijnlijk verklaard worden door aan te nemen,dat de dormancy onder invloed van de koude periode in de voorafgaande winter minder diep is geworden.

Er is enige,weliswaar zeer geringe aanwijzing,dat het zaad,dat na stratifikatie bij 5' gezaaid is,een hoger opkomstpercentage te zien geeft.Stratifikatie zou dan wellicht de dormancy van de zaden doen afnemen en zodoende het kiempercentage doen toenemen (zie ook de kiemproeven).

Het opkomstpercentage is echter in 1974 zeer gering (maximaal 0,86%).Een vergelijking van de resultaten van de proefvlakken in de verschillende milieus is dan ook niet mogelijk.

Gezien het geringe opkomstpercentage is de hoeveelheid van 100 zaden per vierkante meter veel te gering ter verkrijging van betrouwbare resultaten.

In 1974 verrichte zaaiproeven met Phyteuma nigrum.

INLEIDING.

Dat er in 1973 geen kiemplanten zijn aangetroffen in dezaaiveldjes zou geweten kunnen worden aan ongunstige weeersomstandigheden of aan een opkomstpercentage,dat zo laag was bij een aantal uitgestrooide zaden van 100 per vierkante meter,dat er planten ongemerkt zijn geblaven.

Daarom zijn er in 1973 en 1974 opnieuw zaaiproeven verrichtmet een andere aanpak:

1)Ten eerste is in een ander jaargetijde gezaaid:in december 1973 en in januari 1974,dus in een periode met lage temperaturen.Het gebruikte zaad was zaad van Phyteuma nigrum,dat in juli 1973 was geoogst en vervolgens droog bij 5' was bewaard.

2)Voorts werden nu niet 100 zaden per vierkante meter uitgestrooid,maar werden 1000-8000 zaden uitgestrooid in rijtjes van 5×50 cm.

Experiment A.Zaaiproeven in bakken.

METHODE.

Op 12 december 1973 is gezaaid in 6 plastic bakken ter grootte van 5×50 50 cm.Deze bakken bevatten twee soorten grond,afkomstig van Phyteuma nigrum groeiplaatsen,n.l. zandig veen van een helling tegenover de boerderij van SBB te Oudemolen en humeus zand van de berm van de oprit naar de boerderij van SBB. Deze grondsoorten zijn enerzijds gekozen,omdat bekend is,dat daarin Phyteuma nigrum zaden kunnen ontkiemen en anderzijds om de opkomstpercentages in de verschillende grondsoorten met elkaar te vergelijken.

Per bak zijn de zaden in 4 rijtjes gezaaid van elk 1000 zaden.De bakken zijn in de proeftuin geplaatst.Van 2 bakken werd de grond gesteriliseerd,opdat de grond voorlopig vrij bleef van andere planten.Eventueel aanwezig zaad van Phyteuma nigrum zal hierdoor ook zijn vernietigd.

Op 2 april 1974 is één bak met veengrond en één bak met zandgrond overgeplaatst naar de kas.Op 10 april zijn opnieuw twee bakken met veengrond ingezaaid,waarvan één buiten werd geplaatst en één in de kas.

Om na te gaan of er eventueel kiemkrachtig zaad van Phyteuma nigrum in de grond aanwezig zou zijn,is er op 10 april 1974 een bak met zandgrond en een bak met veengrond in de kas geplaatst en net als de andere bakken vochtig gehouden maar niet ingezaaid.

Op gezette tijden zijn aantallen kiemplanten en aantallen bladeren geteld, op 10 juli 1974 is de hoogte van de planten en doorsnede der bladeren bepaald.

RESULTATEN.

In maart 1974 werden reeds kiemplanten aangetroffen in de bakken die in december waren ingezaaid.Vanaf begin april zijn de aantallen kiemplanten geteld.De resultaten zijn kumulatief weergegeven in fig.1a.Let wel:de getelde aantallen resulteren uit de aantallen opgekomen planten en de aantallen verdwenen planten.Aangezien tevens werd nagegaan in hoeverre de planten zich verder ontwikkelden werden de kiemplanten,anders dan bij de kiemproeven,niet steeds verwijderd.

Begin april was het opkomstpercentage in de bakken met zandgrond iets hoger dan in die met veengrond (ruim 5% tegen bijna 3%).In de bakken die buiten bleven,bleef dit verschil daarna relatief gezien ongeveer gelijk.Na plaatsing van de andere twee bakken in de kas nam echter het aantal waargenomen planten in de bak met zandgrond relatief langzamer toe dan buiten het geval was.Daarentegen nam het aantal kiemplanten in de bak met veengrond zeer sterk toe,zelfs meer dan in de bak met zandgrond die zich buiten bevond.

Na begin mei kwamen er in de bakken die in de kas stonden geen kiemplanten meer bij.Buiten kwamen er nog wel wat planten bij.

Het aantal bladeren per plant en de hoogte van de planten en doorsnede der bladeren (fig.1b en c) was in de kas groter dan buiten.Deze waarden waren buiten in de bakken met zandgrond hoger dan in die met veengrond.In de kas was het aantal bladeren in de bakken met zandgrond iets groter dan in die met veengrond.

Van het zaad,dat op 10 april was uitgestrooid,kwam in de kas vrijwel niets op en buiten totaal niets.

In de bakken,die niet ingezaaid waren,maar wel werden vochtig gehouden zijn geen kiemplanten van Phyteuma nigrum aangetroffen.

Het opkomstpercentage was in de bakken met gesteriliseerde grond beduidend lager dan in de bakken met ongesteriliseerde grond.

Ook de ongesteriliseerde bakken bleven overigens vrijwel onbegroeid.

Experiment B.Zaaiproeven in de proeftuin.

METHODE.

Op 10 januari 1974 zijn zaaiproeven ingezet bij de vijvers in de proeftuin.Gezaaid is op drie plaatsen langs een Zuid-Noordhelling,met een hoogteverschil van ± een halve meter over een lengte van 3 meter;n.l.:bovenop de helling,halverwege,en onderaan de helling in vrij vochtige grond.Er is zowel in begroeide grond gezaaid als in onbegroeide (omgewoelde) grond.
De zaden zijn uitgestrooid in hoeveelheden van 2000 of 8000 zaden per rij van 5×50 cm.

Vanaf begin april zijn de aantallen kiemplanten bepaald op drie tijdstippen.De kiemplanten werden gemarkeerd met behulp van stukjes ijzerdraad, zodat bij elke telling kon worden nagegaan,welke planten er nieuw waren bijgekoemn en welke planten waren afgestorven.

Op 12 juli 1974 is in de proefvlakken de dichtheid en de hoogte van de vegetatie bepaald.

RESULTATEN EN KONKLUSIES.

De aantallen waargenomen planten zijn in onderstaande tabel weergegeven.

Proefvlak	Aantal uitgestrooide zaden		Totaal aantal opgekomen planten in % van aantal zaden			Totaal aantal gestorven planten in % van het aantal uitgestrooide zaden	
	begroeide grond	onbegroeide grond	2-4:	30-5:	12-7:	30-5:	12-7:
Bovenvak	3 × 2000 en 3 × 8000		0,06	0,25	0,28	-	0,23
		3 × 2000	0,05	0,24	0,24	-	0,23
Middenvak	3 × 2000		0,06	0,06	0,06	0,01	0,01
		3 × 2000	0,11	0,38	0,48	-	0,38
Benedenvak	3 × 2000		0,01	0,06	0,13	-	0,05
		3 × 2000	0,10	0,21	0,31	-	0,07

De opkomstpercentages zijn zeer gering (tot 0,48%) en veel lager dan in de bakken (daar tot 12,5%).In juli zijn de meeste kiemplanten afgestorven.

In onderstaande tabel staan de gegevens over hoogte en dichtheid der vegetatie vermeld.

Proefvlak	Bovenvak		Middenvak		Benedenvak	
	begr.	onbegr.	begr.	onbegr.	begr.	onbegr.
Bedekking door hogere planten in %	80	80	60	10	65	25
Bedekking door mossen in %	-	-	25	30	20	20
Bedekking door dood materiaal in %	20	20	5	35	5	30
Totale bedekking in %	100	100	90	75	90	75
Gemiddelde hoogte van de vegetatie in cm	20-25	20-25	4	4	5	5

N.B.De omgewoelde gedeelten van de proefvlakken waren weliswaar bij de aanvang van het experiment onbegroeid maar zij raakten in de loop van de tijd weer begroeid.In het bovenvak was op den duur geen onderscheid meer te maken tussen de omgewoelde en niet omgewoelde gedeelten.

In het midden- en benedenvak,waar de vegetatie zeer laag is,is het opkomstpercentage hoger in de omgewoelde gedeelten dan in de niet omgewoelde gedeelten,waarschijnlijk in samenhang met een veel lagere dichtheid van vegetatie.

Ondanks een veel grotere dichtheid en hoogte dan vegetatie is het opkomstpercentage in het bovenvak hoger dan in de niet omgewoelde gedeelten van het midden- en benedenvak.Wellicht hangt dit samen met de afwezigheid van mossen.

De mortaliteit is in juli relatief het hoogst in het bovenvak,waar de vegetatie dan het hoogst en meest dicht is.In de overige vakken,waar de vegetatie lager en gemiddeld minder dicht is,valt geen relatie te leggen tussen dichtheid van vegetatie en mortaliteit.

DISCUSSIE.

Uit de kiemproeven is de konklusie getrokken,dat wanneer zaad van Phyteuma nigrum gedurende langere perioden vochtig ligt bij lagere temperaturen, de kiemimg in sterke mate bevorderd wordt.De dormancy van het zaad zou dan afnemen.Bij hogere temperaturen en bij droogbewaren blijft de dormancy voor een groot deel gehandhaafd.Indien de temperatuur na een periode van vochtig bewaren bij lagere temperatuur wordt verhoogd,wordt de kieming aanvankelijk versneld maar blijft uiteindelijk een groter percentage der zaden dormant.

De resultaten van de zaaiproeven zijn met het bovenstaande grotendeels in overeenstemming.Wanneer het zaad in april-mei,dus in een periode met hogere temperaturen,wordt uitgestrooid dan komen er nauwelijks of geen kiemplanten op. Wanneer het zaad in het begin van de winter buiten wordt uitgestrooid dan komen er wel vrij wat kiemplanten op (in de bakken tot maximaal 12,5%,dat is ongeveer het tienvoudige van het in Drente geschatte maximale opkomstpercentage). De kiemplanten verschijnen al in maart,het grootste deel der kiemplanten komt op in maart en april.Na begin mei neemt het aantal kiemplanten buiten nog nauwelijks toe en in de kas helemaal niet meer.

De opkomstpercentages resulteren uit kiemingspercentages en uit sterftepercentages.In welke verhoudingen deze tot elkaar staan is niet bekend.Maar op grond van het bovenstaande lijkt de konklusie toch wel gerechtvaardigd,dat wanneer het zaad gedurende een langere periode buiten bij lagere temperaturen vochtig heeft gelegen de kieming dan in sterke mate wordt bevorderd.

Een verklaring voor het feit dat in de bak met veengrond de kieming in de kas vrij sterk wordt bevorderd,anders dan in de bak met zandgrond het geval is,is niet te vinden.

Niet alleen is buiten het opkomstpercentage in de zandgrond hoger dan in veengrond,maar voorts ontwikkelen de kiemplanten zich in zandgrond beter en lijkt de mortaliteit geringer te zijn.Ook te velde in Drente is het opkomstpercentage in zandgrond hoger dan in veengrond.Het is niet bekend waaraan dit geweten kan worden.Gedacht kan worden aan een hogere voedselrijkdom van de zandgrond en aan dormancy-afbrekende temperatuurschommelingen,die in zandgrond door een geringer vochthoudend vermogen sterker zijn.

Het opkomstpercentage is in de bakken veel hoger dan in de proefvlakken bij de vijvers.In deze proefvlakken zijn anders dan in de bakken,in juli de kiemplanten ook al grotendeels bovengronds verdwenen.

Dit verschil tussen de proefvlakken en de bakken kan te wijten zijn aan een verschil in de mate van konkurrentie met andere planten wat betreft water, voedsel (verschil in beworteling) en licht (verschil in beschaduwing door vegetatie,zie ook IIIb) en aan een verschil in grondsoort.

Gezien het feit dat op de plaatsen,waar de grondsoorten van de bakken vandaan gehaald zijn,de kiemplanten ook al vroeg bovengronds verwijnen en te velde de opkomstpercentages in het meest gunstige geval naar schatting ook beneden de één procent zijn gelegen lijkt het laatste echter geen rol te spelen.

Ook de onderlinge verschillen tussen de omgewoelde en niet omgewoelde proefvlakken geven een aanwijzing,dat onbegroeide grond in het stadium van kieming en kiemplant een gunstiger milieu biedt dan begroeide grond,hoewel dat in het geval van de schone greppel bij Oudemolen niet aangetoond kon worden.

Het is niet duidelijk,welke de oorzaak is van het feit,dat het opkomstpercentage in de gesteriliseerde grond veel lager was dan in de niet gesteriliseerde grond.

Gezien de zeer geringe opkomstpercentages bij zaaiexperimenten in vegetaties is het wenselijk gebleken in deze experimenten zeer grote hoeveelheden zaad te hanteren op kleine oppervlakken.Een vroegtijdig zaaien,b.v. in december,is daarbij geboden.

Plantproeven.

Inleiding.

In de voorgaande experimenten hebben we ons bezig gehouden met het stadium van kieming en kiemplant. Het onderstaande experiment is gericht op het stadium van jonge plant.

In enkele milieus is onderzocht in hoeverre jonge planten van Phyteuma zich daar kunnen handhaven en zo ja hoe zij zich verder ontwikkelen. Dit is gedaan zonder de vraag in beschouwing te nemen, of deze milieus bereikbaar zijn voor Phyteuma zaad en of ter plaatse de voorwaarden vervuld zijn voor kieming en verdere ontwikkeling tot en met het jeugdstadium.

Materiaal en methode.

Op een aantal plaatsen in Drente en in de proeftuin te Haren, waar tegelijkertijd ook zaaiproeven zijn gestart, zijn eind april-begin mei 1973 planten van ± een half jaar oud van Phyteuma nigrum en P. spicatum gepoot. Deze planten zijn opgekweekt in het Laboratorium voor Plantenoekologie te Haren. De onderlinge pootafstand is doorgaans ± 30 cm, zodat er per m^2 9 planten zijn.

Op de volgende plaatsen zijn Phyteuma planten gepoot:

—In het hooiland bij de Burgvollen zijn naast de zaaivlakken 40 exemplaren gepoot van Phyteuma nigrum. Bij 15 van deze is de grond omgespit in een straal van ± 5-10 cm rondom de plant, ten einde deze planten iets meer ruimte te geven.

—Bij Oudemolen zijn 36 planten van P. nigrum gepoot langs de juist opgeschoonde greppels. Zoals bij de behandeling van de hier verrichte zaaiproeven is vermeld bestaat de indruk, dat P. nigrum in dergelijke verse greppels een gunstig vestigingsmilieu aantreft, maar na een aantal jaren onder invloed van verdichting van de vegetatie weer verdwijnt. Op de greppelwand zijn 18 exemplaren geplant, evenals op de vlakke bovenrand van de greppel.

—In Haren zijn nabij de vijver in de proeftuin 42 exemplaren gepoot van Phyteuma nigrum.

—Tenslotte zijn 40 P. spicatum planten gepoot in de zelfde greppel nabij het Scheebroeker Loopje, waar meer exemplaren van deze soort zijn aangetroffen. De planten zijn voor de helft op de westelijke greppelwand gepoot en voor de helft op de oostelijke wand.

Op verschillende tijdstippen in 1973 en 1974 is het aantal planten geteld. Gemiddelde hoogte en dichtheid van de vegetatie en lengte der bloeistengels en -wijzen is bepaald rond 20-6 1974.

Resultaten.

De aantallen waargenomen planten, hoogte en dichtheid der vegetatie staan vermeld in tabel 1.

Vrijwel alle planten, die in leven zijn gebleven, zijn in 1974 gaan bloeien. Bij Oudemolen zijn alle bloeiwijzen door dieren afgevreten. Bij de Burgvollen is het grootste deel der bloeiwijzen afgevreten, voor zover dat niet het geval is is de lengte der bloeistengels gemiddeld 26 cm en de lengte der bloeiwijzen 1,5 cm. Bij de vijver te Haren is de lengte der bloeistengels 20 cm en de lengte der bloeiwijzen 1,8 cm. Meestal bezitten de planten slechts één bloeiwijze.

Discussie.

Van de planten van Phyteuma spicatum en P. nigrum, die in Drente in een vegetatie zijn geplant, gaat het grootste deel te gronde, ook als de grond rond de planten iets omgewoeld is.

Daarentegen blijft van de P. nigrum planten, die langs de schone greppel zijn geplant een groot deel in leven, hoewel de vegetatie na een jaar al weer vrij dicht en hoog is. Onbegroeide grond lijkt dus ↘

evenals voor kieming en ontwikkeling van kiemplanten voor de ontwikkeling van jonge planten gunstiger voorwaarden te bieden dan een vegetatie van normale dichtheid en hoogte. Hoewel op ruim honderd meter afstand van de bewuste greppel enkele bloeiende Phyteuma's zijn aangetroffen is het echter de vraag of er enige kans zou zijn, dat het terrein van daaruit gekoloniseerd zou worden. In het beschrijvendeveldwerk zijn immers aanwijzingen verkregen, dat de verspreidingskapaciteit zeer gering is.

Ook in de proeftuin te Haren blijft een groot deel der planten in leven. Maar de planten zijn wel klein van afmetingen en de gemiddelde zaadproduktie per plant is lager dan het laagste in het veld waargenomen gemiddelde. Hoogstwaarschijnlijk hangt dit samen met een geringe voedselrijkdom: Phyteuma heeft van de lage, schrale vegetatie (van vooral Plantago lanceolata, Luzula campestris en Rhinanthus serotinus) wellicht weinig konkurrentie te duchten, maar leeft zelf ook aan de rand van zijn bestaansminimum.

Tabel 1. Aantallen waargenomen planten in 1973 en 1974.

plaats	aantal planten	observatie data 1973		aantal waargenomen planten		observatie data 1974		aantal waargenomen planten		dichtheid van vegetatie in % 20-6 1974	gem. hoogte van vegetatie in cm 20-6 1974
		dat. 1	dat. 2	dat. 1	dat. 2	dat. 1	dat. 2	dat. 1	dat. 2		
Burgvollen											
gespit	15	18-5	7-6	15	15	16-5	19-6	3	1	85	16
niet gespit	25			17	11			5	5		
Oudemolen											
schone greppels, greppelwand	18	23-5	5-6	16	15	2-4	19-6	15	8 (1 veg.)	72	14
vlakke greppelrand	18			15	13			14	10		
Haren proeftuin nabij vijver	42	23-5		36		20-6		29	(1 veg.)	75	6
Greppel nabij Scheebroeker Loopje (P.spicatum)											
westhelling	20	19-6		1		20-6		5	(1 veg.)	70	22
oosthelling	20			3				1	(veg.)		

Discussie experimenteel onderzoek.

Phyteuma nigrum vertoont zijn grootste vegetatieve ontwikkeling in (februari-)maart tot en met mei.

De zaden,die in juni gerijpt zijn,zijn aanvankelijk dormant en zijn pas nadat zij een aantal maanden vochtig hebben gelegen bij lage temperaturen rond de 5 graden Celsius tot kieming in staat in februari of maart van het volgende jaar.Als de temperaturen in de loop van het voorjaar gaan stijgen wordt de dormancy weer verdiept:in mei worden vrijwel geen nieuwe kiemplanten aangetroffen.

In het beschrijvend veldwerk is gekonstatéerd,dat het grootste deel der kiemplanten en vegetatieve planten al vrij vroeg weer verdwijnt in relatie met toename van hoogte en dichtheid van de vegetatie.

In de zaaiexperimenten was het opkomstpercentage in onbegroeide,omgewoelde grond,hoewel minder dan 10 %,veel hoger dan te velde in vegetaties is waargenomen.In dergelijke grond,zoals die ook langs opgeschoonde greppels wordt aangetroffen,kunnen kiemplanten en jonge planten zich tevens,anders dan in vegetaties,in de zomer grotendeels bovengronds handhaven.

Dit zal vooral samenhangen met het feit,dat Phyteuma nigrum weinig schaduw verdraagt.P.nigrum heeft n.l. niet het karakter van een schaduw verdragende bosplant.Daarentegen vertoont hij in schaduw een sterke afname van het produktienivo en probeert hij,zoals een typische graslandplant,door versterkte lengtegroei de schaduw te ontwijken.Aangezien de groei van P.nigrum kiemplanten zeer traag is en de relatieve groeiversnelling afhankelijk is van beschikbare reservestoffen,zal de soort er echter in snel groeiende graslandvegetaties moeilijk in slagen de schaduw te ontwijken.

De vroege ontwikkeling van P.nigrum zal vooral daarmee samenhangen, dat de soort daardoor de konkurrentie met andere soorten om licht en andere levensbehoeften gedeeltelijk kan ontwijken.Maar kiemplanten en jonge planten van P.nigrum groeien zeer langzaam,waardoor de ontwikkeling in één groeiseizoen beperkt is (zie zaaiproeven,fig.1).Aangezien tevens de vegetatieperiode gemiddeld toch nog vrij kort is zullen de kiemplanten er dan ook waarschijnlijk meerdere groeiseizoenen over doen om tot maximale ontwikkeling en bloei te komen.Het laatste zou echter nog nader onderzocht moeten worden.

Mede doordat het opkomstpercentage in vegetaties hoogstens ± 0,5 % is en de verspreidingskapaciteit zeer gering lijkt te zijn,zal over het algemeen uitbreiding en verjonging van een P.nigrum populatie slechts langzaam geschieden. Wel wordt vermoed,dat de soort zich soms langs bovengenoemde opgeschoonde greppels tijdelijk snel kan uitbreiden,wanneer deze greppels op een bereikbare afstand liggen.

Hoewel experimenteel is aangetoond,dat P.nigrum zeer gevoelig is voor beschaduwing,is op grond van beschrijvend veldwerk gekonstatéerd,dat te velde het optimale milieu voor kieming,voor ontwikkeling van kiemplanten tot generatieve planten,voor zaadproduktie,enz. juist een omgeving lijkt te zijn met getemperd licht.

Dit zou er mee samen kunnen hangen,dat de konkurrentie van andere graslandplanten in een dergelijk milieu wellicht wat milder is.Maar hoogstwaarschijnlijk hangt dit vooral samen met een eveneens vrij sterke voorkeur van P.nigrum voor een hoge luchtvochtigheid,zoals die in dergelijke omgevingen in Drente zal heersen.

P.nigrum staat in de literatuur n.l. bekend als een hygrofiele soort van luchtvochtige (laagland)bossen en bergweiden.Ook is bekend,dat de luchtvochtigheid in Drente hoog is (zie Hoofdstuk I,Inleiding:Ellenberg,1975 en Barkman en Westhoff,1969).

Experimenteel is door ons aangetoond,dat uitdroging van geïmbibeerde zaden de dormancy van deze doet toenemen en wel vooral naarmate de temperatuur hoger is.Kiemende zaden gaan na uidroging gedurende één dag te gronde,kiemplanten zijn voor uitdroging zeer gevoeilg.

De relatie tussen vitaliteit en luchtvochtigheid en die tussen lichtintensiteit en luchtvochtigheid op en nabij P.nigrum standplaatsen zou nog nader moeten worden onderzocht.

Maar het ziet er wel naar uit,dat de soort een voorkeur geeft aan een milieu waarin de lichtintensiteit niet te laag is en de luchtvochtigheid zeer hoog.

In Drente is te velde gekostateerd,dat vochtige zandgrond een optimale kiemingsbodem is,terwijl P.nigrum ook overigens bij voorkeur op humeuse,matig voedselrijke en matig vochtige zandgrond wordt aangetroffen.P.nigrum komt wel voor op minder voedselrijke veengrond,maar de vitaliteit is dan minder.

Uit zaaiproeven,die verricht zijn met grondsoorten van twee P.nigrum standplaatsen,n.l. humeuse zandgrond uit een wegberm en zandige veengrond van een dalhelling,is gekonstateerd dat,althans onder buiten heersende omstandigheden, in de zandgrond de opkomstpercentages iets hoger zijn en de kiemplanten zich beter ontwikkelen.

We willen suggereren,dat het eerste vooral veroorzaakt wordt door grotere, kiemingbevorderende,temperatuurwisselingen ten gevolge van een geringere vochtkapaciteit van de zandgrond.Het laatste zou vooral veroorzaakt kunnen worden door een hogere voedselrijkdom van de zandgrond.

Ook dit zou echter nader moeten worden onderzocht.

Over Phyteuma spicatum zijn minder gegevens verkregen.Het is niet bekend,of het tijdstip van verschijnen van kiemplanten,vegetatieve en generatieve planten evenals het tijdstip van bloeien later valt dan bij P.nigrum.

Maar aangezien bij lage temperaturen rond de 5 graden Celsius de kieming van P.spicatum zaad ongeveer 1-2 maanden later op gang komt dan van P.nigrum zaad,de kieming vervolgens sneller verloopt en het P.spicatum zaad in eerste instantie bij een hogere temperatuur optimaal kiemt,wordt vermoed dat kiemplanten van P.spicatum later opkomen dan die van P.nigrum.

Het feit,dat P.spicatum beter dan P.nigrum bestand is tegen beschaduwing zal wel samen hangen met latere tijdstip van bloeien.

Literatuur

-Bakker,D.,1969:
Inleiding tot de Plantenoecologie I.Collegediktaat.Haren.

-Blackman,G.E.&Rutter,A.J.,1948:
Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment.III.The interaction between light intensity and mineral nutrient supply in leaf development and in the net assimilation rate of the bluebell.Ann.Bot.N.S.12,1-26.

-Blackman,G.E.&Wilson,G.L.,1951b:
Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment.VII.An analysis of the differential effects of light intensity on the net assimilation rate,leaf area ratio,and the relative growth rate of different species.Ann.Bot.N.S.15,373-408.

-Blackman,G.E.&Black,J,N.,1959:
Physiological and ecoligical studies in the analysis of plant environment.XI.A further assesment of the influence of shading on the growth of different species in the vegetative phase. Ann.Bot.N.S.23,51-63.

-Daubenmire,R.F.,1974:
Plants and environment,a textbook of autoecology. John Wiley & sons,New York.p.217-223.

-Grime,J.P.&Jeffrey,D.W.,1965:
Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. Journal ec,Vol.53,p.621-643.

-Grime,G.P.,1965a:
Shade tolerance in flowering plants.Nature,Vol.208,p.161-163.

-Groot,J.,1973:
An experimental study on the autoecology of Plantago major L. Diss.Amsterdam.

-Kozlowski,1972:
Seed biology.Vol.I,II.Academic Press,New York and London.

-May,L.M.,MIlthorpe,E.J.&Milthorpe,F.L.,1962:
Pre-sowing hardening of plants to drought.Fld.Crp.Abstr.15,2.p.93-98

-Qail,P.H.&Carter,P.G.,1968:
Dormancy in seeds of Avena ludoviciana and A.fatua. Aust,J.agric.Res.1969.20,1-11.

-Treshow,1970:
Environment and plant response.Mc.Graw-Hill.New York.

Tabel. 1 .Vergelijking van de vitaliteit van P.spicatum in de greppel en in de houtwal met die van P.nigrum op een aantal plaatsen,waar deze het grootst is.

soort	perceel	opname	gem. lengte bl.st. in cm	gem. lengte bl.w. in cm	gem. aant. bl.st. per plant	gem. hoogte van veg. ged. der bl. plant in cm	gem. breedte van veg. ged. der bl. plant in cm	gem. aant. ond. blad. per bl. plant	schaduw
spicatum	2111	greppel	44,2	4,8	3,1	18,1	13,5	10,9	geen
		houtwal	-	4,5	3,1	34,1	23,5	27,5	half
nigrum	2111	greppel	32	2,5	2	9,6	9,9	5,1	geen
	-	B4 (berm)	34,4	3,6	2	8	12,7	10,1	licht
	419	madeland	30,4	2,8	2,2	9	9,2	5,6	geen
	860	A8 (made)	33	2,5	1,9	17,5	10,6	10,6	half
	-	V1(houtw.)	38,4	3,3	2	13,6	12,1	10,1	half
	-	T1(houtw.)	27	2,9	3,5	10,8	13,2	15,1	half

Literatuur.

-Müller,H.,1881:Alpenblumen,ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an Dieselben.

-Oberdorfer,E.,1962:Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland.

-Veerman,M.,1977:Enkele aspecten van genetische variatie bij planten.

Hoofdstuk IV.

Vergelijking tussen Phyteuma nigrum en P.spicatum van de Drentsche Aa.

Phyteuma nigrum en P.spicatum zijn in het Drentsche Aa gebied duidelijk van elkaar te onder scheiden.Zo is de bladvorm in overeenstemming met literatuurgegevens (zie pag.5ev.) verschillend.Dit verschil is echter niet nader kwantitatief onderzocht.

De bloemkleur van P.nigrum is zoals in de literatuur staat vermeld donker blauwviolet (bij Taarlo is in 1973 één exemplaar aangetroffen met witte bloemen).De bloemkleur van P.spicatum is geelwit en aan de top van de bloeiaar groenachtig.Te midden van P.spicatum is in 1973 één exemplaar aangetroffen met lichtblauwe bloemen,mogelijk een bastaard tussen P.spicatum en P.nigrum.

P.spicatum is tamenlijk forser van afmetingen dan P.nigrum,zelfs waar deze laatste zijn optimale vitaliteit bereikt (zie tabel 1).Het verschil is zeer groot met planten van de P.nigrum populatie,die in hetzelfde perceel groeit als P.spicatum en ongeveer in hetzelfde milieu.

Op grond van de beperkte veldgegevens vallen er geen verschillen in oekologische eigenschappen te bespeuren.Wel is de bloeitijd verschillend:de bloeitijd van P.spicatum vangt 2 à 3 weken later aan dan die van P.nigrum.De bloeitop van P.nigrum valt in 1974 rond 25 mei,die van P.spicatum rond 15 juni;in het perceel waar beide soorten voorkomen overlappen de bloeitijden elkaar slechts zeer gedeeltelijk.P.spicatum lijkt bij hogere temperaturen optimaal te kiemen en beter tegen beschaduwing bestand te zijn.Dit hangt waarschijnlijk samen met het latere tijdstip van bloeien,waardoor de vegetatieperiode pas later in het seizoen tot een einde komt.

Volgens van Staveren (1973,zie inleiding en bijlage bij dit verslag) moeten P.nigrum en P.spicatum als subspecies worden opgevat van één soort,omdat een aantal kenmerken in te grote mate overlappen.De kenmerken,die hij hanteert zijn morfologisch,zoals bovengenoemde bloemkleur,bladvorm,en afmeting van de plant,waarvan de laatste twee eigenschappen ook in Drenthe vrij sterk variëren. Hij heeft echter geen aandacht besteed aan oekologische eigenschappen.

Zoals in de inleiding (pag. 25) gesteld is,lijkt de oekologische amplitude van P.nigrum breder te zijn dan die van P.spicatum en deze voor een deel te overlappen.We treffen beide soorten echter niet veelvuldig in elkaars nabijheid aan.

Beide soorten worden door veelal dezelfde insekten bestoven (Müller,1881). Maar mede gezien het feit,dat de bloeitijden van beide soorten elkaar vrijwel niet overlappen lijkt bastaardering weinig kans te maken.

Dit zou er meer voor pleiten,beide als afzonderlijke soorten te blijven beschouwen.Voordat hier echter meer uitsluitsel over gegeven zou kunnen worden zou eerst onderzocht moeten worden hoe groot de oekologische en reproduktieve isolatie tussen Phyteuma nigrum F.W.Schmidt en P.spicatum L. dan wel zal zijn.

Een opvallende bijzonderheid is,dat blijkens opgaven van Oberdorfer (1962) het aantal chromosomen van Phyteuma nigrum n=26 bedraagt en dat van P.spicatum n=36,terwijl door anderen in het laboratorium te Haren is vastgesteld,dat in het gebied van de Drentsche Aa voor P.nigrum het aantal n=22 bedraagt evenals voor P.spicatum.

De vraag is dientengevolge gerezen of P.nigrum en P.spicatum van de Drentsche Aa door dit afwijkende en onderling gelijke chromosomenaantal van een afwijkend en onderling meer overeenkomstig (oeko)type zouden kunnen zijn.

Dit zou nader kunnen worden onderzocht.Zelf zijn wij er echter niet aan toegekomen,de chromosomenaantallen te onderzoeken van exemplaren van P.nigrum en P.spicatum uit het gebied van de Drentsche Aa en uit andere gebieden in Nederland en overig Europa.

Maar vooral lijkt het interessant genetische verbanden te onderzoeken door middel van onderzoek aan enzymvarianten (variatie van isozymen,zie Veerman,1977).Op deze wijze zouden de relaties van de beide (onder)soorten in Drenthe onderzocht kunnen worden alsmede de relaties van de Drentsche populaties van beide (onder)soorten met populaties van dezelfde (onder)soorten in andere delen van Europa en met populaties van andere Phyteuma soorten,in de eerste plaats die waarmee nauwe verwantschap kan worden verwacht zoals P.halleri (zie ook onder Hegi op pag.6).

Dit zou de volgende stap kunnen zijn in het Phyteuma onderzoek.

Hoofdstuk V.

Samenvatting en diskussie.

Het onderzoek aan Phyteuma nigrum en P.spicatum van de Drentsche Aa heeft plaats gevonden in het kader van het Drentsche Aa projekt van het Laboratorium voor Plantenoekologie te Haren.Aanleiding tot dit onderzoek was het feit,dat Phyteuma nigrum en meer nog P.spicatum in Nederland zeldzaam zijn en langs de Drentsche Aa slechts voorkomen in een beperkt gebied in de middenloop.Voorts waren beide soorten in dit gebied,dat grotendeels binnen het "Landschapsreservaat Drentsche Aa" is gelegen,bij vroegere waarnemingen alleen aangetroffen op enkele niet of weinig beschaduwde plaatsen in een aantal madelanden en enkele bermen.Hoewel beide soorten in de flora van Heukels en van Ooststroom als bosplanten te boek staan waren in Drenthe van hen dus geen groeiplaatsen bekend in houtwallen en bosvegetaties.

De vraag rees derhalve of de oekologische eigenschappen van beide soorten in Drenthe als afwijkend zouden moeten worden beschouwd en of zij gebonden zouden zijn aan speciale milieu hoedanigheden.Doel van het onderzoek was dan ook ten eerste hun oekologische eigenschappen in Drenthe vast te stellen en deze te vergelijken met gegevens van andere plaatsen.Daaruit voortvloeiend zou bekeken moeten worden of er in het Landschapsreservaat voor beide soorten een speciale beheersvorm vereist zou zijn.Het onderzoek bestaat uit literatuurvorsing, beschrijvend veldwerk en experimenteel veld- en labwerk.

Uit literatuuronderzoek is gebleken,dat het voorkomen van Phyteuma nigrum en P.spicatum op onbeschaduwde plaatsen in Drensche madelanden niet als een afwijking hoeft te worden beschouwd van de oekologie van beide soorten in overige delen van Nederland en in Midden-Europa.Een verklaring voor het in Drenthe gekonstateerde verschijnsel zou gezocht kunnen worden in de aldaar heersende hoge luchtvochtigheid.

Op hogere nivo's in de bergen groeien de beide Phyteuma's n.l. veelal in luchtvochtige bergweiden,in lager gelegen streken vooral in vochtige bossen, hetgeen een sterke aanwijzing geeft,dat zij vooral gebonden zijn aan een hoge luchtvochtigheid.

Op grond van beschrijvend veldonderzoek is voorts komen vast te staan, dat Phyteuma in Drenthe niet alleen op licht- of onbeschaduwde plaatsen voorkomt.P.nigrum groeit behalve in groenlanden,bermen en greppels ook in een aantal houtwallen en bosjes,derhalve op onbeschaduwde plaatsen tot vrij sterk beschaduwde plaatsen.P.spicatum is behalve in een onbeschaduwde greppel ook aangetroffen in een half beschaduwde houtwal.

P.nigrum is in het Drentsche Aa gebied gebonden aan milieuovergangen.Op deze gradiënten geeft P.nigrum de voorkeur aan een matig voedselrijke,matig vochtige en matig zure humeuse zandbodem met een vegetatie die vooral bij de bodem niet al te dicht is en vrij hoog,heterogeen en soortenrijk is.De gradiënten kunnen zeer verschillend van aard zijn.Het is dan ook niet verbazingwekkend,dat P.nigrum in dit gebied niet sterk aan een bepaald vegetatietype gebonden is. De vegetatie vormt doorgaans een overgang van een Arrhenatherion type (eventueel met Artemisietea vulgaris)of een vegetatie van het type Festuca rubra-Anthoxanthum odoratum-Agrostis tenuis naar een type,dat een mengeling vormt van elementen van Magnocaricion (Carex acutifomis),Calthion en Filipendulion.

Ook de bovenstaande bevindingen aangaande de oekologische eigenschappen van P.nigrum van het Drentsche Aa gebied sluiten in redelijke mate aan bij gegevens over de oekologie van deze soort die verkregen zijn uit overige delen van Nederland en uit Midden-Europa.

We hebben er geen uitsluitsel over kunnen verkrijgen,of de oekologische eigenschappen van P.spicatum in Drenthe verschillen van die van P.nigrum.Daarvoor is de beschikbare hoeveelheid gegevens ook te gering.

Het zaad van Phyteuma nigrum is na rijping in juni lange tijd dormant. Pas als het in het koude jaargetijde geruime tijd vochtig heeft gelegen bij temperaturen rond de 5 graden Celsius neemt de dormancy af.Het zaad kiemt vervolgens bij vrij lage temperaturen,de kiemplanten verschijnen dan ook vooral van februari tot mei.Bij het oplopen van de temperaturen wordt de dormancy vervolgens opnieuw verdiept.

Behalve dat het zaad vroeg in het jaar kiemt valt ook de gehele fenologische ontwikkeling vroeg in het seizoen,zoals dat bij vele Fagetatia soorten het geval is.Aldus kan de zeer traag kiemende en traag groeiende P.nigrum niet alleen de konkurrentie van andere,sneller groeiende soorten om faktoren als voedsel,enz. voor zijn,maar kan hij vooral de beschaduwing door andere kruiden en door bomen en struiken ontwijken.Phyteuma nigrum verdraagt n.l. weinig schaduw,hij heeft de eigenschap boven een beschaduwde laag uit te groeien,mits deze laag niet te hoog is en zijn voedselreserves dat toelaten.

Dat Phyteuma nigrum op licht-halfbeschaduwde plaatsen een grote vitaliteit aan de dag legt zal dan ook hoofdzakelijk daaraan te wijten zijn,dat de luchtvochtigheid hier hoog is.Vooral in het kiemings- en kiemplantstadium lijkt de luchtvochtigheid een belangrijke faktor te zijn.Phyteuma nigrum zal derhalve minder aan bosachtige vegetaties gebonden zijn in gebieden,waar op onbeschaduwde plaatsen de luchtvochtigheid voldoende hoog is.Dit is dus het geval in bepaalde groenlanden in laaglandgebieden,maar bovenal in bergweiden.Het optreden in madelanden in Drenthe van soorten als Adoxa moschatellina en Anemone nemorosa zal dezelfde oorzaak hebben.

De bloeitijd van Phyteuma spicatum valt iets later dan die van P.nigrum. Waarschijnlijk in samenhang daarmee kiemt het zaad bij iets hogere temperaturen optimaal en is de soort iets beter tegen beschaduwing bestand.

Voorzover wij het hebben kunnen vaststellen is het tegenwoordige milieu,waarin Phyteuma nigrum en P.spicatum verblijven,niet zeldzaam.De zeldzaamheid van beide soorten en hun gebondenheid aan het gebied van de middenloop van de Drentsche Aa heeft dan ook vermoedelijk vooral een historische oorzaak.

Waarschijnlijk kwamen beide soorten in vroegere tijden al voor in groenlanden en houtwallen van de middenloop,niet alleen van de Drentsche Aa,maar ook van andere stroomdalen (in ieder geval bij Lieveren en Orvelte).De hoeveelheid dynamiek was waarschijnlijk ook alleen in het dal van de middenloop vanaf de middeleeuwen tot aan ± 1900 van de juiste afmetingen::matigheid van vochtigheid,van zuurgraad,van voedselrijkdom,van humusgehalte en van omvang van het veenpakket.Hoewel Phyteuma nigrum n.l. gebonden is aan humeuse zandgrond heeft het veenpakket aan weerszijden van de beek mogelijk wel een voldoende hoogte van luchtvochtigheid gegarandeerd.Daarbij willen we vooral wijzen op venige perceel 419,waar Phyteuma nigrum en Anemone nemorosa zeer rijkelijk voorkomen nabij de oeverwal.

Wel is het de vraag,of Phyteuma nigrum en P.spicatum in dit gebied een geschikt milieu hebben kunnen vinden in de tijd,dat de bossen nog niet ontgonnen waren en de madelanden en houtwallen nog niet waren ontstaan.Wellicht kwamen zij hier wel voor op overgangen van Eiken-Berkenbos naar Elzenbroekbos. Maar de mogelijkheid,dat beide soorten pas later met graszaden van elders zijn aangevoerd kunnen wij niet geheel uitsluiten.

Door het ingrijpen van de mens na ± 1900 kunnen weliswaar ook buiten het huidige verspreidingsgebied van Phyteuma nigrum en P.spicatum voor deze soorten geschikte milieugradiënten gekreëerd zijn.Wanneer dat het geval is geweest,dan zullen zij deze moeilijk hebben kunnen bereiken,aangezien de verspreidingskapaciteit zeer gering is en het opkomstpercentage van Phyteuma zaad zeer laag is.

Hoogstwaarschijnlijk is Phyteuma in het gebied van de Drentsche Aa door het moderne agraricshe beheer van de 20e eeuw nogal achteruit gegaan.

Door het in het leven roepen van het Landschapsreservaat Drentsche Aa is deze negatieve ontwikkeling zonder twijfel tegen gegaan.

Phyteuma is binnen het reservaat beperkt tot die plaatsen,waar de intensiteit van het agrarische beheer laag is gebleven.De vorm van natuurtechnisch beheer,die voor Phyteuma aan te raden lijkt is:maaien in de nazomer op licht- tot onbeschaduwde plaatsen,niet maaien op half- tot sterk beschaduwde plaatsen, zo weinig mogelijk betreding en niet al te snelle beheerswijzigingen.Waar het natuurtechnisch beheer n.l. nauw aansluit bij de vroegere beheersvorm heeft Phyteuma zich gehandhaafd en / of zich uitgebreid.Op die plaatsen echter,waar snelle beheerswijzigingen zijn opgetreden,heeft Phyteuma zich soms uitgebreid, maar is hij althans binnen de onderzoeksperiode uiteindelijk achteruitgegaan. Met name is dit het geval bij P.spicatum.

Phyteuma nigrum en P.spicatum zijn in Nederland op grond van morfologische kenmerken niet strikt van elkaar te scheiden.Maar zij komen noch in Nederland,noch in overige delen van Europa veelvuldig in elkaars nabijheid voor en hun bloeitijden overlappen elkaar slechts in geringe mate.

Op grond van deze laatste gegevens hellen wij ertoe over Phyteuma nigrum F.W Schmidt en Phyteuma spicatum L. als afzonderlijke soorten te blijven te beschouwen.

Het Phyteuma onderzoek valt binnen het kader van het natuurbeheer projekt "Drentsche Aa".Anders dan bij vele onderzoekingen in dit projekt het geval is,is dit onderzoek vooral van autooekologische aard.

Voorzover het ons bekend is,is een dergelijk onderzoek rond Phyteuma nigrum en P.spicatum niet eerder verricht.Zodoende is het onderzoek vooral terreinverkennend.Daarbij zijn vele verschillende aspekten aangestipt.Hoewel wij ons vanzelfsprekend hebben moeten beperken,hebben wij echter geen van deze zo uit kunnen diepen,dat wij voor de volledige betrouwbaarheid van de onderzoeksresultaten kunnen instaan.

Men zou het onderzoek ook als een stramien kunnen beschouwen,waarbinnen in de toekomst eventuele detailonderzoekingen zouden kunnen verricht in aansluiting met de door ons opgeroepen vragen en gedane suggesties.

Tabellen en figuren

Kiemproeven

Tabel 1 .Experiment 1 a-c.Kiemproeven D.M.Pegtel 1972-1973.
Duur van de lagfase,maximale kiemsnelheid,maximaal aantal gekiemd,maximale duur van de kieming.

P.nigrum,oogstjaar 1972 (zie ook fig.1,3,5,6).
P.spicatum,oogstjaar 1972 (zie ook fig.2,4,5,6).

serie	duur en wijze van droge voorbehandeling	duur en wijze van natte voorbehandeling	temperatuur	duur van lagfase in dag.	max.kiemsnelheid in aant. zaden	max.aant. gekiemd per 150 zaden	max.duur van de kieming in dag.
nigr. fig.3							
A	-	2 weken nat 5, 10,20,25,of 30'— 9 dagen nat 20 of 10'— 1 maand nat 30'—	30/5'	7,5 (gem.)	7,5 (gem.)	83 (gem.)	70 (gem.)
B	1 maand dr. 5'	1 maand nat 5'	30/5'	15	3,6	55	50
C	"	2 "		23	3,5	48	13
D	"	3 "		60	0,06	3	20
E	"	4 "		0	11,5	44 (5+30/5':129)	20
F	"	5 "		0	1,7	23 (5+30/5':117)	>25
G	"	6 "	5'	-	-	(5':)129	-
H	4,5 mnd dr. 5'	-	30/5'	25	1,3	>25	
spic. fig.4							
A	-	zie nigr. A	30/5'	7 (gem.)	17,7 (gem.)	125 (gem.)	70 (gem.)
B	1 maand dr. 5'	1 maand nat 5'	30/5'	23	1,9	70	42
C	"	2 "		23	2,2	38	13
D	"	3 "		18	1,1	36	80
E	"	4 "		0	3,1	62 (5=30/5':96)	>50
F	"	5 "		0	4,2	34 (5+30/5':117)	>20
G	"	6 "	5'	-	-	(5':)150	-
H	4,5 mand dr. 5'	-	30/5'	9	1,1	>15	

Tabel 2 .Experiment 2 .Kieming bij verschillende konstante en wisselende temperaturen, 1974.

P.nigrum, oogstjaar 1972 (zie ook fig. 7,8,25,33).
P.spicatum, 1972 (zie ook fig. 9,10,26,34).

serie	duur en wijze van droge voorbehandeling	duur en wijze van natte voorbehandeling	temperatuur	duur van lagfase in dag.	max.kiemsnelheid in aant. zaden per dag	aant.gekiemd na 50 dag. per 150 zaden	max.aant. gekiemd per 150 zaden
nigrum fig. 7							
A	18 maand dr. 5'	–	5'	26	2,0	5	135
B	"	–	10'	9	2,5	25	74
C	"	–	15'	18	2,7	50	54
D	"	–	15/10'	12	4,3	60	63
E	"	–	25/10'	12	1,4	30	36
F	"	–	30/5'	26	1,4	5	32
fig. 33							
B	20 maand dr. 5'	–	30/5'	11	1,4	33	49
fig. 25							
A	18 maand dr. 5'	–	20'	7	0,8	4	4
B	"	–	25'	–	–	–	–
C	"	–	30'	–	–	–	–
spicatum fig. 9							
A	18 maand dr. 5'	–	5'	102	2,6	0	135
B	"	–	10'	19	1,0	25	67
C	"	–	15'	10	2,0	40	48
D	"	–	15/10'	11	2,9	40	55
E	"	–	25/10'	11	3,7	45	63
F	"	–	30/5'	48	6,4	5	67
fig. 34							
D	20 maand dr. 5'	–	30/5'	16	2,6	35	95
fig. 26							
A	18 maand dr. 5'	–	20'	9	1,0	8	8
B	"	–	25'	16	1,0	8	8
C	"	–	30'	–	–	–	–

Tabel 3 .Experiment 3a- .Kieming bij verschillende konstante en wisselende temperaturen na 1 maand stratificatie bij 5',1974.

P.nigrum 1972 (zie ook fig. 8,11,25).
P.spicatum (zie ook fig. 10,12,26).

serie	duur en wijze van droge voorbehandeling	duur en wijze van natte voorbehandeling	temperatuur	duur van lagfase in dag.	max.kiemsnelheid in aant. zaden per dag	max.aant. gekiemd per 150 zaden	max.duur van de kieming in dag.
fig.11 nigr.							
A	18 maand dr. 5'	1 maand nat 5'	10'	0	0,6	78	125
B	"	"	15'	0	0,7	23	110
C	"	"	15/10'	7	0,8	43	74
D	"	"	25/10'	0	0,9	32	74
E	"	"	30/5'	6	2,8	78	89
fig.25							
D	"	"	20'	0	0,8	10	11
E	"	"	25'	0	0,8	12	40
F	"	"	30'	0	0,8	13	22
fig.12 spic.							
A	"	"	10'	17	0,6	56	167
B	"	"	15'	22	0,5	18	152
C	"	"	15/10'	12	0,7	38	151
D	"	"	25/10'	12	2	40	124
E	"	"	30/5'	20	1	81	>188
fig.26							
D	"	"	20'	12	0,7	3	57
E	"	"	25'	-	-	-	-
F	"	"	30'	-	-	-	-

Tabel 4 .Experiment 3b .Kieming bij 25/10'C na stratificatie van verschillende duur bij 5'C,1974.

P.nigrum 1972,18 maand droog bewaard bij 5'C (zie ook fig.13,15).
P.spicatum 1972,18 maand droog bewaard bij 5'C(zie ook fig.14,16).

serie	duur en wijze van natte voorbehandeling	temperatuur	duur van lagfase in dag. bij 25/10'	max.kiemsnelheid in aant. zaden per dag bij 25/10'	max.aantal gekiemd per 150 zaden bij: 25/10'	25/10'+5'	5'	max.duur van de kieming in dag. bij 25/10'
fig.13 nigr.								
A	-	5'	-	-			135	-
B	-	25/10'	12	4,3	44			108
C	3 weken nat 5'	25/10'	0	2,0	49	49		63
D	1 maand nat 5'		0	0,9	32	35		74
E	2 "		0	0,6	21	25		50
F	3 "		0	1,0	25	41		40
G	4 "		0	7,5	72	94		22
H	5 "		0	5,0	69	114		10
fig.14 spic.								
A	-	5'	-	-			135	-
B	-	25/10'	11	2,0	62			107
C	3 weken nat 5'	25/10'	0	2,6	54	48		80
D	1 maand nat 5'		0	2,0	40	40		80
E	2 "		0	2,0	51	58		60
F	3 "		0	3,3	46	62		50
G	4 "		0	5,0	76	>81		?
H	5 "		0	20,0	92	>106		?

Tabel 5 .Experiment 3c en 4a.Kieming bij 15/10'C na vochtige behandeling van verschillende duur bij 5'C en 30'C.
P.nigrum 1972:21 maand droog 5'C,1973:9 maand droog 5'C,9 maand droog kamertemperatuur.
P.spicatum 1972:21 maand droog 5'C.

soort,oogstjaar duur en wijze van droge voorbehandeling	serie	duur en wijze van natte voorbehandeling	temperatuur	duur van lagfase in dag.	max.kiemsnelheid in aant. zaden per dag bij 15/10	max.aant. gekiemd per 150 zaden bij 15/10	max.duur van de kieming in dag. bij 15/10
nigrum 1972	A	-	15/10'	12	4,4	63	31
21 mnd. dr. 5'	B	2 weken nat 5'	15/10'	8	4,0	63	27
(zie fig.17A,B)	C	4		6	3,0	52	36
	D	6		5	1,5	40	30
	E	8		3	1,3	>33	>25
	F	2 weken nat 30'	15/10'	13	8,3	70	25
	G	4		13	19	95	19
	H	6		12	23	97	24
	I	8		10	21	>90	>18
spicatum 1972	A	-	15/10'	18	2,3	44	25
21 mnd. dr. 5'	B	2 weken nat 5'	15/10'	8	2,9	>56	>64
(zie fig. 18A,B)	C	4		8	4,3	57	28
	D	6		12	1,6	>30	>31
	E	2 weken nat 30'	15/10'	12	5,5	64	30
	F	4		12	8,3	>78	>43
	G	6		12	11,3	>68	>31
nigrum 1973	A	-	15/10'	18	1,0	8	17
9 mnd. dr. 5'	B	2 weken nat 5'	15/10'	11	1,3	23	19
(zie fig.19A,B)	C	4		12	1,9	19	43
	D	6		6	0,7	6	16
	E	2 weken nat 30'	15/10'	12	2,5	23	9
	F	4		13	4,0	34	23
	G	6		12	4,7	>63	>26
nigrum 1973	A	-	15/10'	17	1,9	23	38
9 mnd. dr.	B	2 weken nat 5'	15/10'	9	2,6	42	26
kamertemp.	C	4		6	4,2	34	16
(zie fig.20A,B)	D	6		7	2,6	22	28
	E	2 weken nat 30'	15/10'	12	2,6	29	30
	F	4		6	6,0	39	21
	G	6		12	13	91	18

Tabel 6 Experiment 4b.
.Kieming bij 15'C na vochtige voorbehandeling bij verschillende temperaturen en van verschillende duur (zie fig.7,9 en 8,10 en ook tabel 2).
P.nigrum 1972:18 maand droog 5'C.
P.spicatum 1972:18 maand droog 5'C.

serie	duur en wijze van natte voorbehandeling	temperatuur	duur van lagfase in dag. bij 15'	max.kiemsnelheid in aant. zaden per dag bij 15'	max.aant. gekiemd per 150 zaden	
					tot.	bij 15'
fig.25 nigr.						
A	100 dag. nat 20'→	15'	12	3,6	44	44
B	100 dag. nat 25'→		12	6,4	73	73
C	100 dag. nat 30'→		11	6,4	100	100
D	1 mnd. nat 5'→100 dag. nat 20'→	15'	9	0,7	20	10
E	" →100 dag. nat 25'→		8	5,3	53	43
F	" →100 dag. nat 30'→		8	4,3	63	55
fig.26 spic.						
A	100 dag. nat 20'→	15'	16	2,6	60	55
B	100 dag. nat 25'→		12	9,3	89	85
C	100 dag. nat 30'→		3	9,2	90	90
D	1 mnd. nat 5'→100 dag. nat 20'→	15'	9	0,8	8	6
E	" →100 dag. nat 25'→		9	1,8	23	23
F	" →100 dag. nat 30'→		12	9,0	77	77

Tabel 7. Experiment 5 . Kieming bij afwisselend hogere temperaturen en bij 5'C van zaad van verschillende soort en ouderdom. Maximale kiempercentages.

fig. no.	serie	soort, oogstj. duur en wijze van droge voorbehandeling	duur en wijze van natte voorbehandeling	max. kiemperc. bij hogere temp. vóór 5'C	Maximaal kiemingspercentage bij een uitgangsaantal van steeds 100 zaden bij elke temperatuurverandering					
					2mnd. 5'	1mnd. hogere temp.	1mnd. 5'	1mnd. hogere temp.	1mnd. 5'	1mnd. hogere temp.
25	C	nigrum 1972 18 mnd. dr.5'	100 dag. nat 30'→80 dag. nat 15'→	66	4	31	64	50		
29	A	nigrum 1972 21 mnd. dr.5'	108 dag. nat 15'→	50	4	2	2	5		
29	B	"	"	38	4	9	21	11		
7	C	nigrum 1972 18 mnd. dr.5'	182 dag. nat 15'→	33	5	18	50	15		
7	D	nigrum 1972 18 mnd. dr.5'	182 dag. nat 15/10'→	42	16	24	30			
30	A	nigrum 1972 21 mnd. dr.5'	4 weken nat 30'→98 dag. nat 15/10'→	62	14	20	20			
30	B	nigrum 1972 21 mnd. dr.5'	4 weken nat 5'→98 dag. nat 15/10'→	35	10	14	19			
30	C	nigrum 1973 9 mnd. dr.5'	4 weken nat 30'→98 dag. nat 15/10'	22	0	5	5			
7	B	nigrum 1972 18 mnd. dr.5'	182 dag. nat 10'→	42	21	50	20	55	0	
7	E	nigrum 1972 18 mnd. dr.5'	182 dag. nat 25/10'→	26	13	15	50	27	1	4
31		nigrum 1972 19 mnd. dr.5'	2 mnd. nat 5' →80 dag. nat 25/10'→	3	6	10	39	14		
33	B	nigrum 1972 20 mnd. dr.5'	120 dag. nat 30/5'→	30	2	10	25	27	12	25
33	C	nigrum 1973 5 mnd. dr.5'	1 maand nat 5'→197 dag. nat 30/5'→	22	3	5	23	2		
33	A	nigrum 1972 17 mnd. dr.5'	1 maand nat 5'→197 dag. nat 30/5'→	17	13	20	40			
34	A	spicatum 1972 17 mnd. dr.5'	1 maand nat 5'→197 dag. nat 30/5'	40	11	16	27	14	21	10

Tabel 8 .Experiment 5 .Kieming bij afwisselend hogere temperaturen en bij 5'C van zaad van verschillende soort en ouderdom. Maximale kiemsnelheden.

fig. no.	serie	soort, oogstj., duur en wijze van droge voorbehande-	duur en wijze van natte voorbehandeling	max. kiemperc. bij hogere temp. vóór 5'C	Maximale kiemsnelheid in aantal zaden per dag gekiemd bij een uitgangsaantal van steeds 150 zaden bij elke temperatuurverandering					
					2mnd. 5'	1mnd. hogere temp.	1mnd. 5'	1mnd. hogere temp.	1mnd. 5'	1mnd. hogere temp.
25	C	nigrum 1972 18 mnd. dr.5'	100 dag.nat 30'→80 dag. nat 15'→	66		6	7,5	30		
29	A	nigrum 1972 21 mnd.dr.5'	108 dag.nat 15'→	50		0,3	0,1	1,0		
29	B	"	"	38		0,7	2,5	2,0		
7	C	nigrum 1972 18 mnd.dr.5'	182 dag,nat 15'→	33		1,7	4	0,6	0,6	0
7	D	nigrum 1972 18 mnd.dr.5'	182 dag.nat 15'→	42		2,8	4,7			
30	A	nigrum 1972 21 mnd.dr.5'	4 weken nat 30'→98 dag. nat 15/10'→	62		1,5	4,3			
30	B	nigrum 1972 21 mnd.dr.5'	4 weken nat 5'→98 dag. nat 15/10'→	35		1,7	2,6			
30	C	nigrum 1973 9 mnd.dr.5'	4 weken nat 30'→98 dag. nat 15/10'→	22		0,6	0,6			
7	B	nigrum 1972 18 mnd.dr.5'	182 dag.nat 10'→	42		6,6	1,5	8,0	0	
7	E	nigrum 1972 18 mnd.dr.5'	182 dag.nat 25/10'→	26		1,9	5,1	1,3	1,3	2,5
31	-	nigrum 1972 19 mnd.dr.5'	2 mnd.nat 5' →80 dag.nat 25/10'→	3		1,2	4,1	6,5		
33	B	nigrum 1972 20 mnd.dr.5'	120 dag.nat 30/5'→	30		1,2	1,9	2,3	1,2	3,7
33	C	nigrum 1973 5 mnd.dr.5'	1 maand nat 5'→197 dag. nat 30/5'→	22		0,9	1,5	0,2		
33	A	nigrum 1972 17 mnd.dr.5'	1 maand nat 5'→197 dag. nat 30/5'→	17		1,6	1,7	2,1		
34	A	spicatum 1972 17 mnd.dr.5'	1 maand nat 5'→197 dag. nat 30/5'→	40		2,5	2,3	0,9	4,1	0,5

Tabel 9 .Experiment 6 .Kieming bij 15 graden in normale petrischalen en in schalen,die konstant worden bevochtigd in koelkastbakjes. P.nigrum 1972, 22 maand droog bewaard bij 5 graden C.

Kiempercentage na 35 dagen na inbibitie bij 15 graden.
Standaarddeviatie van het gemiddeld kiempercentage,berekend aan de hand van gegevens van meetdata tussen de 14e en 25e dag na inbibitie bij 15 graden.

serie		gem. kiem. perc. na 35 dag.	stand. dev. in perc.	ge.. stand. dev. in perc.
normaal	A		9,5	
	B		16	
	C	24	30	28
	D		61	
	E		26	
in koelkastbakjes	A		27	
	B		16	
	C	16	14	16
	D		7	

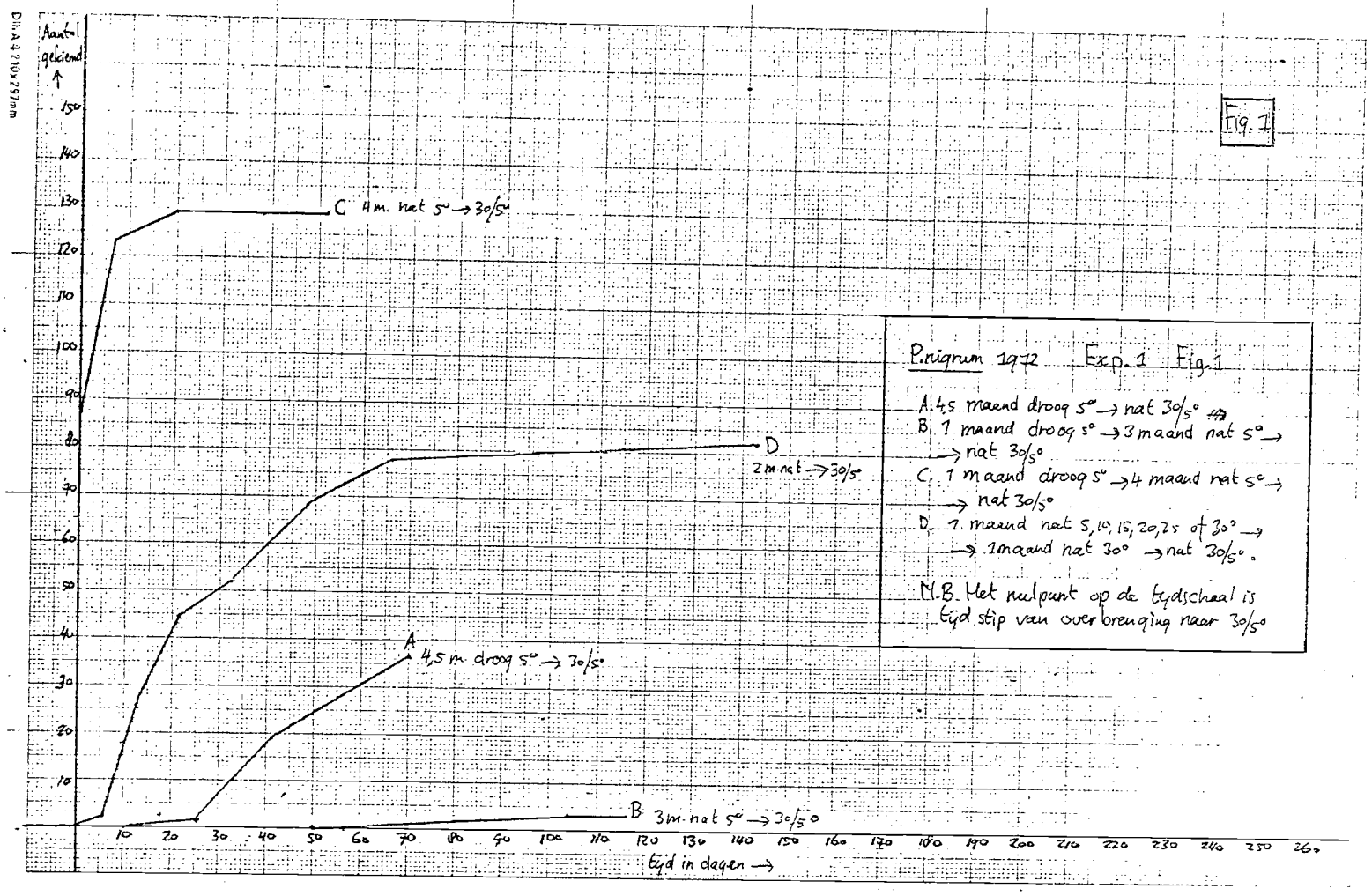


Fig. 1
Aantal gekiemd
C 4m. nat 5° → 30/5°
D 2m nat → 30/5°
A 4,5 m droog 5° → 30/5°
B 3m. nat 5° → 30/5°
tijd in dagen →
P. nigrum 1972 Exp. 1 Fig. 1
A. 4,5 maand droog 5° → nat 30/5°
B. 1 maand droog 5° → 3 maand nat 5° → → nat 30/5°
C. 1 maand droog 5° → 4 maand nat 5° → → nat 30/5°
D. 1 maand nat 5, 10, 15, 20, 25 of 30° → → 1 maand nat 30° → nat 30/5°.
N.B. Het nulpunt op de tijdschaal is tijd stip van overbrenging naar 30/5°

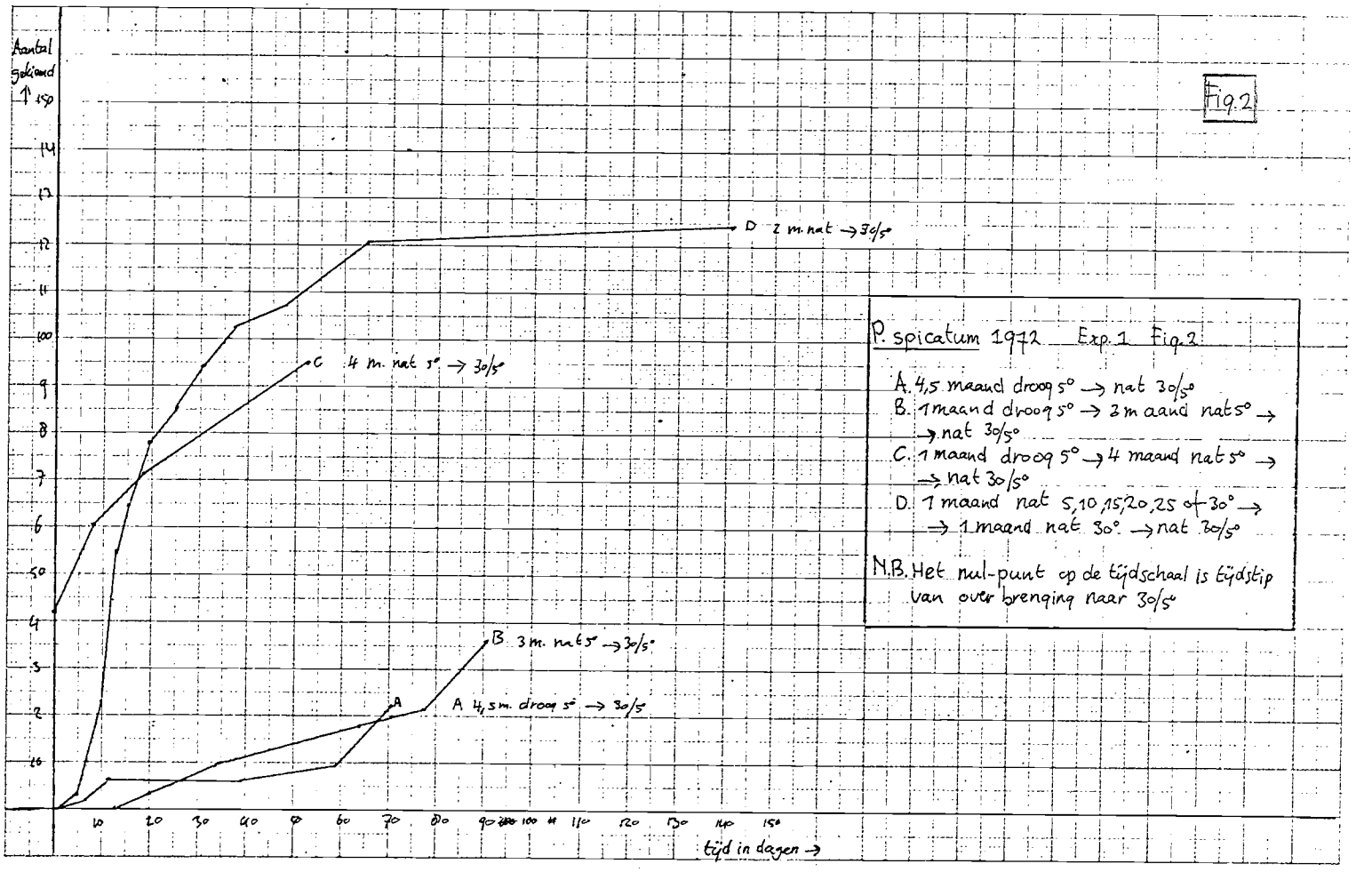
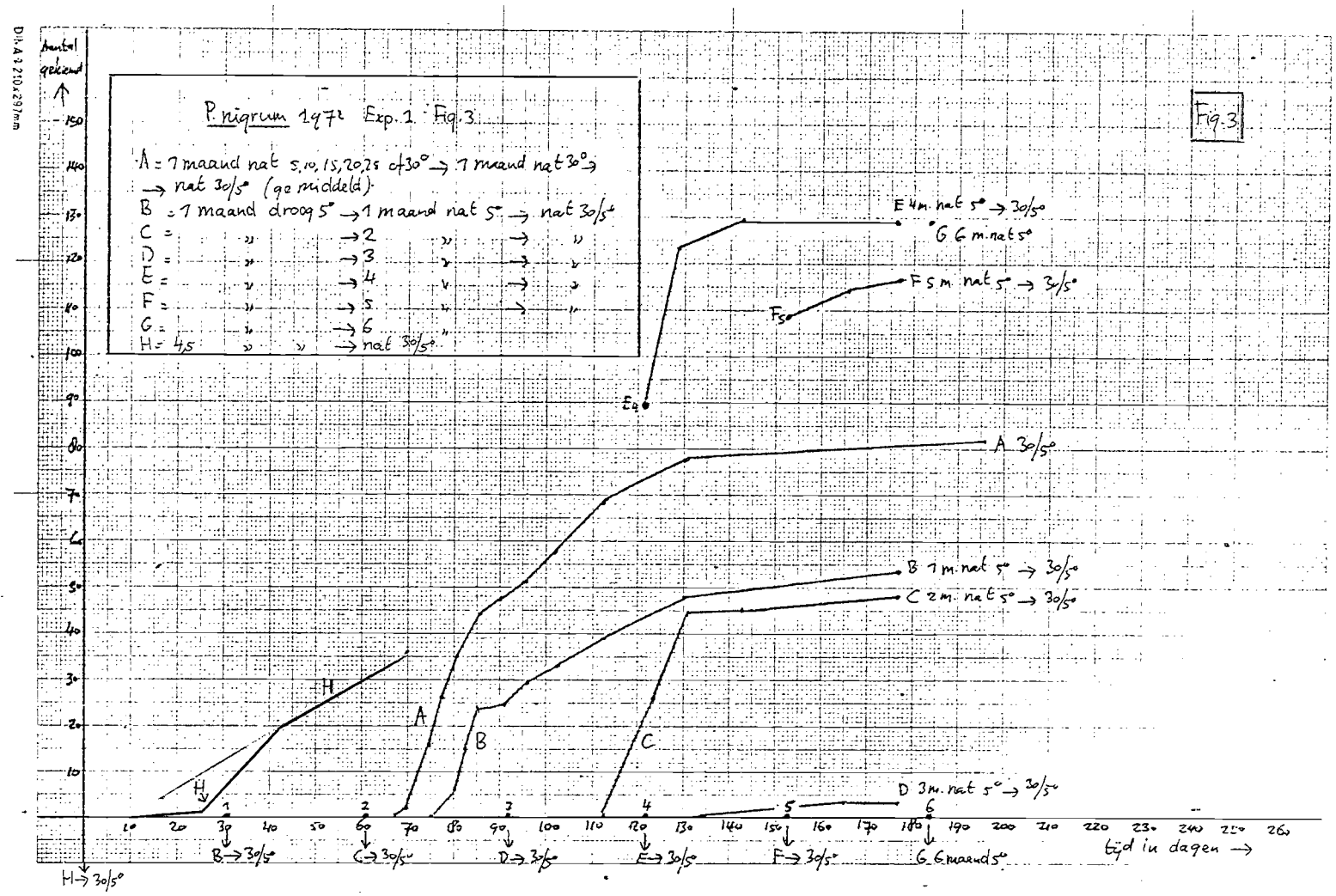
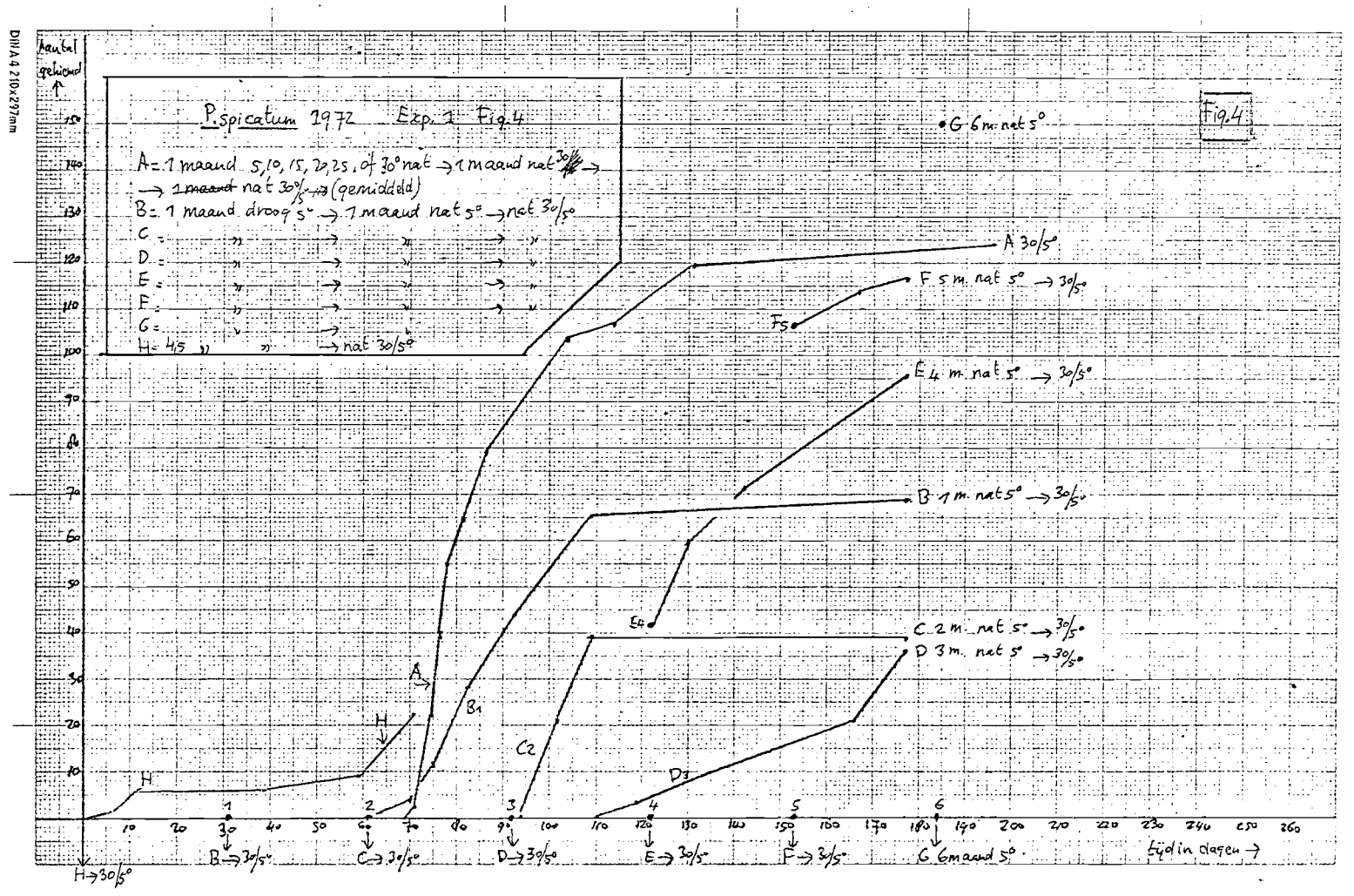


Fig. 2
Aantal gekiemd
D 2 m. nat → 30/5°
C 4 m. nat 5° → 30/5°
B 3 m. nat 5° → 30/5°
A 4,5 m. droog 5° → 30/5°
tijd in dagen →
P. spicatum 1972 Exp. 1 Fig. 2
A. 4,5 maand droog 5° → nat 30/5°
B. 1 maand droog 5° → 3 maand nat 5° → → nat 30/5°
C. 1 maand droog 5° → 4 maand nat 5° → → nat 30/5°
D. 1 maand nat 5, 10, 15, 20, 25 of 30° → → 1 maand nat 30° → nat 30/5°
N.B. Het nul-punt op de tijdschaal is tijdstip van overbrenging naar 30/5°


P. nigrum 1972 Exp. 1 Fig. 3
A = 1 maand nat 5, 10, 15, 20, 25 of 30° → 1 maand nat 30° → → nat 30/5° (gemiddeld)
B = 1 maand droog 5° → 1 maand nat 5° → nat 30/5°
C = " → 2 " → "
D = " → 3 " → "
E = " → 4 " → "
F = " → 5 " → "
G = " → 6 "
H = 4,5 " " → nat 30/5°
Fig. 3
Aantal gekiemd
E 4 m. nat 5° → 30/5°
G 6 m. nat 5°
F 5 m. nat 5° → 30/5°
A 30/5°
B 1 m. nat 5° → 30/5°
C 2 m. nat 5° → 30/5°
D 3 m. nat 5° → 30/5°
H
A
B
C
D
E
F
G
B → 30/5°
C → 30/5°
D → 30/5°
E → 30/5°
F → 30/5°
G 6 maand 5°
H → 30/5°
tijd in dagen →


P. spicatum 1972 Exp. 1 Fig. 4
A = 1 maand 5, 10, 15, 20, 25, of 30° nat → 1 maand nat 30/5° → → 1 maand nat 30/5° (gemiddeld)
B = 1 maand droog 5° → 1 maand nat 5° → nat 30/5°
C = " → " → "
D = " → " → "
E = " → " → "
F = " → " → "
G = " → "
H = 4,5 " " → nat 30/5°
Fig. 4
Aantal gekiemd
G 6 m. nat 5°
A 30/5°
F 5 m. nat 5° → 30/5°
E 4 m. nat 5° → 30/5°
B 1 m. nat 5° → 30/5°
C 2 m. nat 5° → 30/5°
D 3 m. nat 5° → 30/5°
H
A
B1
C2
D3
B → 30/5°
C → 30/5°
D → 30/5°
E → 30/5°
F → 30/5°
G 6 maand 5°
H → 30/5°
tijd in dagen →

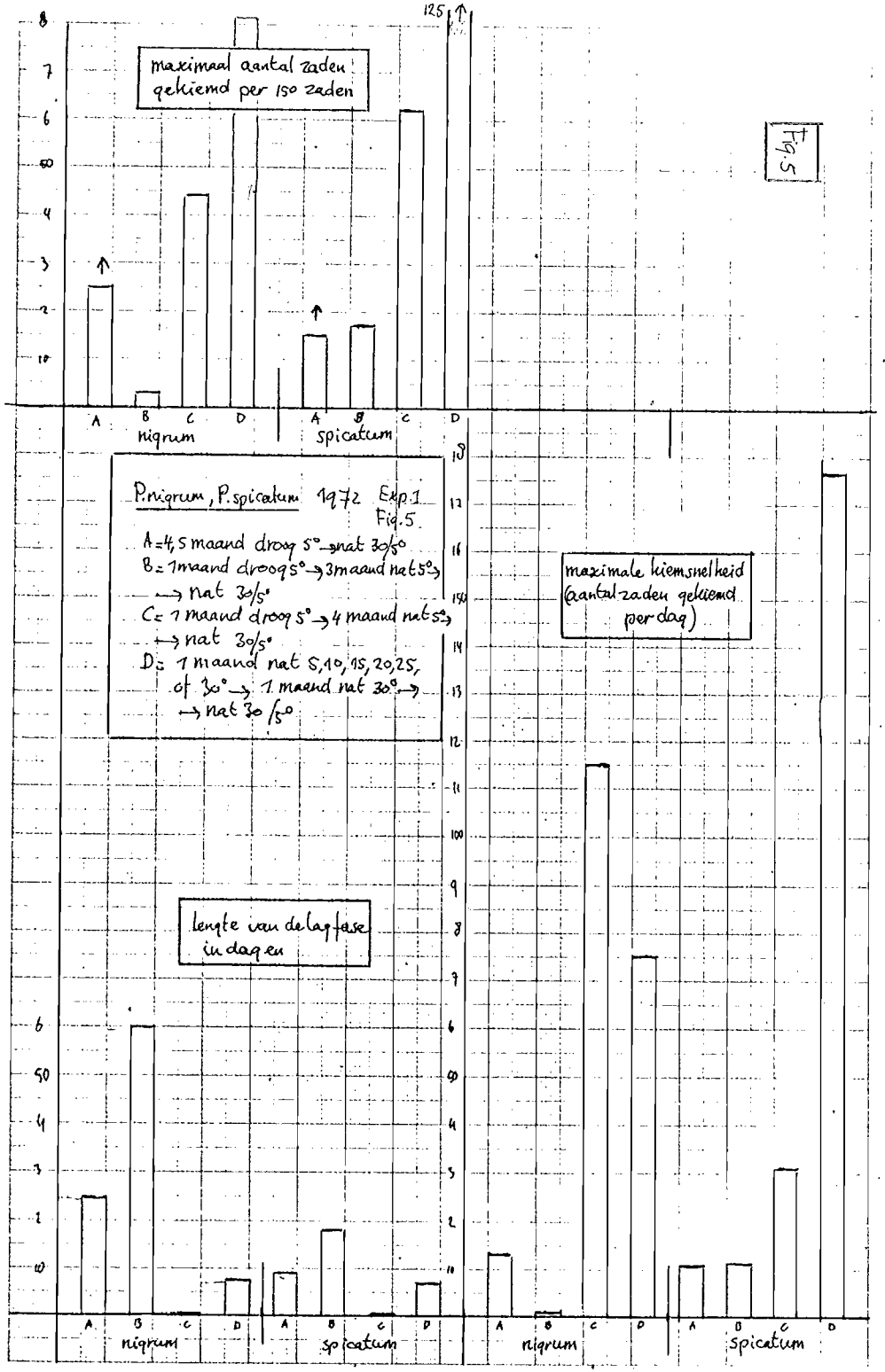


Fig. 5
maximaal aantal zaden gekiemd per 150 zaden
nigrum
spicatum
P.nigrum, P.spicatum 1972 Exp.1 Fig.5
A=4,5 maand droog 5° → nat 30/5°
B=1 maand droog 5° → 3 maand nat 5° → nat 30/5°
C=1 maand droog 5° → 4 maand nat 5° → nat 30/5°
D: 1 maand nat 5,10,15,20,25, of 30° → 1 maand nat 30° → nat 30/5°
maximale kiemsnelheid (aantal zaden gekiemd per dag)
lengte van de lagfase in dagen

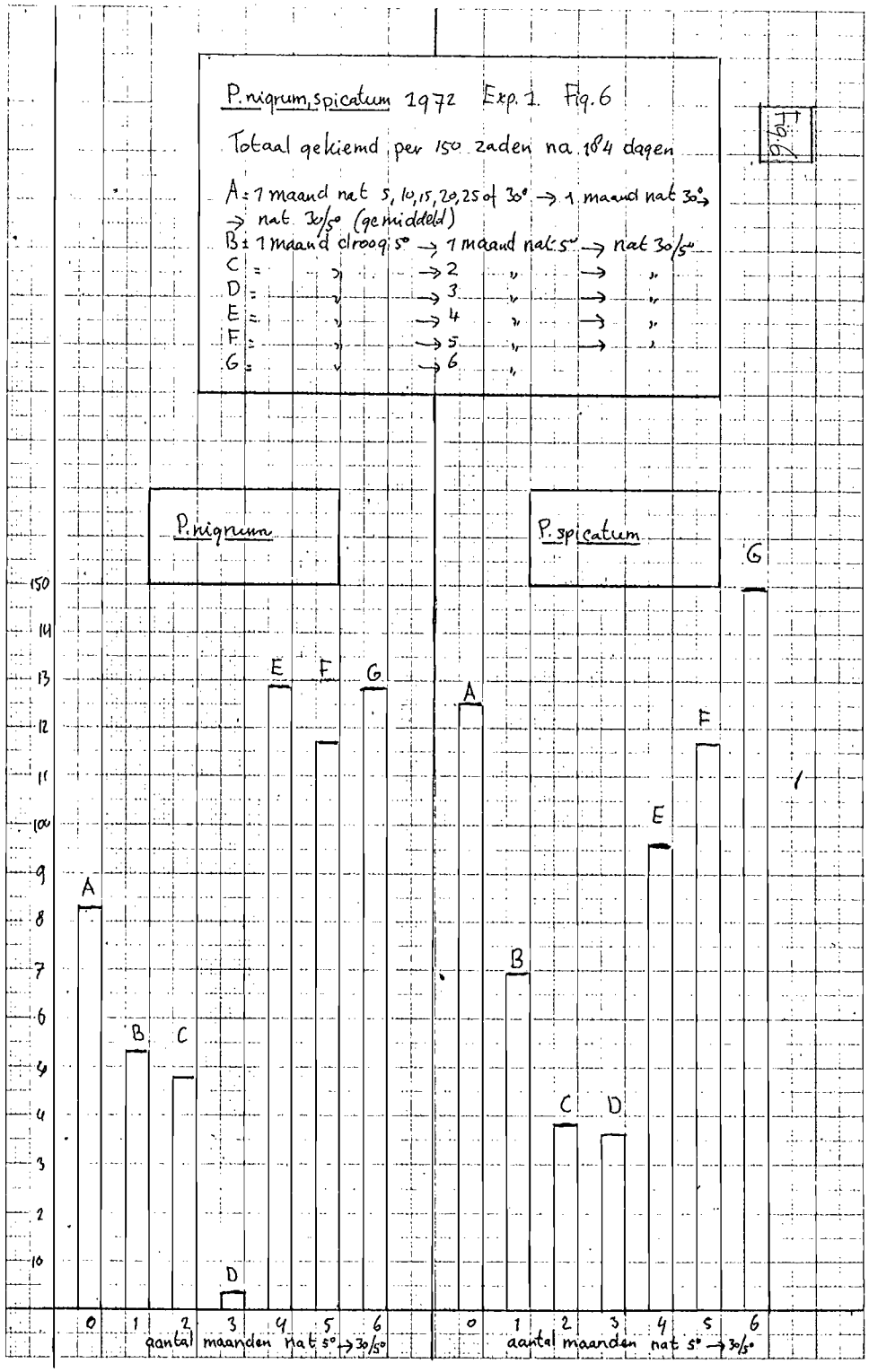


Fig. 6
P.nigrum, spicatum 1972 Exp. 1 Fig. 6
Totaal gekiemd per 150 zaden na 184 dagen
A=1 maand nat 5, 10, 15, 20, 25 of 30° → 1 maand nat 30° → nat 30/5° (gemiddeld)
B=1 maand droog 5° → 1 maand nat 5° → nat 30/5°
C = " → 2 " → "
D = " → 3 " → "
E = " → 4 " → "
F = " → 5 " → "
G = " → 6 "
P.nigrum
P.spicatum
aantal maanden nat 5° → 30/5°

Fig. 7

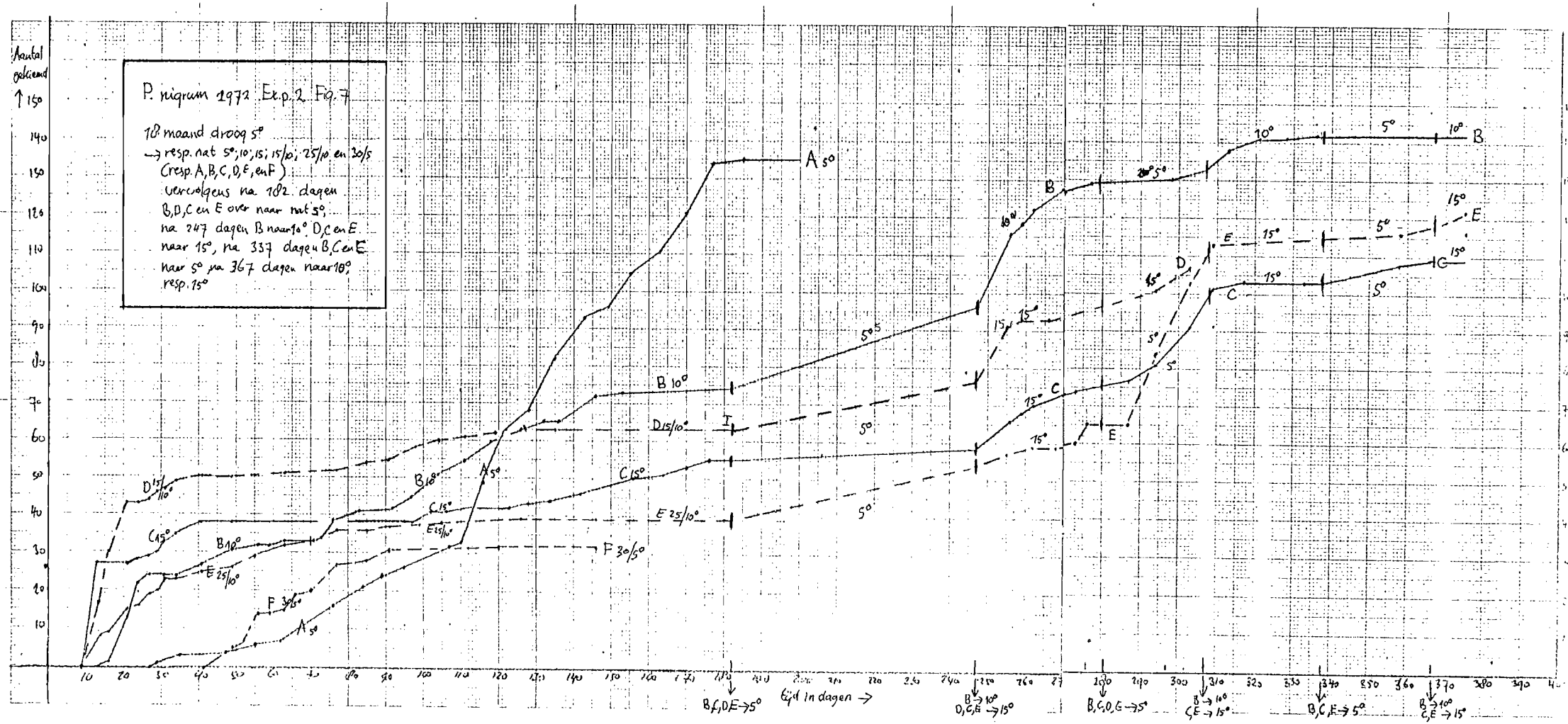
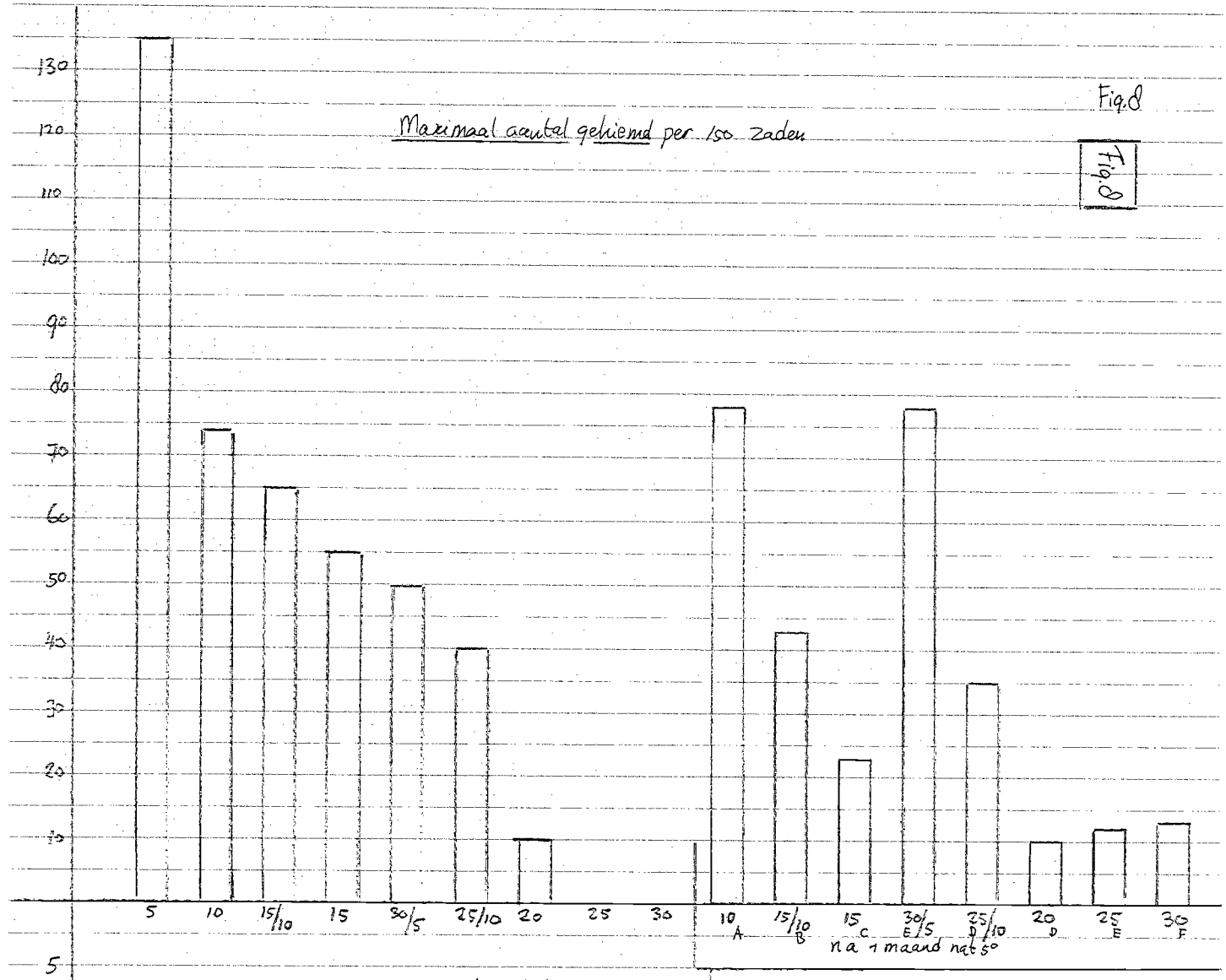
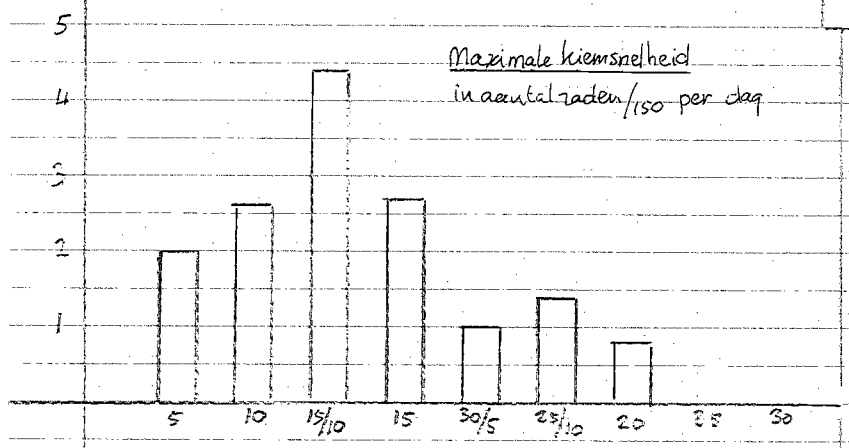
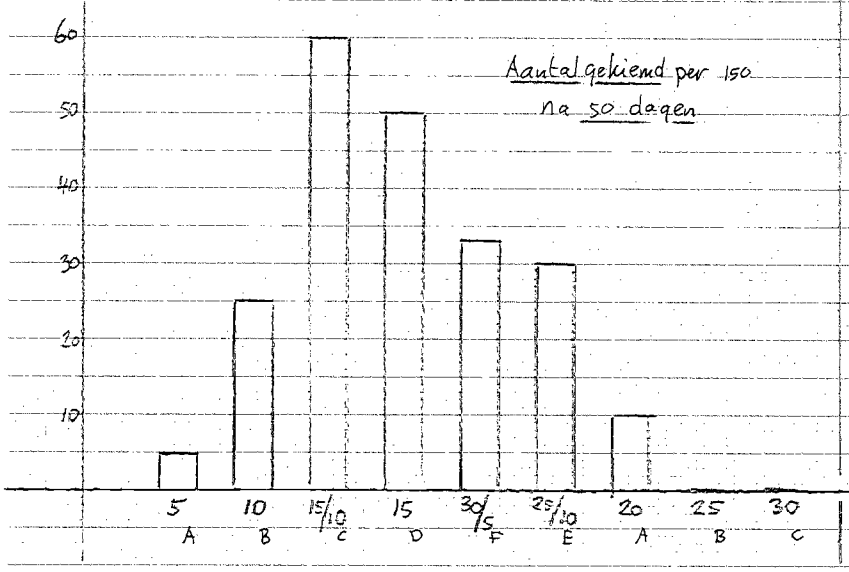

P. nigrum 1972 Exp. 2 Fig. 7
10 maand droog 5°
→ resp. nat 5°; 10°; 15; 15/10; 25/10 en 30/5
(resp. A, B, C, D, E, en F)
vervolgens na 182 dagen
B, D, C en E over naar nat 5°,
na 247 dagen B naar 10° D, C en E
naar 15°, na 337 dagen B, C en E
naar 5° na 367 dagen naar 10°
resp. 15°
Aantal gekiemd
Tijd in dagen →
B, f, D, E → 5°
B → 10°
D, C, E → 15°
B, C, D, E → 5°
B → 10°
C, E → 15°
B, C, E → 5°
B → 10°
C, E → 15°

Fig. 8

Fig. 8







P. nigrum 1972 Exp. 2,3a Fig. 8

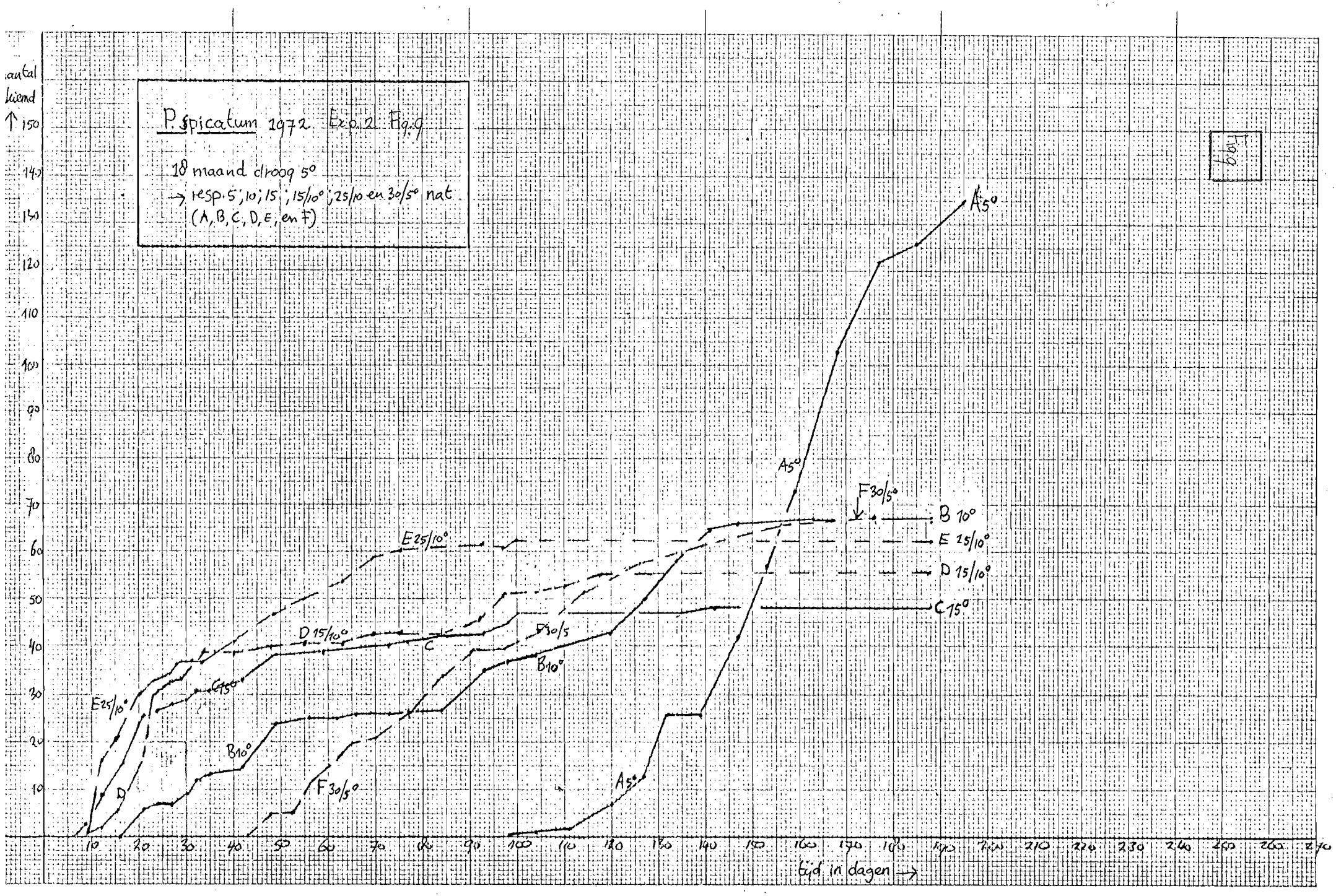
18 maand droog 5°
(20 maand droog 5° ingeval van 30/5°)

→ direkt nat 5, 10, 15, 15/10, 25/10, 30/5 (resp. A, B, C, D, E en F in fig.)

→ direkt nat 20, 25, 30° (resp. A, B, en (in fig.)

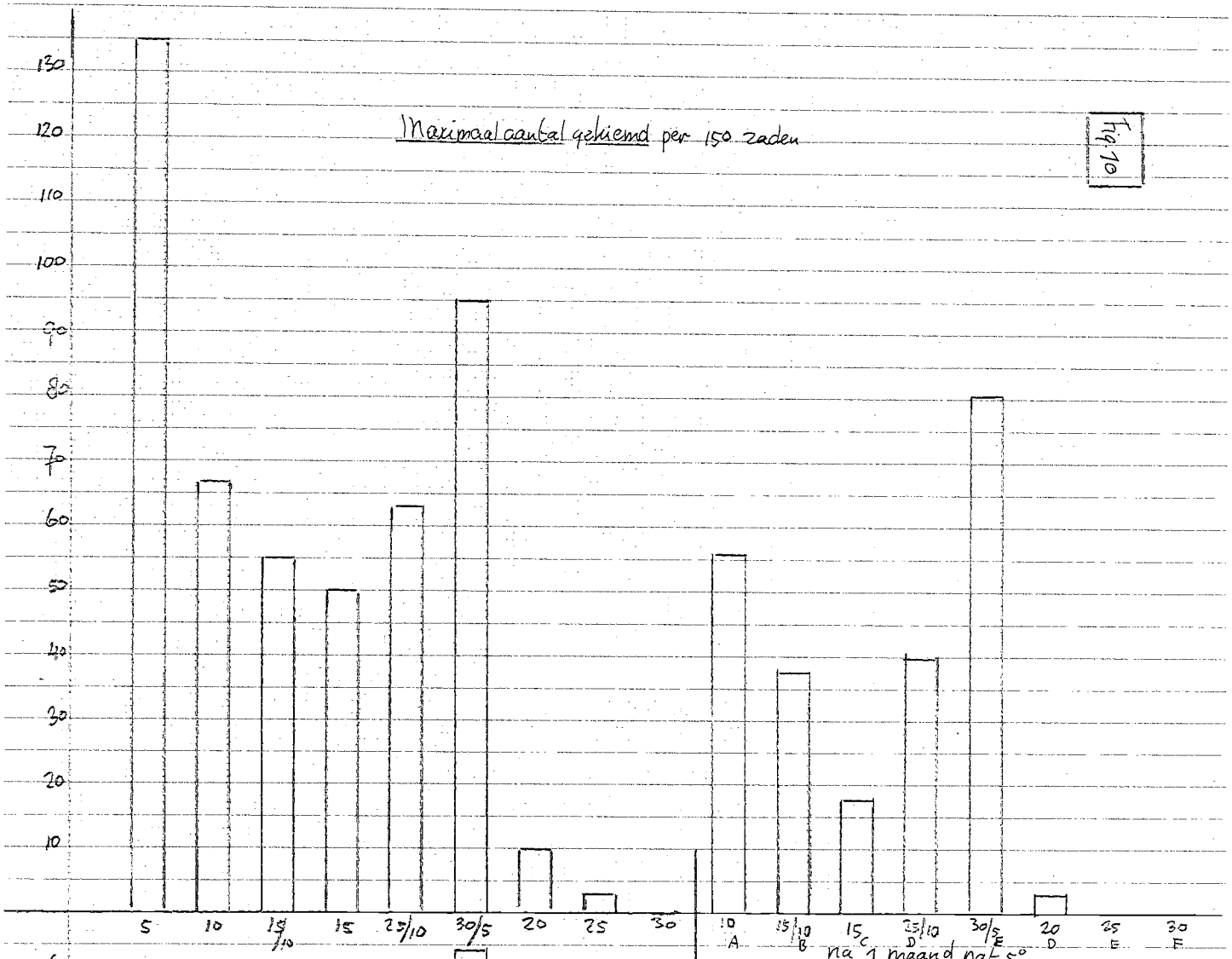
→ 1 maand nat 5° → nat 10, 15, 15/10, 25/10, 30/5° (A, B, C, D en E in fig.)

→ 1 maand nat 5° → nat 20, 25, 30 (D, E, en F in fig.)

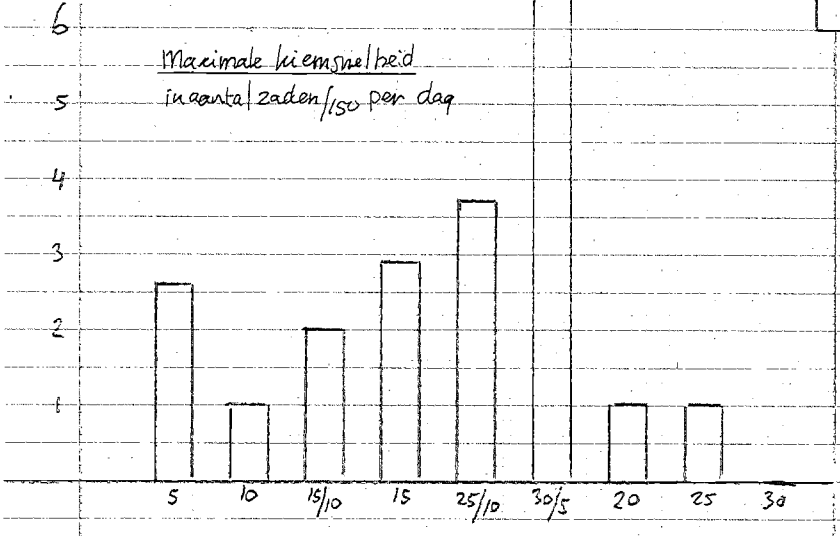

P. spicatum 1972 Exp. 2 Fig. 9
18 maand droog 5°
→ resp. 5; 10; 15; 15/10°; 25/10 en 30/5° nat
(A, B, C, D, E, en F)
aantal
kiemd
Tijd in dagen →
A 5°
B 10°
E 25/10°
D 15/10°
C 15°
F 30/5°

Maximaal aantal gekiemd per 150 zaden

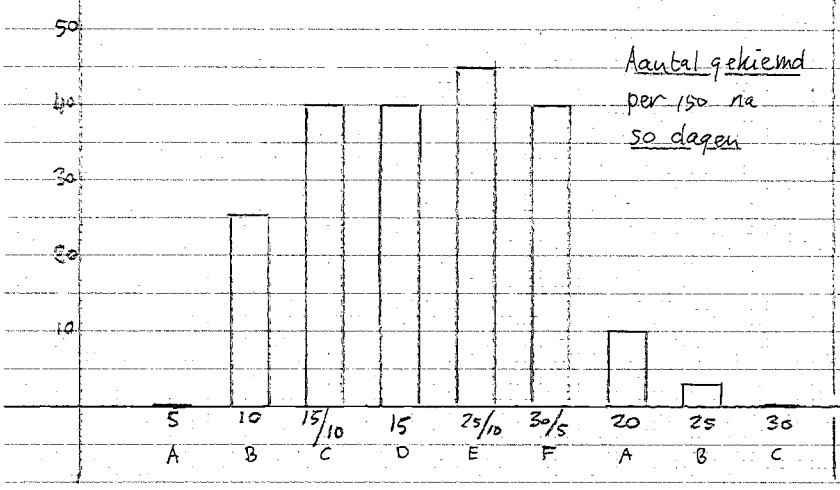
Fig. 10



Maximale kiemsnelheid
in aantal zaden/150 per dag



Aantal gekiemd
per 150 na
50 dagen



P. spicatum 1972 Exp. 2, 3 a. fig. 10

1 ℓ maand droog 5°
(20 maand droog 5° in geval van 30/5°)
→ direkt 5, 10, 15, 15/10, 25/10, 30/5° (resp. A, B, C, D, E en F in fig.)
→ direkt nat 20, 25, 30° (A, B, en C in fig.)
→ 1 maand nat 5° → 10, 15, 15/10, 25/10, 30/5 (A, B, C, D en E in fig.)
→ 1 maand nat 5° → 20, 25, 30° (D, E en F in fig.)

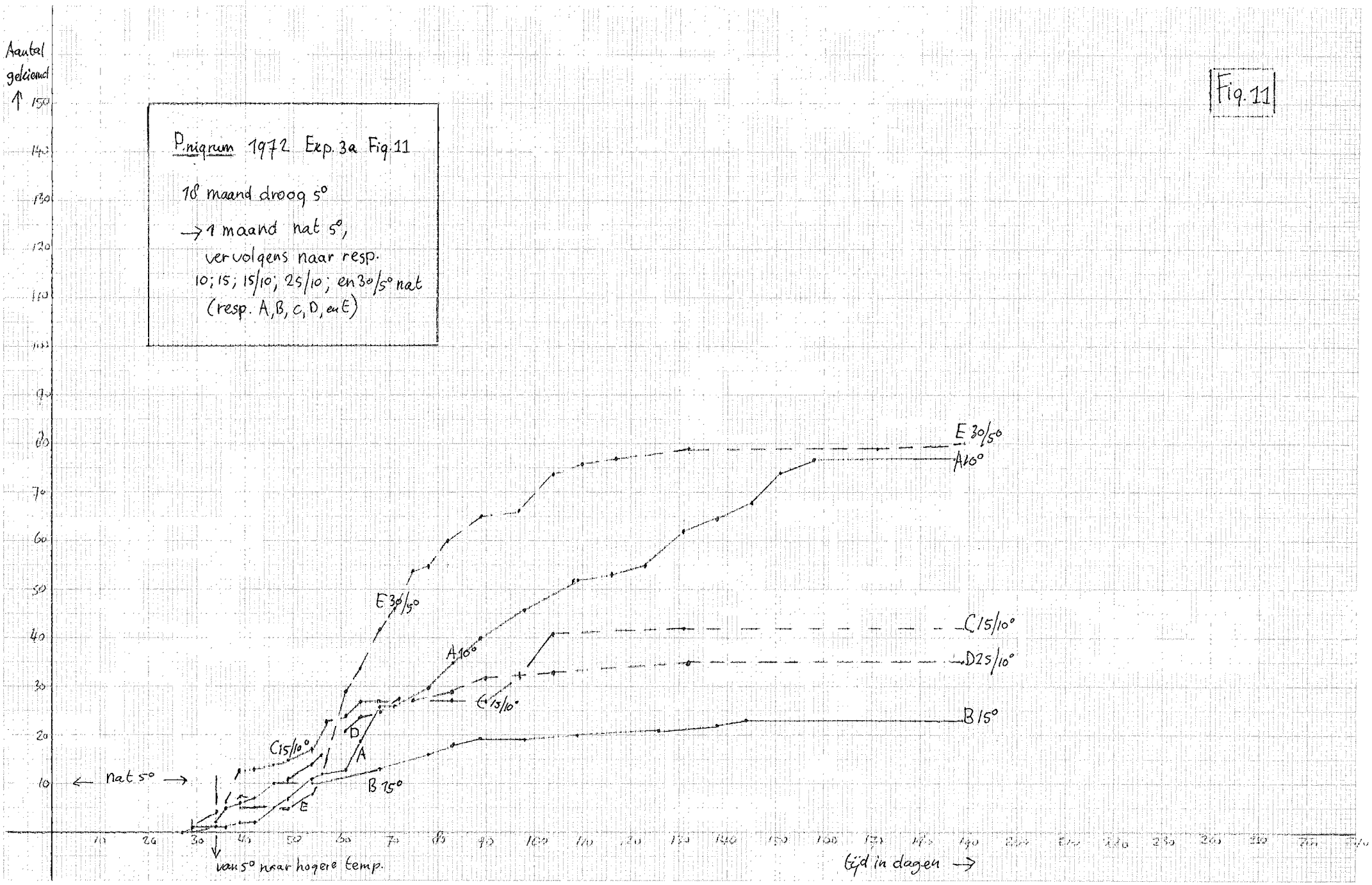


Fig. 11
P. nigrum 1972 Exp. 3a Fig. 11
18 maand droog 5°
→ 1 maand nat 5°,
vervolgens naar resp.
10; 15; 15/10; 25/10; en 30/5° nat
(resp. A, B, C, D, en E)
Aantal gekiemd
Tijd in dagen
← nat 5° →
van 5° naar hogere temp.
E 30/5°
A 10°
C 15/10°
D 25/10°
B 15°

Fig. 12

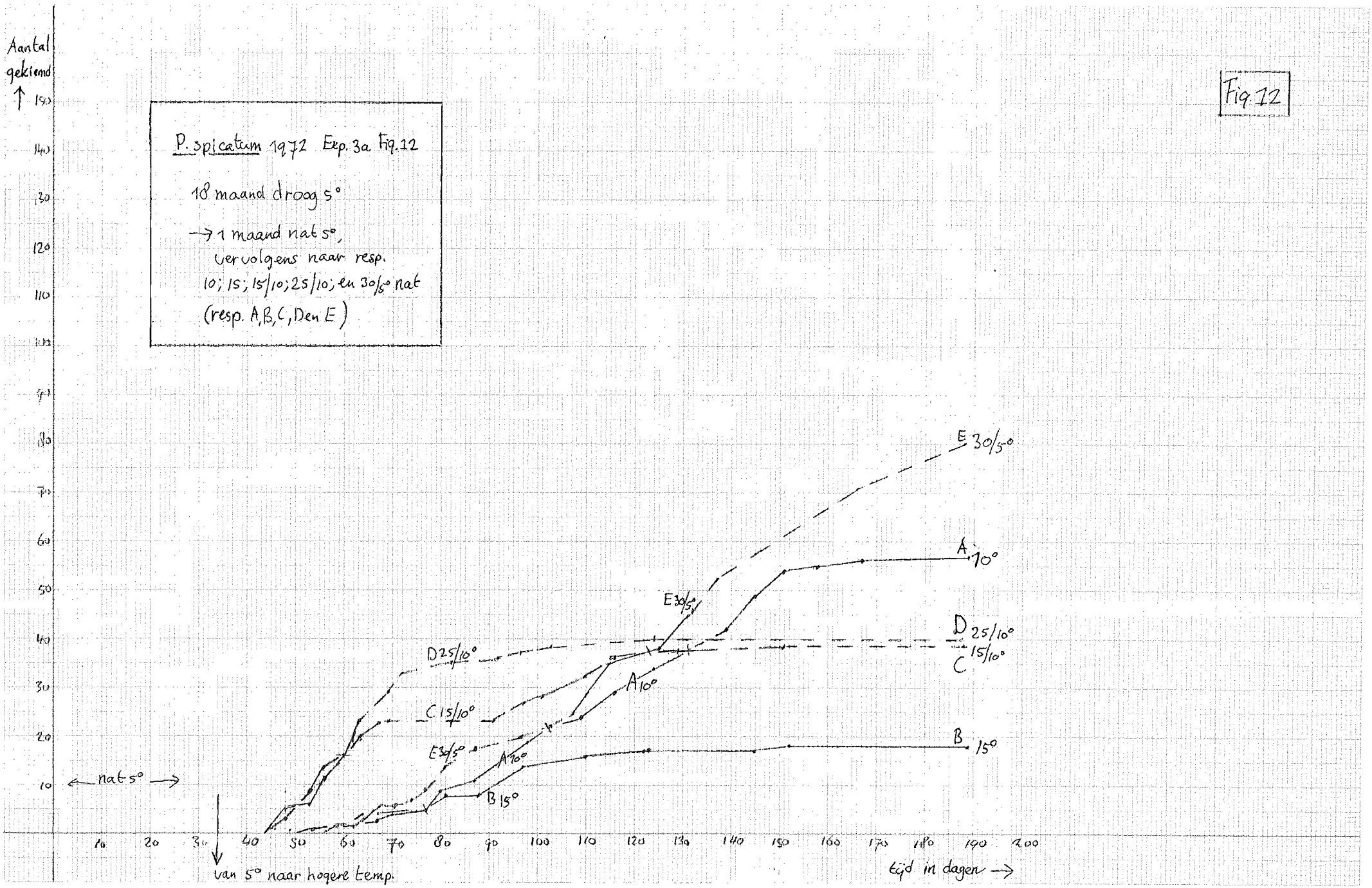
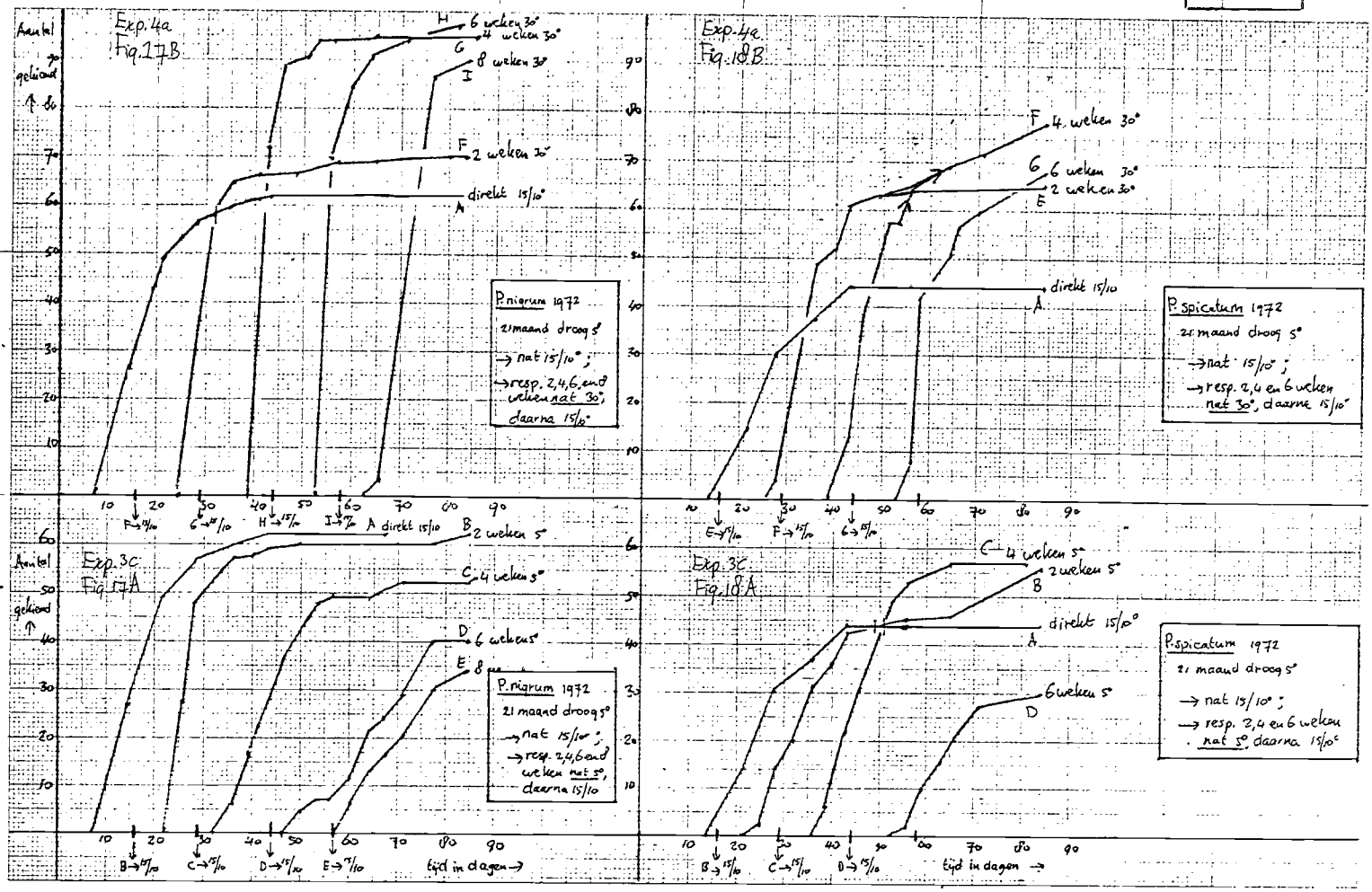
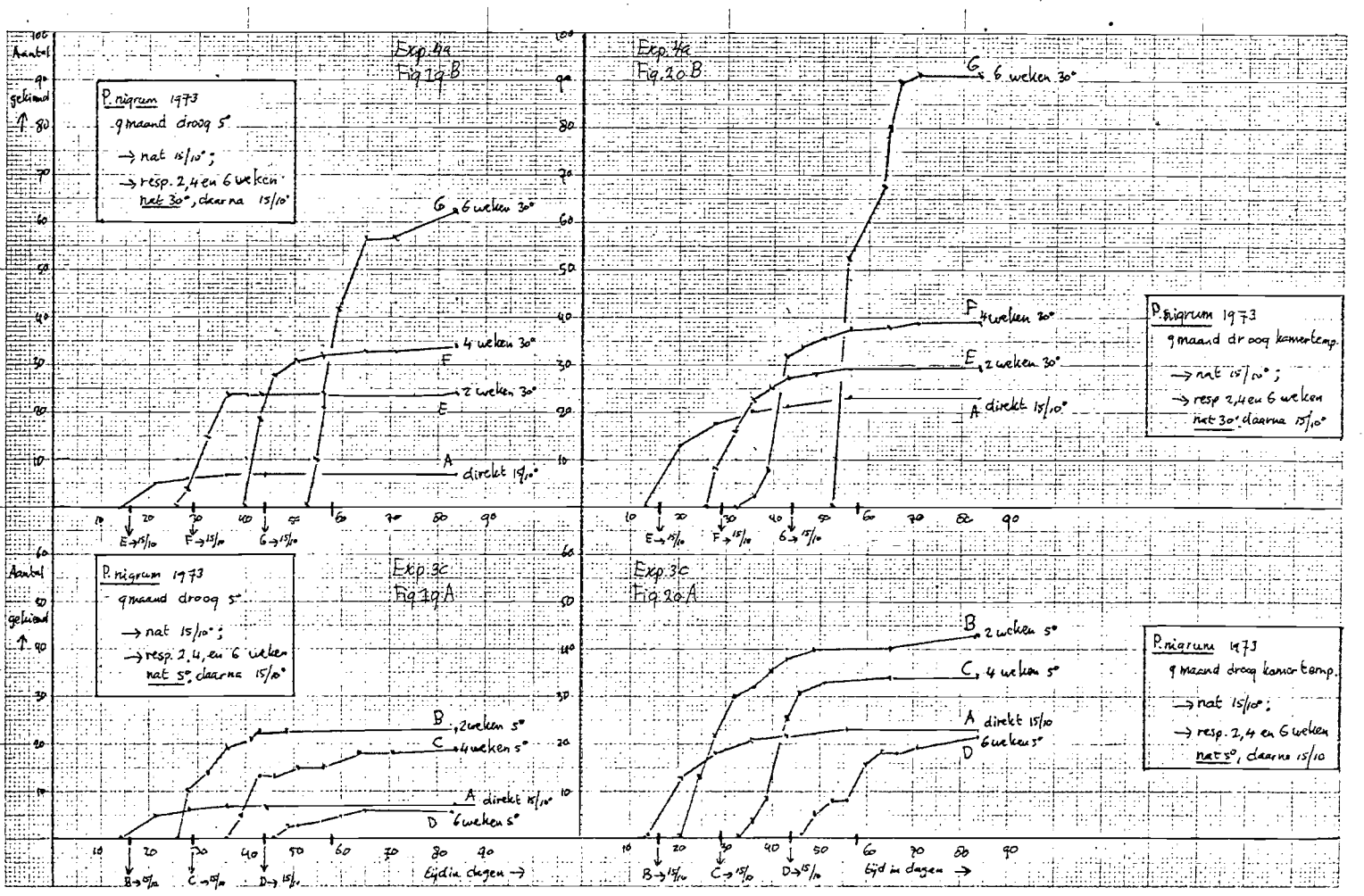
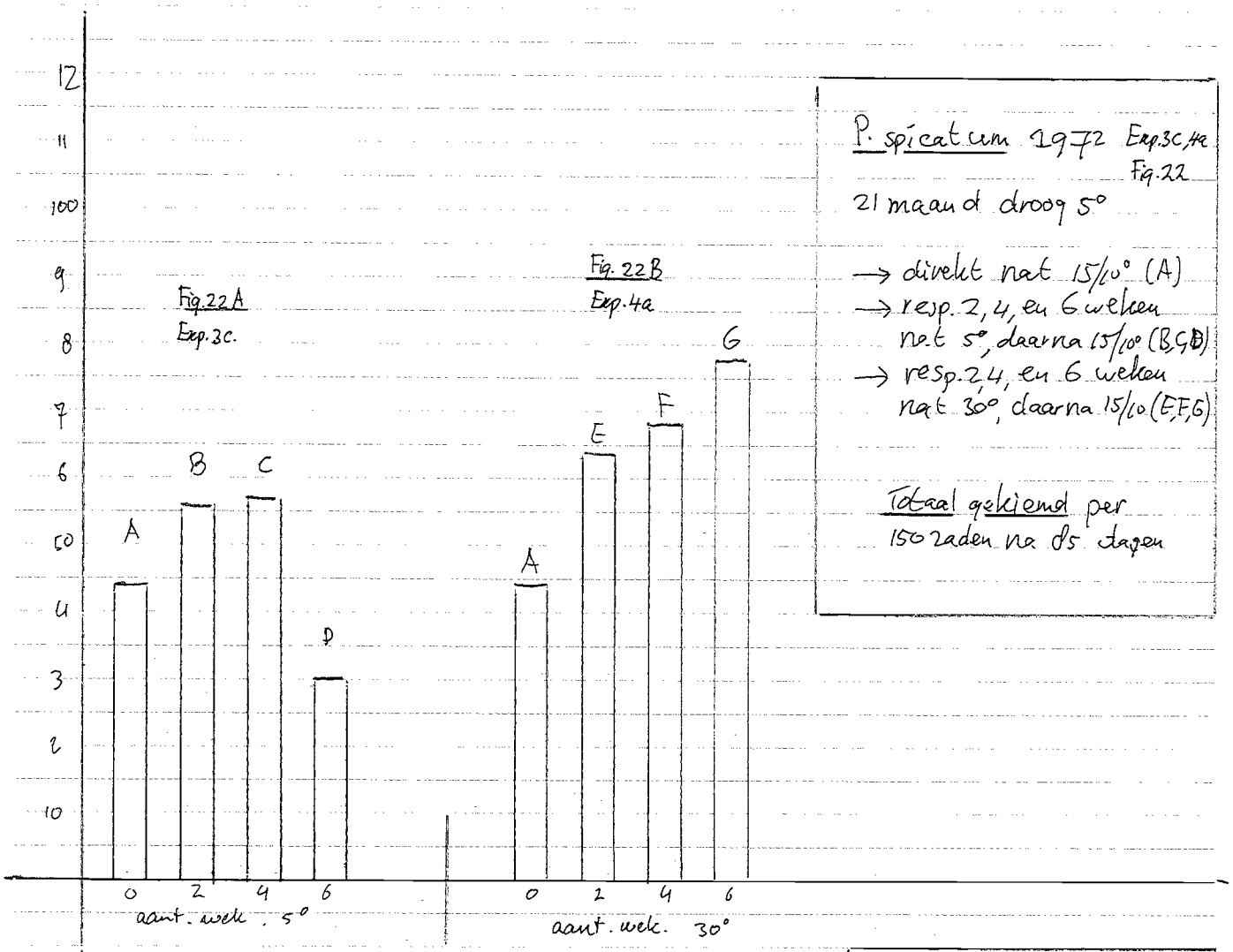
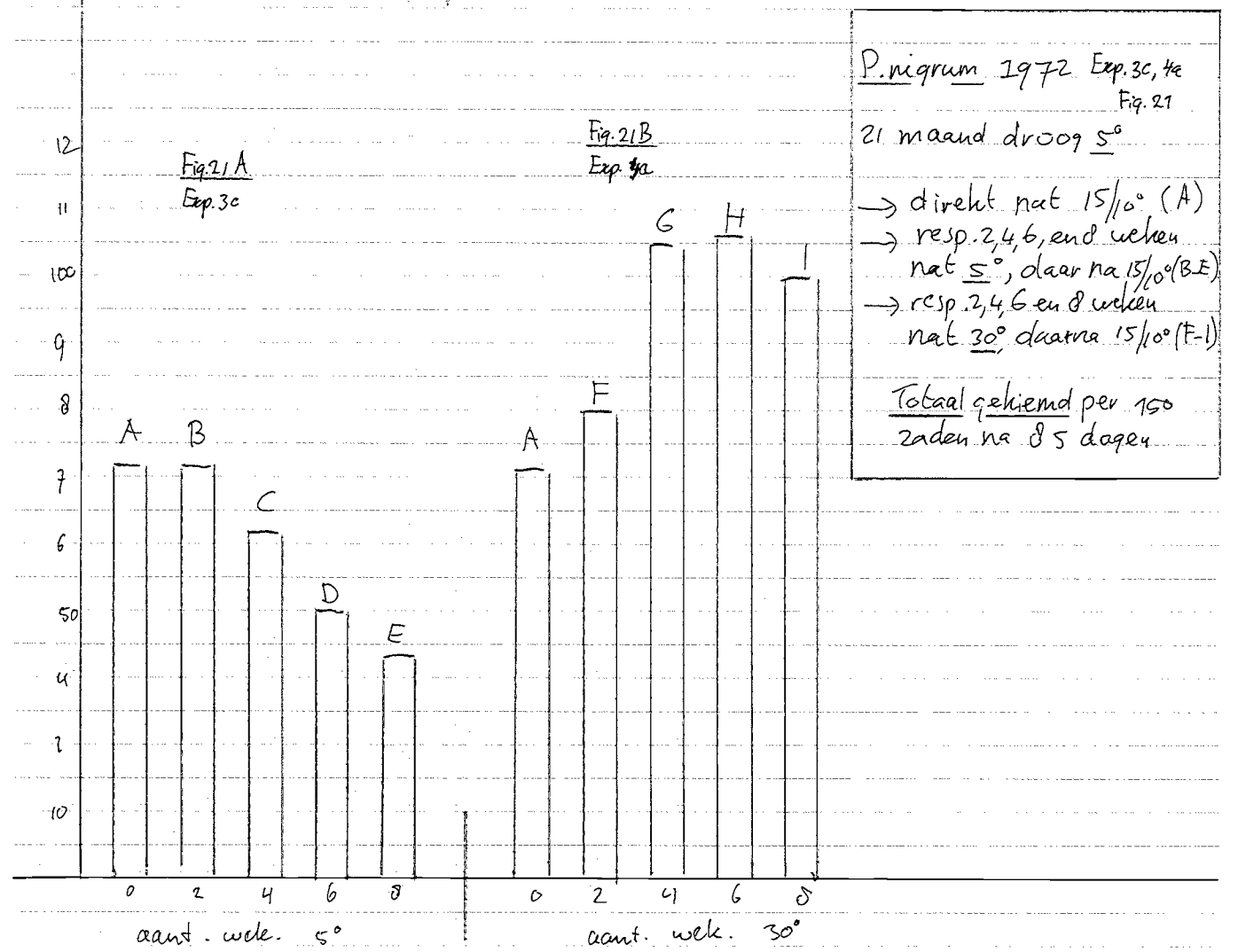

P. spicatum 1972 Exp. 3a Fig. 12
18 maand droog 5°
→ 1 maand nat 5°,
vervolgens naar resp.
10; 15; 15/10; 25/10; en 30/5° nat
(resp. A, B, C, D en E)
Aantal gekiemd
nat 5°
van 5° naar hogere temp.
tijd in dagen
E 30/5°
A 10°
D 25/10°
C 15/10°
B 15°

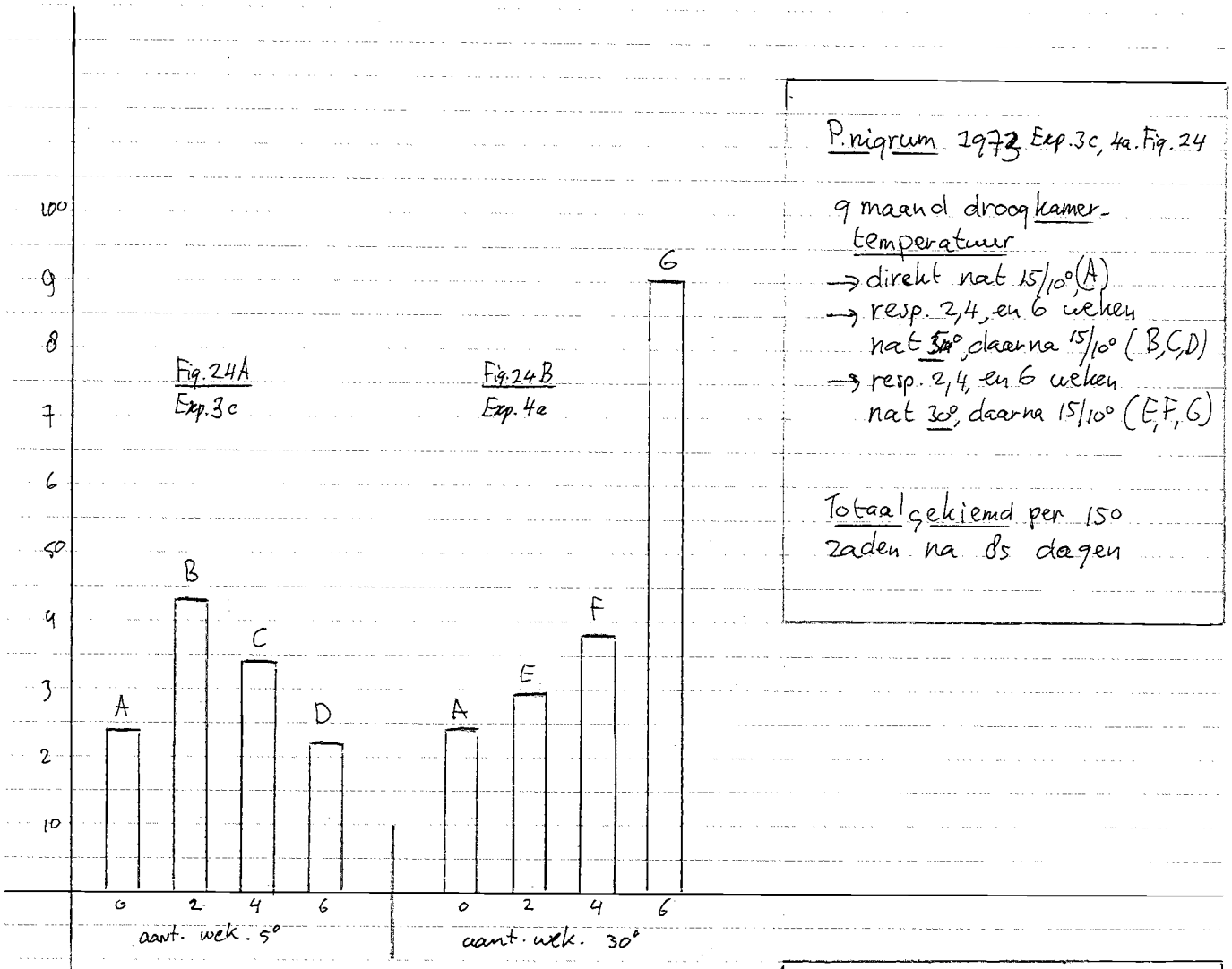
Fig. 17–20

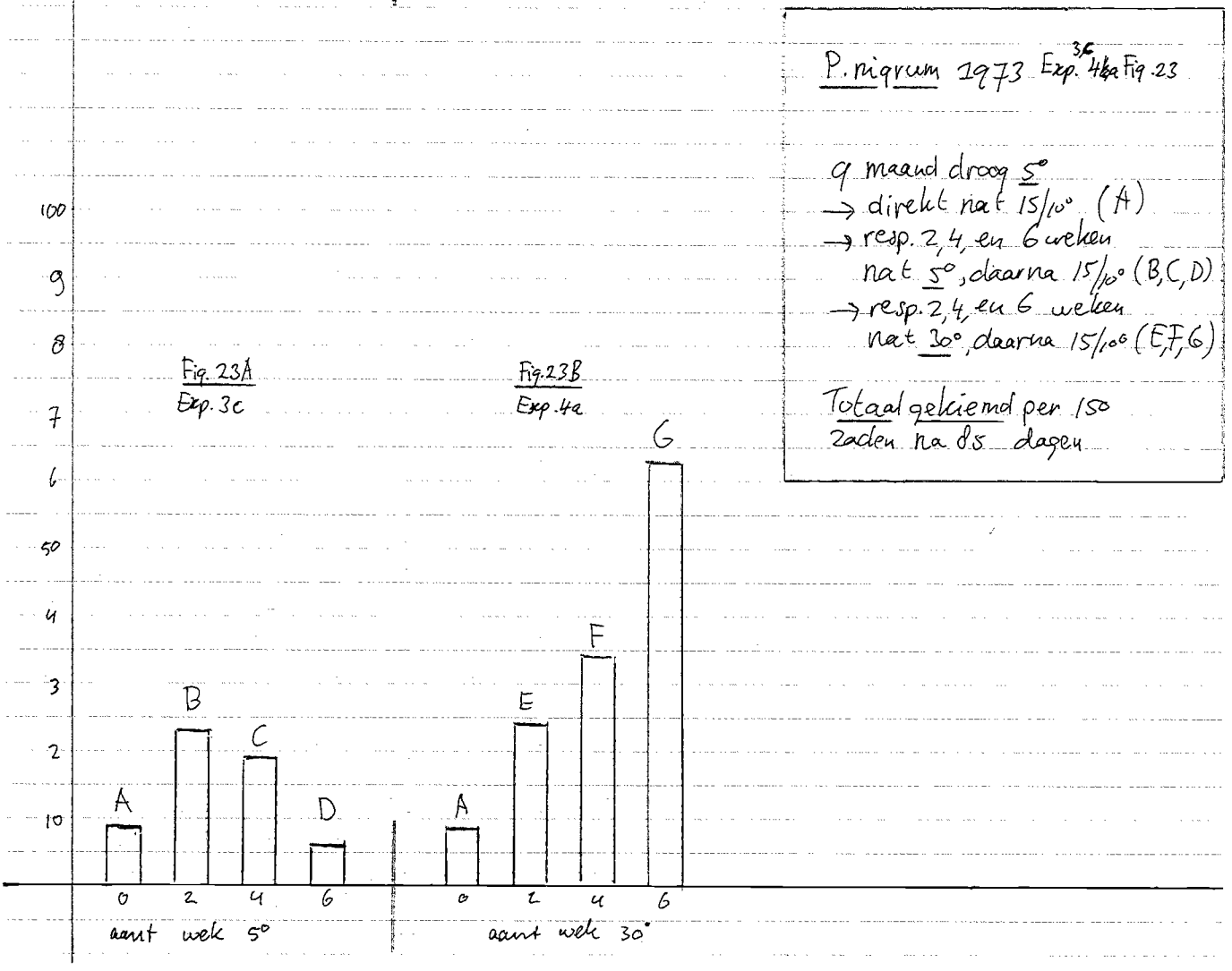

Exp. 4a
Fig. 17B
Aantal gekiemd
H 6 weken 30°
4 weken 30°
G
8 weken 30°
I
F 2 weken 30°
direkt 15/10°
A
P. nigrum 1972
21 maand droog 5°
→ nat 15/10°;
→ resp. 2,4,6 en 8 weken nat 30°, daarna 15/10°
Exp. 4a
Fig. 18B
F 4 weken 30°
G 6 weken 30°
2 weken 30°
E
direkt 15/10
A
P. spicatum 1972
21 maand droog 5°
→ nat 15/10°;
→ resp. 2,4 en 6 weken nat 30°, daarna 15/10°
Exp. 3c
Fig. 17A
Aantal gekiemd
A direkt 15/10
B 2 weken 5°
C 4 weken 5°
D 6 weken 5°
E 8
P. nigrum 1972
21 maand droog 5°
→ nat 15/10°;
→ resp. 2,4,6 en 8 weken nat 5°, daarna 15/10
B→15/10 C→15/10 D→15/10 E→15/10
tijd in dagen →
Exp. 3c
Fig. 18A
C 4 weken 5°
2 weken 5°
B
direkt 15/10°
A
6 weken 5°
D
P. spicatum 1972
21 maand droog 5°
→ nat 15/10°;
→ resp. 2,4 en 6 weken nat 5°, daarna 15/10°
B→15/10 C→15/10 D→15/10
tijd in dagen →

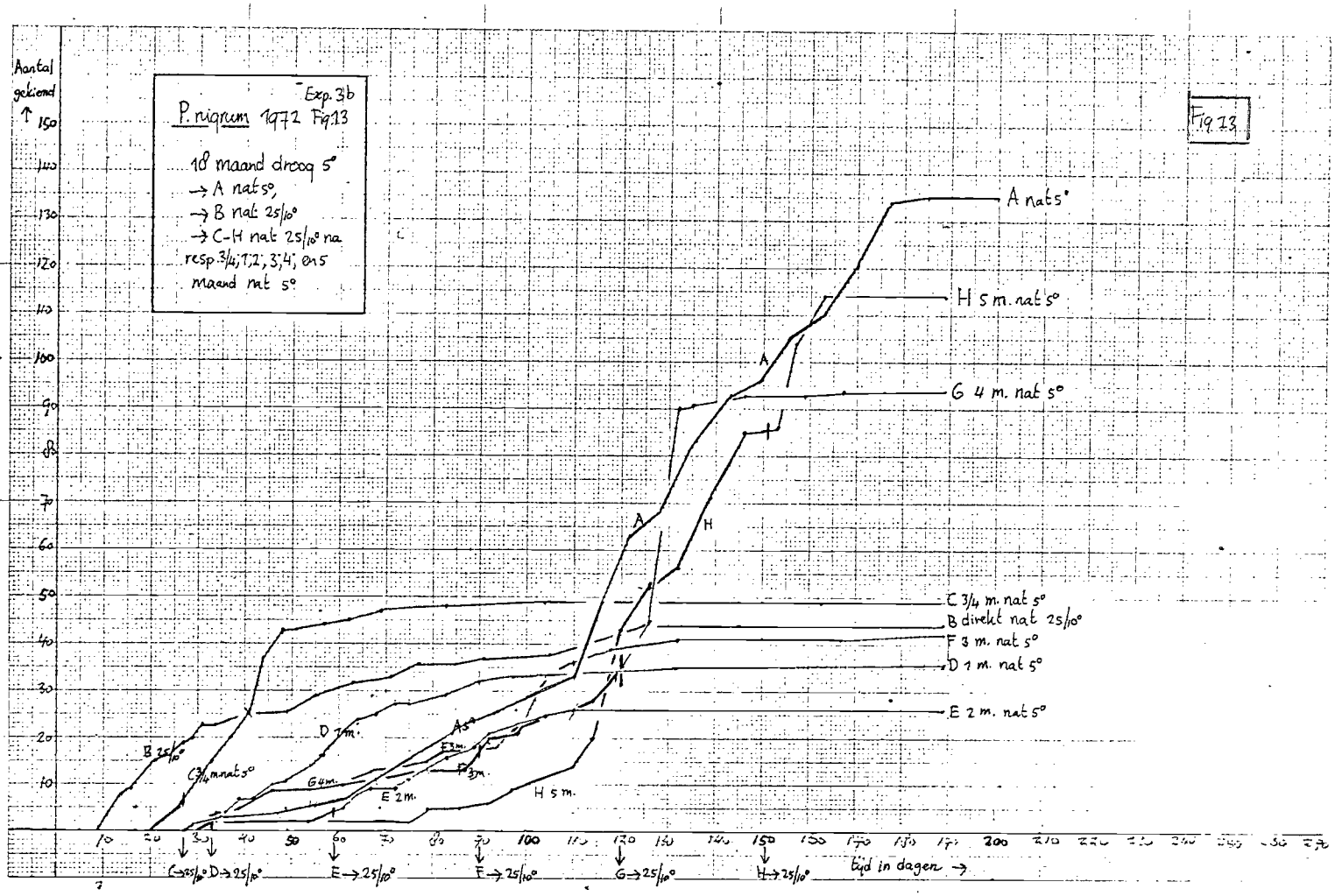

Exp. 4a
Fig. 19B
Aantal gekiemd
P. nigrum 1973
9 maand droog 5°
→ nat 15/10°;
→ resp. 2,4 en 6 weken nat 30°, daarna 15/10°
G 6 weken 30°
4 weken 30°
F
2 weken 30°
E
A
direkt 15/10°
E→15/10 F→15/10 G→15/10
Exp. 4a
Fig. 20B
G 6 weken 30°
F 4 weken 30°
E 2 weken 30°
A direkt 15/10°
P. nigrum 1973
9 maand droog kamertemp.
→ nat 15/10°;
→ resp 2,4 en 6 weken nat 30°, daarna 15/10°
E→15/10 F→15/10 G→15/10
Exp. 3c
Fig. 19A
Aantal gekiemd
P. nigrum 1973
9 maand droog 5°
→ nat 15/10°;
→ resp. 2,4, en 6 weken nat 5°, daarna 15/10°
B 2 weken 5°
C 4 weken 5°
A direkt 15/10°
D 6 weken 5°
B→15/10 C→15/10 D→15/10
tijd in dagen →
Exp. 3c
Fig. 20A
B 2 weken 5°
C 4 weken 5°
A direkt 15/10
D 6 weken 5°
P. nigrum 1973
9 maand droog kamertemp.
→ nat 15/10°;
→ resp. 2,4 en 6 weken nat 5°, daarna 15/10
B→15/10 C→15/10 D→15/10
tijd in dagen →

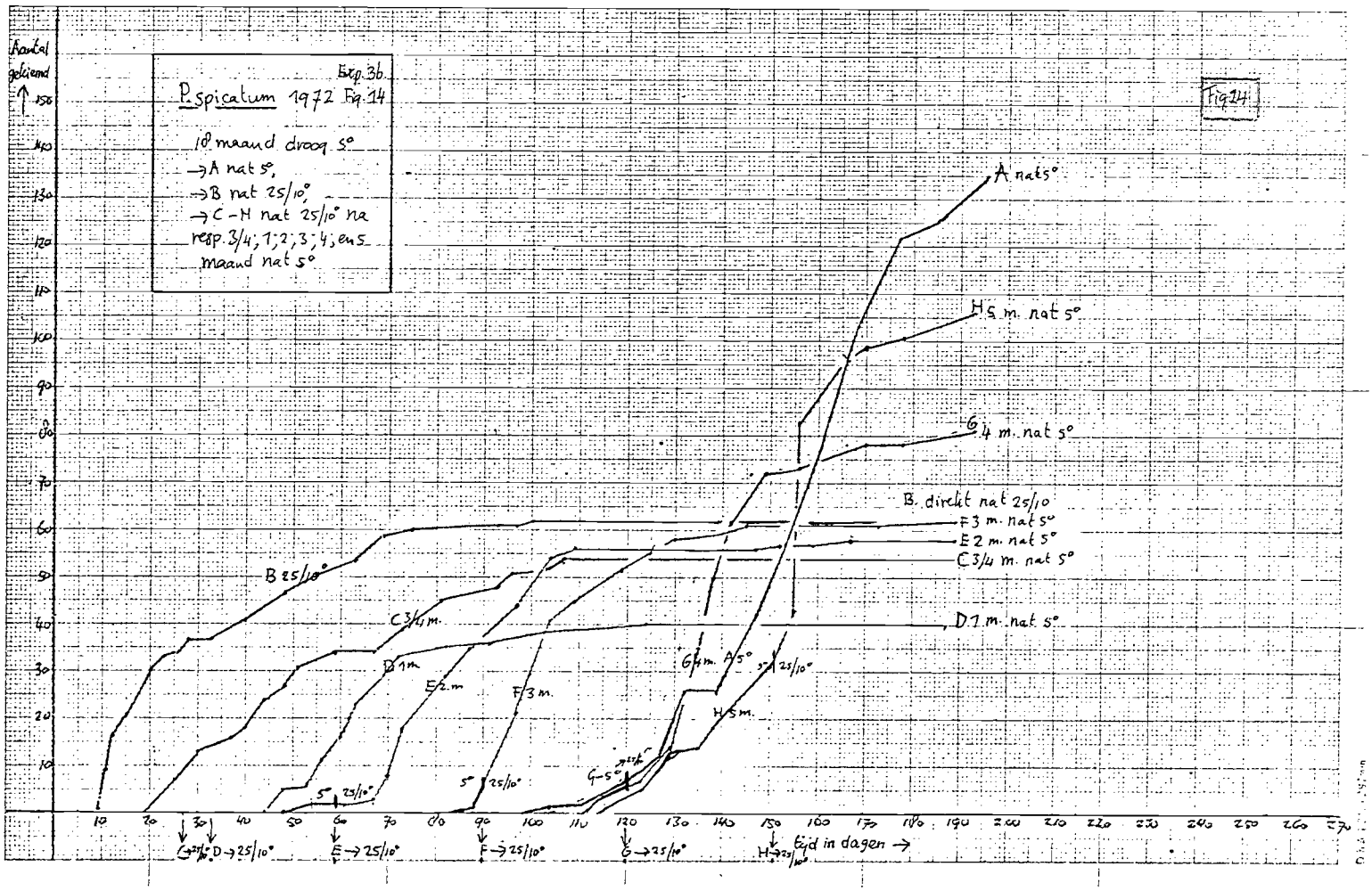

P. spicatum 1972 Exp.3c,4a
Fig.22
21 maand droog 5°
→ direkt nat 15/10° (A)
→ resp. 2, 4, en 6 weken nat 5°, daarna 15/10° (B,C,D)
→ resp. 2, 4, en 6 weken nat 30°, daarna 15/10° (E,F,G)
Totaal gekiemd per 150 zaden na 15 dagen
Fig. 22A
Exp. 3c.
Fig. 22B
Exp. 4a
A
B
C
D
A
E
F
G
0 2 4 6
aant. week. 5°
0 2 4 6
aant. week. 30°


P. nigrum 1972 Exp.3c, 4a
Fig. 21
21 maand droog 5°
→ direkt nat 15/10° (A)
→ resp. 2, 4, 6, en 8 weken nat 5°, daar na 15/10° (B-E)
→ resp. 2, 4, 6 en 8 weken nat 30°, daarna 15/10° (F-I)
Totaal gekiemd per 150 zaden na 15 dagen
Fig. 21A
Exp. 3c
Fig. 21B
Exp. 4a
A
B
C
D
E
A
F
G
H
I
0 2 4 6 8
aant. week. 5°
0 2 4 6 8
aant. week. 30°


P. nigrum 1973 Exp. 3c, 4a. Fig. 24
9 maand droog kamer-temperatuur
→ direkt nat 15/10° (A)
→ resp. 2, 4, en 6 weken nat 5°, daarna 15/10° (B, C, D)
→ resp. 2, 4, en 6 weken nat 30°, daarna 15/10° (E, F, G)
Totaal gekiemd per 150 zaden na 8s dagen
Fig. 24A
Exp. 3c
Fig. 24B
Exp. 4a
100
9
8
7
6
50
4
3
2
10
A
B
C
D
A
E
F
G
0
2
4
6
0
2
4
6
aant. wek. 5°
aant. wek. 30°


P. nigrum 1973 Exp. 3c, 4a Fig. 23
9 maand droog 5°
→ direkt nat 15/10° (A)
→ resp. 2, 4, en 6 weken nat 5°, daarna 15/10° (B, C, D)
→ resp. 2, 4, en 6 weken nat 30°, daarna 15/10° (E, F, G)
Totaal gekiemd per 150 zaden na 8s dagen
Fig. 23A
Exp. 3c
Fig. 23B
Exp. 4a
100
9
8
7
6
50
4
3
2
10
A
B
C
D
A
E
F
G
0
2
4
6
0
2
4
6
aant wek 5°
aant wek 30°


Exp. 3b
P. nigrum 1972 Fig 13
18 maand droog 5°
→ A nat 5°,
→ B nat 25/10°
→ C-H nat 25/10° na resp. 3/4; 1; 2; 3; 4; en 5 maand nat 5°
Fig 13
Aantal geliemd
A nat 5°
H 5 m. nat 5°
G 4 m. nat 5°
C 3/4 m. nat 5°
B direkt nat 25/10°
F 3 m. nat 5°
D 1 m. nat 5°
E 2 m. nat 5°
B 25/10°
C 3/4 m nat 5°
D 1 m.
G 4 m.
E 2 m.
H 5 m.
C→25/10° D→25/10°
E→25/10°
F→25/10°
G→25/10°
H→25/10°
tijd in dagen →


Exp. 3b
P. spicatum 1972 Fig 14
18 maand droog 5°
→ A nat 5°,
→ B nat 25/10°,
→ C-H nat 25/10° na resp. 3/4; 1; 2; 3; 4; en 5 maand nat 5°
Fig 14
Aantal geliemd
A nat 5°
H 5 m. nat 5°
G 4 m. nat 5°
B. direkt nat 25/10
F 3 m. nat 5°
E 2 m. nat 5°
C 3/4 m. nat 5°
D 1 m. nat 5°
B 25/10°
C 3/4 m.
D 1 m.
E 2 m.
F 3 m.
G 4 m.
H 5 m.
C→25/10° D→25/10°
E→25/10°
F→25/10°
G→25/10°
H→25/10°
tijd in dagen →

P. nigrum 1972 Exp. 3b
Fig. 15

18 maand droog 5°

totaal gekiemd per 150 zaden na 185 dagen, resp:
A nat 5°
B nat 25/10°
C – H nat 25/10 na resp. 3/4; 1; 2; 3; 4; en 5 maand nat 5°
(zie fig. 13)

P. spicatum 1972 Exp. 3b
Fig. 16

idem als fig. 15

zie ook fig. 14

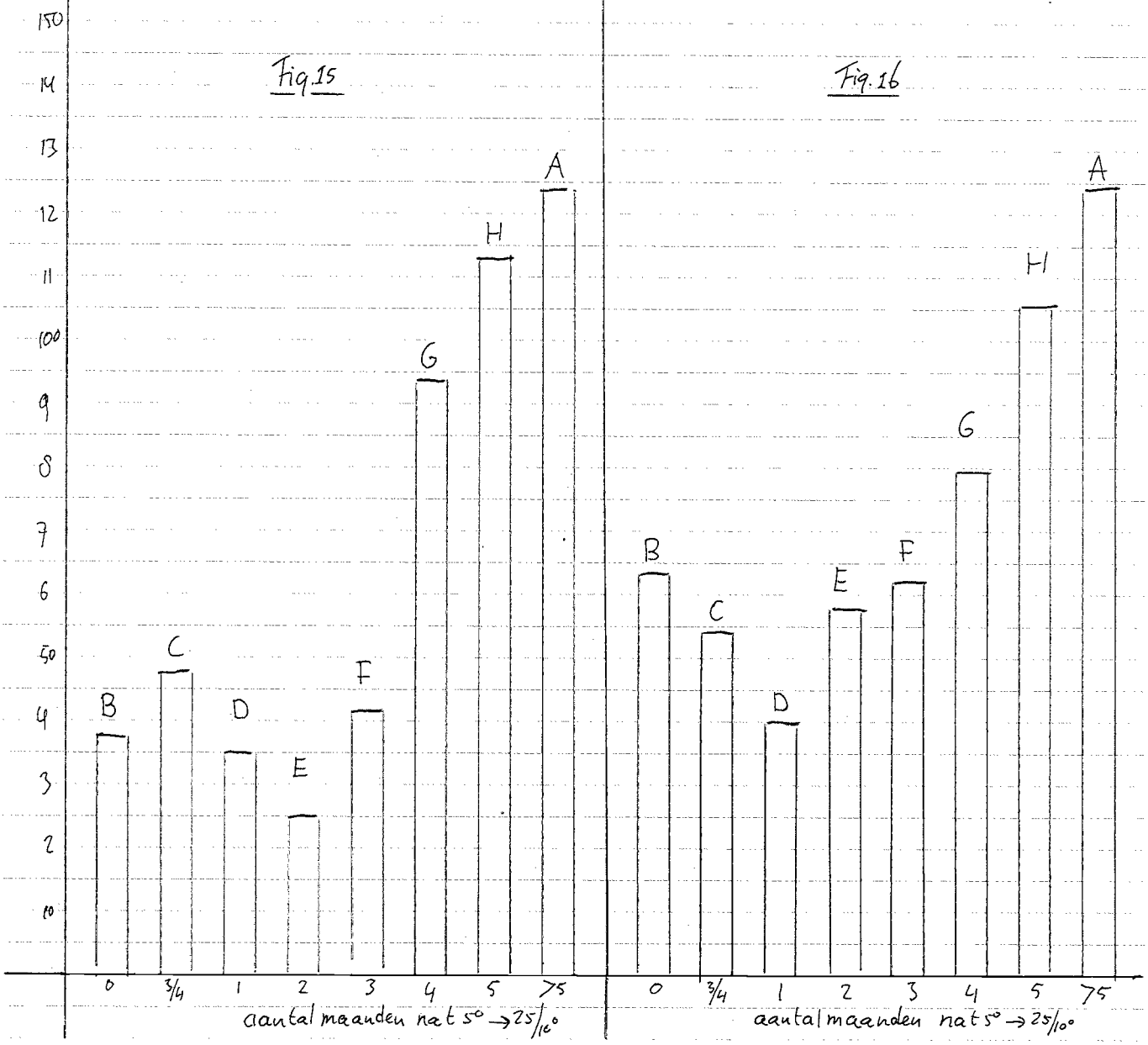


Fig. 26

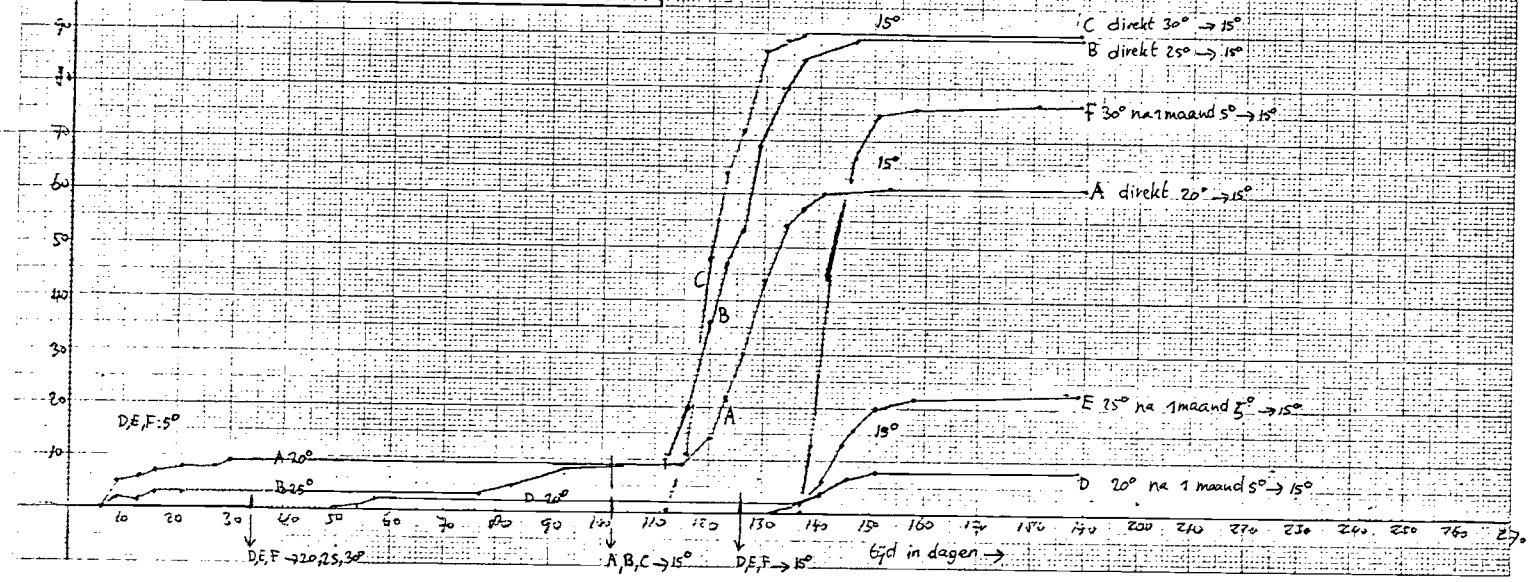
P. spicatum 1972 Exp. 4b Fig. 26

18 maand droog 5°

→ direkt naar resp. 20, 25, en 30° nat (A, B en C)

→ 1 maand nat 5°, daarna resp. 20, 25, en 30° nat (resp. D, E, en F)

na ± 100/130 dagen over naar 15°



P. nigrum 1972 Exp. 4b Fig

18 maand droog 5°

→ direkt naar resp. nat 20, 25, en 30° (A

→ 1 maand nat 5°, daarna resp nat 20, en 30° (resp. D, E, en F)

na ± 100/130 dagen over naar 15°

C na 183 dagen afwisselend 5° en 15°

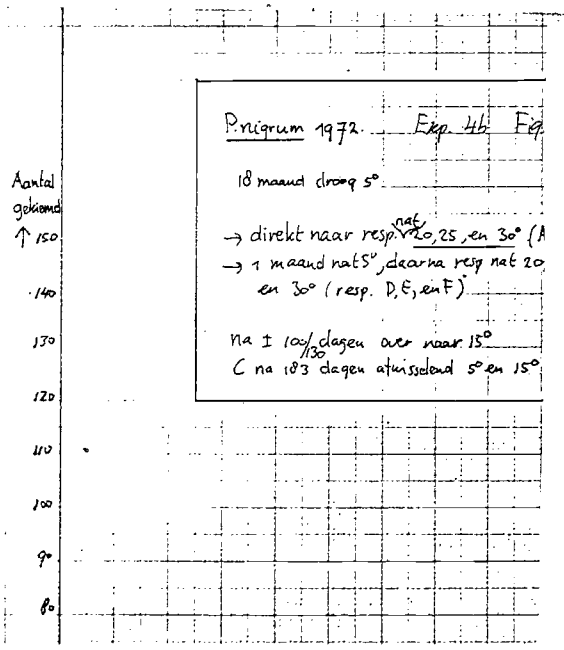
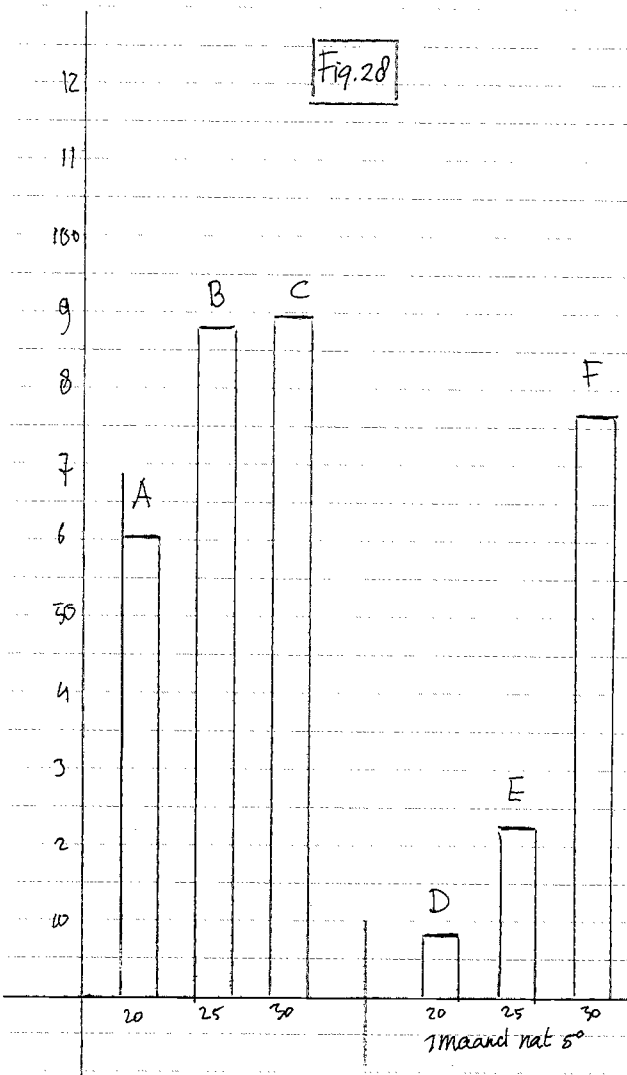


Fig. 25



P. spicatum 1972 Exp. 46 Fig. 28

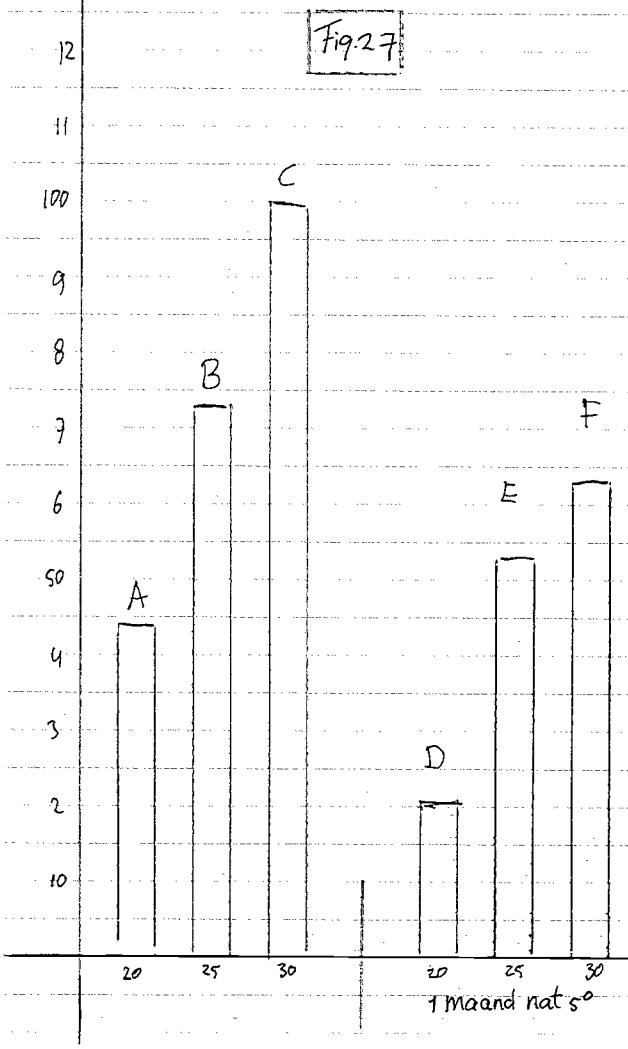
18 maand droog 5°

Totaal aantal gekiemd per 150 zaden na 185 dagen

A, B, C resp. direkt naar 20, 25, en 30°, na ± 100 dagen over naar 15°

D, E, F resp. nat 20, 25, en 30° na 1 maand nat 5°, na ± 100 dagen bij hogere temperatuur over naar 15°

zie ook fig.



P. nigrum 1972 Exp. 46 Fig. 27

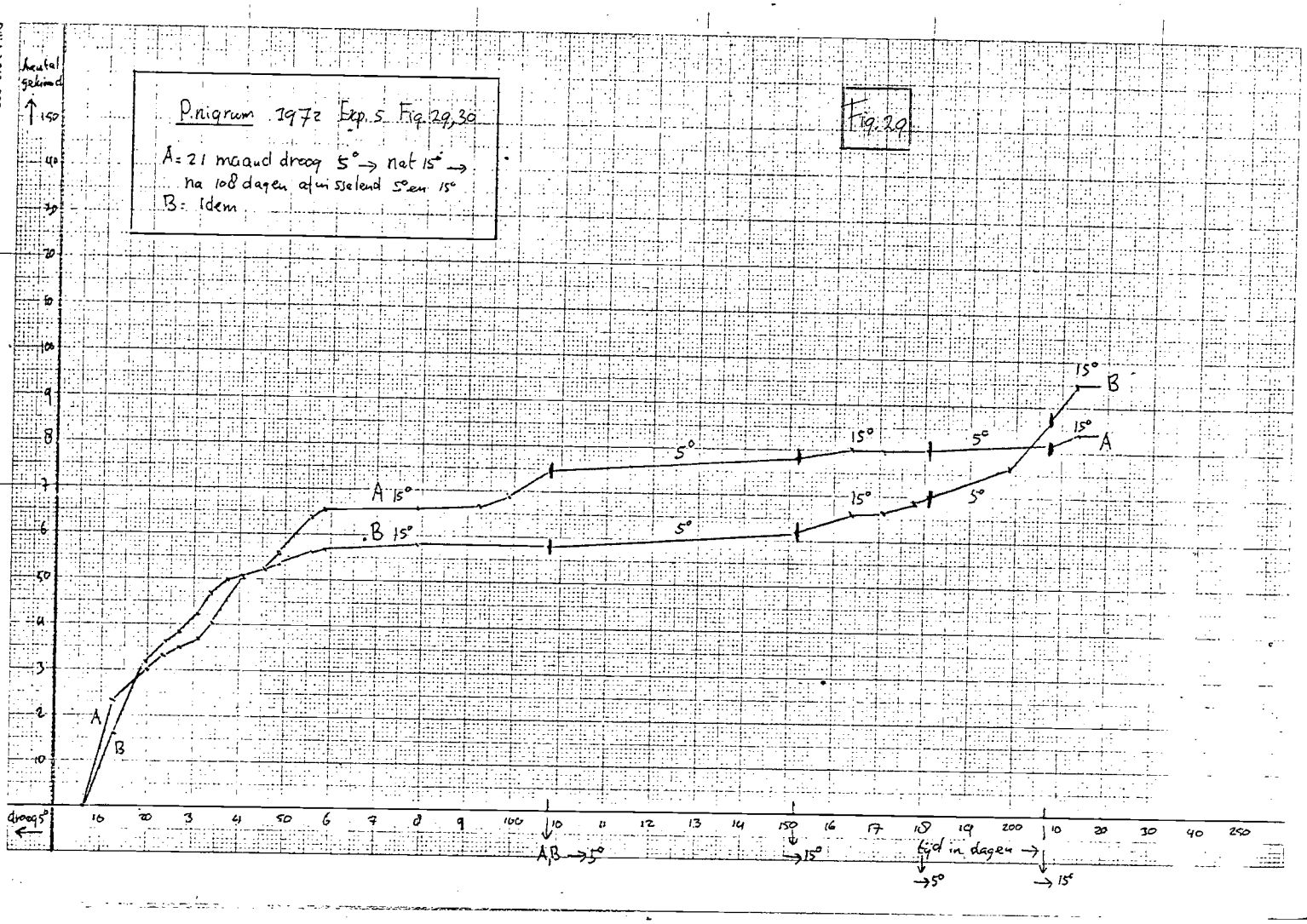
18 maand droog 5°

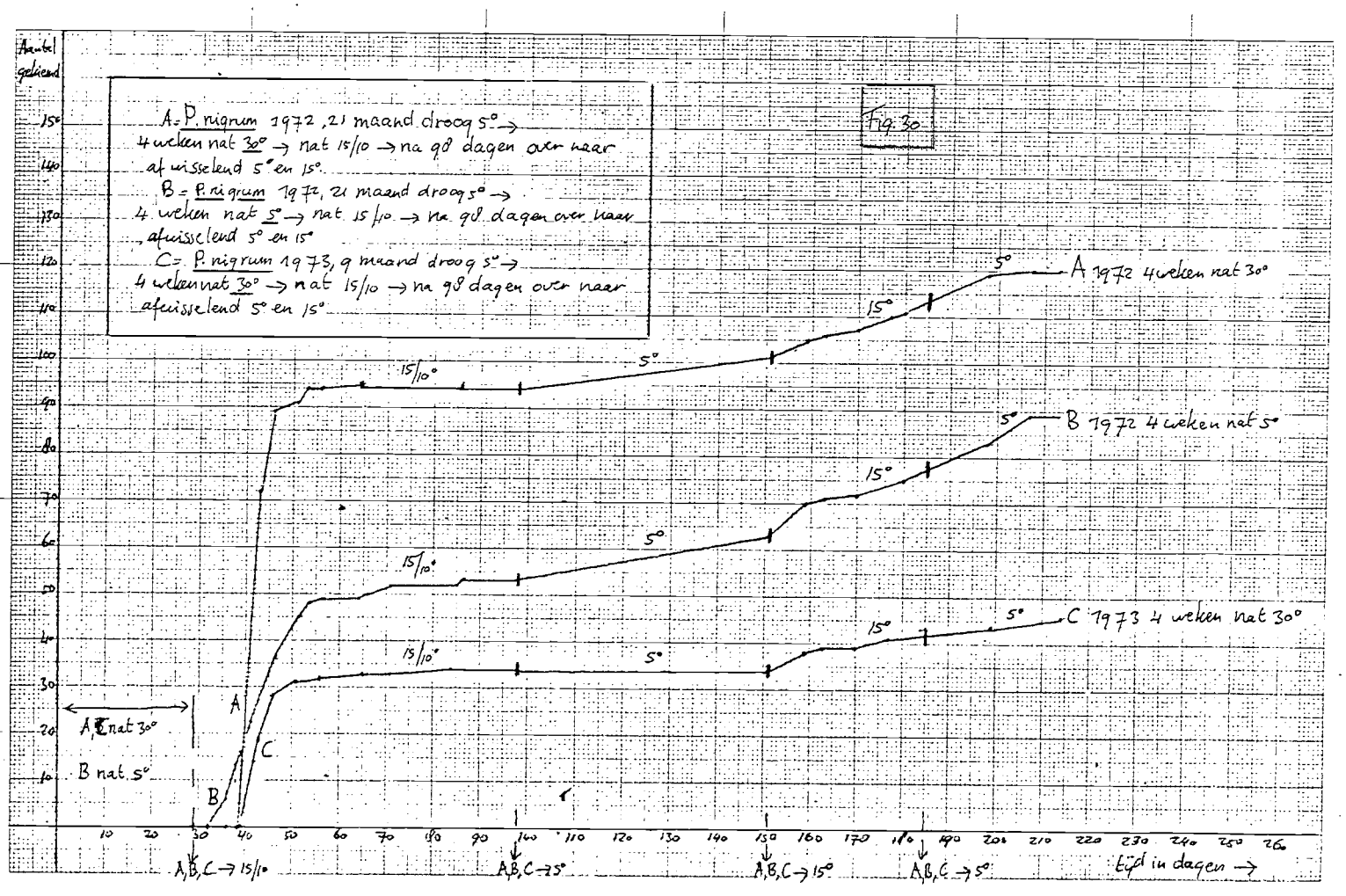
Totaal aantal gekiemd per 150 zaden na 185 dagen

A, B, C als hierboven

D, E, F als hierboven

zie ook fig.


P. nigrum 1972 Exp. 5 Fig. 29, 30
A = 21 maand droog 5° → nat 15° →
na 108 dagen afwisselend 5° en 15°
B = Idem
Fig. 29
Aantal gekiemd
droog 5°
A,B → 5°
→ 15°
tijd in dagen →
→ 5°
→ 15°


A = P. nigrum 1972, 21 maand droog 5° →
4 weken nat 30° → nat 15/10 → na 98 dagen over naar
afwisselend 5° en 15°.
B = P. nigrum 1972, 21 maand droog 5° →
4 weken nat 5° → nat 15/10 → na 98 dagen over naar
afwisselend 5° en 15°
C = P. nigrum 1973, 9 maand droog 5° →
4 weken nat 30° → nat 15/10 → na 98 dagen over naar
afwisselend 5° en 15°
Fig. 30
Aantal gekiemd
A 1972 4 weken nat 30°
B 1972 4 weken nat 5°
C 1973 4 weken nat 30°
15/10°
A, C nat 30°
B nat 5°
A,B,C → 15/10
A,B,C → 5°
A,B,C → 15°
A,B,C → 5°
tijd in dagen →

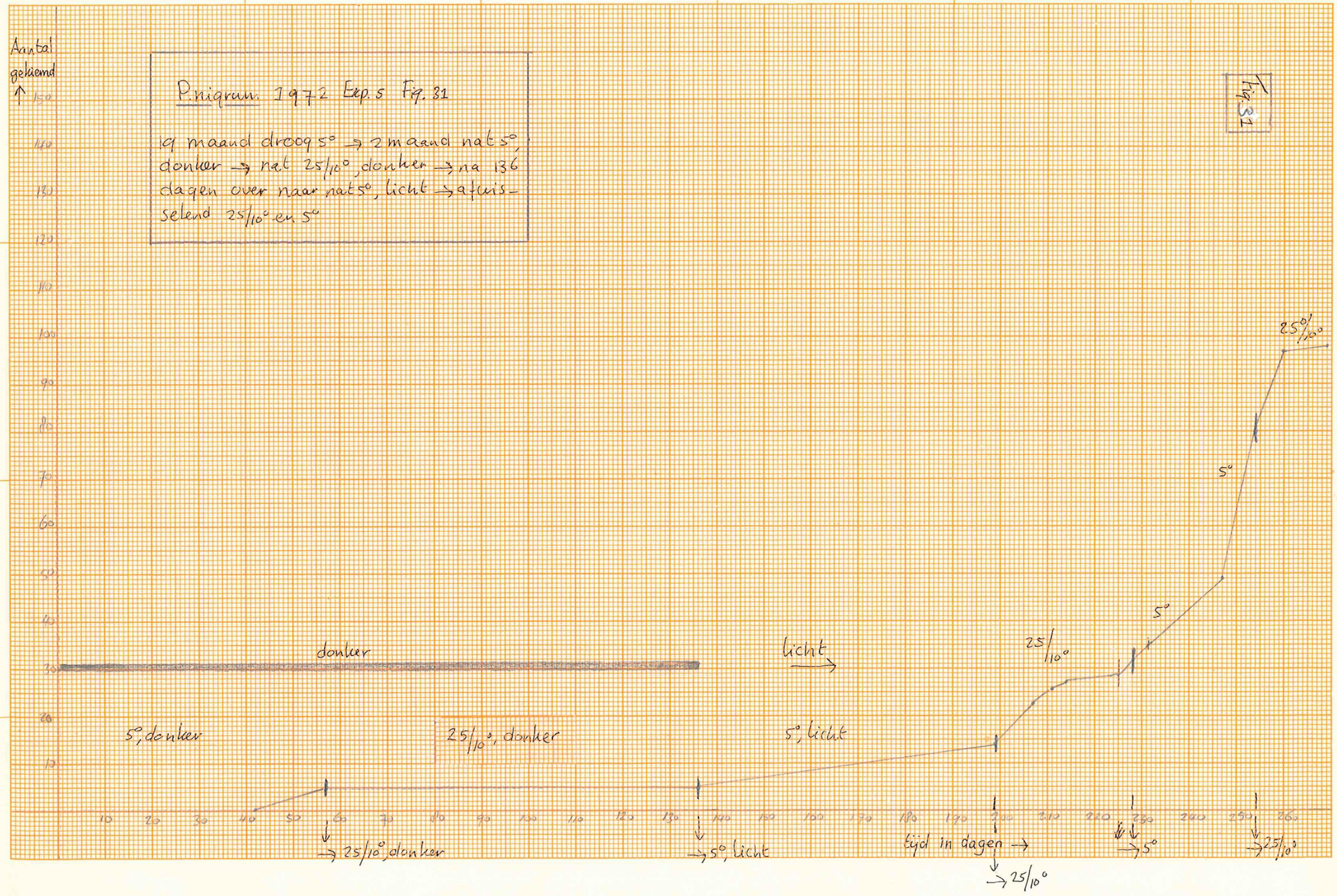

P. nigrum 1972 Exp. 5 Fig. 31
1q maand droog 5° → 2 maand nat 5°, donker → nat 25/10°, donker → na 136 dagen over naar nat 5°, licht → afwisselend 25/10° en 5°
Aantal gekiemd
donker
licht
5°, donker
25/10°, donker
5°, licht
25/10°
5°
25°/10°
→ 25/10°, donker
→ 5°, licht
tijd in dagen →
→ 25/10°
→ 5°
→ 25/10°

Fig 32

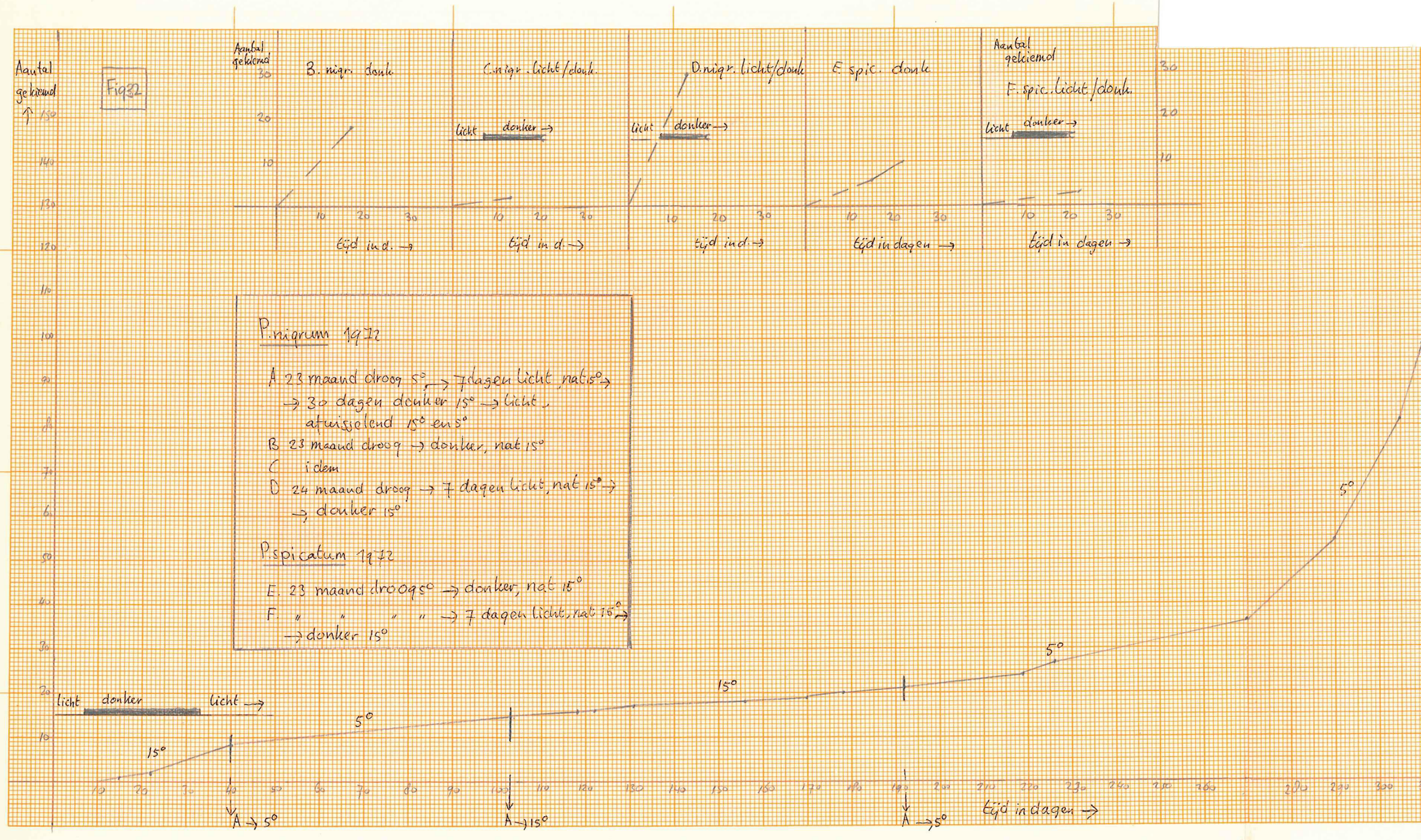
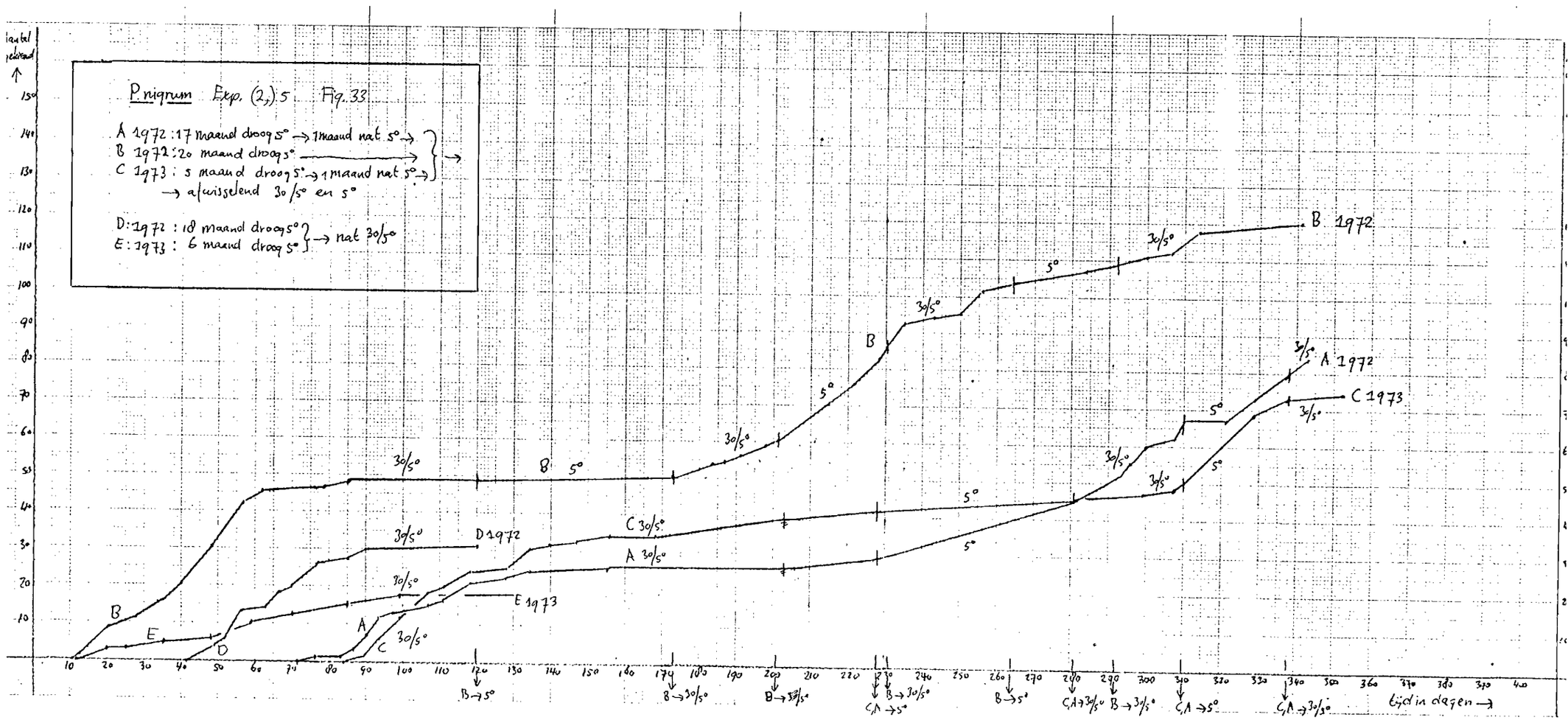
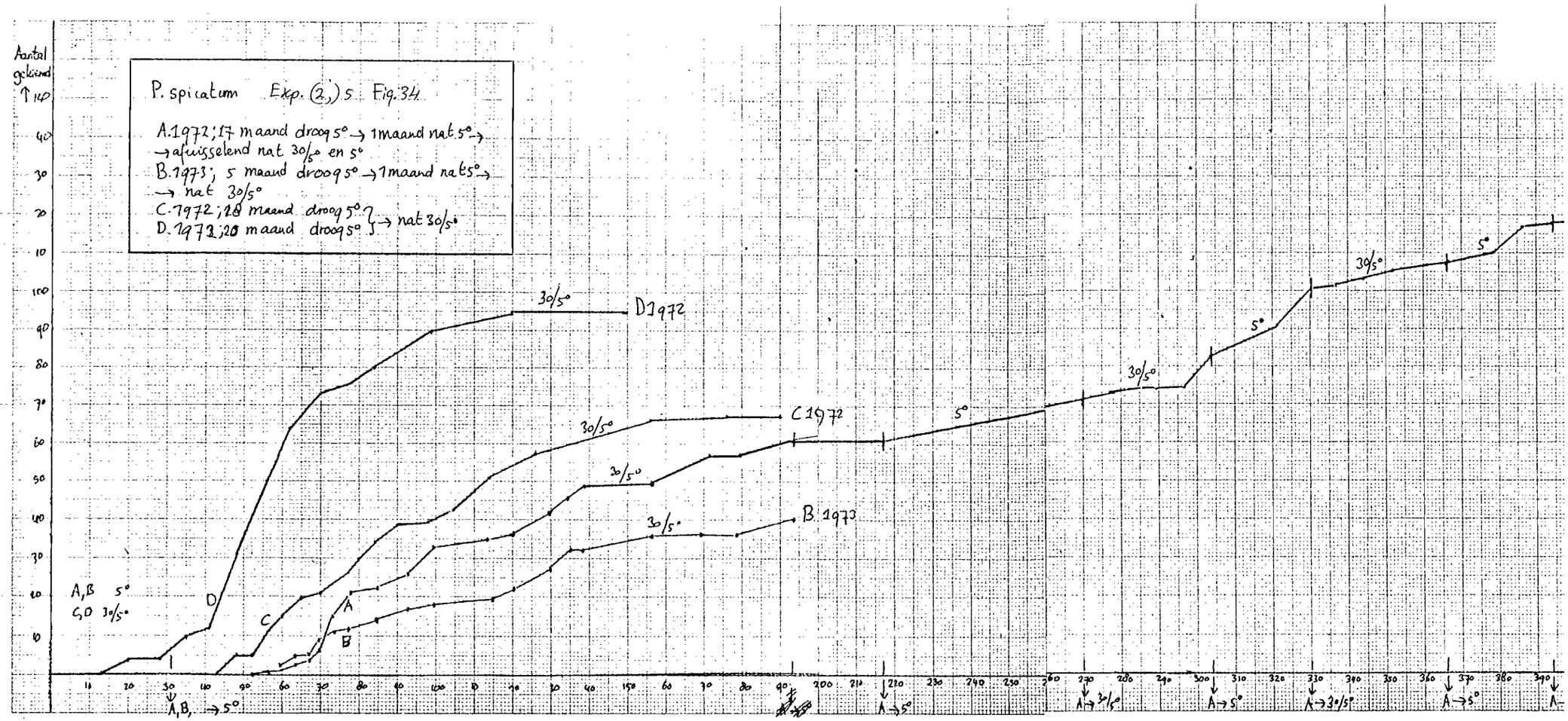
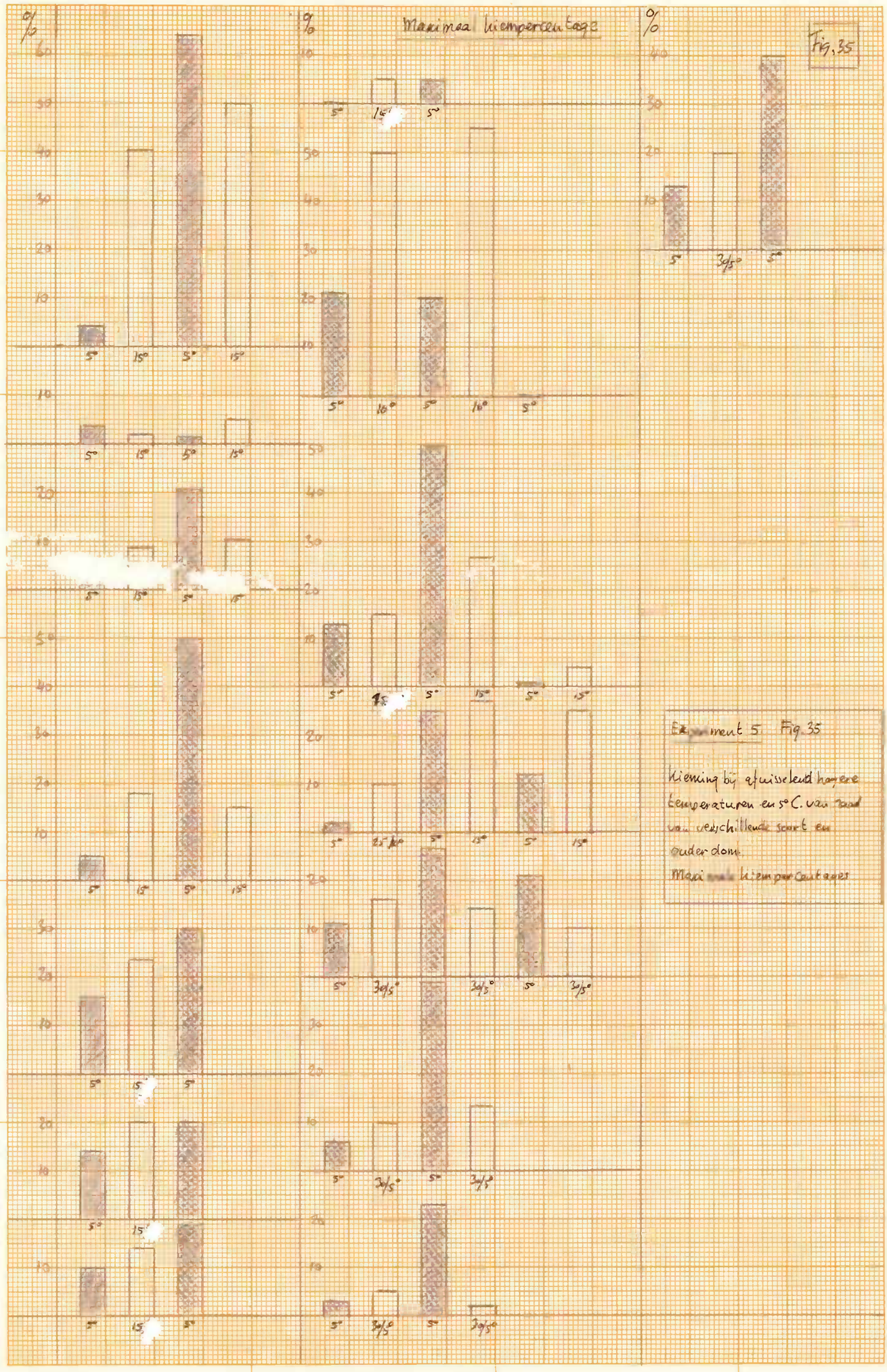

Aantal gekiemd
B. nigr. donk
C. nigr. licht/donk
D. nigr. licht/donk
E. spic. donk
Aantal gekiemd
F. spic. licht/donk
licht donker →
licht donker →
licht donker →
licht donker →
tijd in d. →
tijd in d. →
tijd in d. →
tijd in dagen →
tijd in dagen →
P. nigrum 1972
A 23 maand droog 5° → 7 dagen licht, nat 15° →
→ 30 dagen donker 15° → licht,
afwisselend 15° en 5°
B 23 maand droog → donker, nat 15°
C idem
D 24 maand droog → 7 dagen licht, nat 15° →
→ donker 15°
P. spicatum 1972
E. 23 maand droog 5° → donker, nat 15°
F. " " " " → 7 dagen licht, nat 15° →
→ donker 15°
licht donker licht →
15°
5°
15°
5°
5°
A → 5°
A → 15°
A → 5°
tijd in dagen →

Fig. 33


P. nigrum Exp. (2,) 5 Fig. 33
A 1972 : 17 maand droog 5° → 1 maand nat 5° →
B 1972 : 20 maand droog 5° →
C 1973 : 5 maand droog 5° → 1 maand nat 5° →
→ afwisselend 30/5° en 5°
D : 1972 : 18 maand droog 5°
E : 1973 : 6 maand droog 5°
→ nat 30/5°
aantal gekiemd
Tijd in dagen →
B 1972
A 1972
C 1973
D 1972
E 1973
B → 5°
B → 30/5°
C,A → 5°
C,A → 30/5°


P. spicatum Exp. (2,) 5 Fig. 34
A. 1972; 17 maand droog 5° → 1 maand nat 5° →
→ afwisselend nat 30/5° en 5°
B. 1973; 5 maand droog 5° → 1 maand nat 5° →
→ nat 30/5°
C. 1972; 18 maand droog 5° ? } → nat 30/5°
D. 1972; 20 maand droog 5° ?
Aantal gekiemd
A,B 5°
C,D 30/5°
D 1972
C 1972
B 1972
A
B
C
D
30/5°
5°
A,B, → 5°
A → 5°
A → 30/5°
A → 5°
A → 30/5°
A → 5°
A

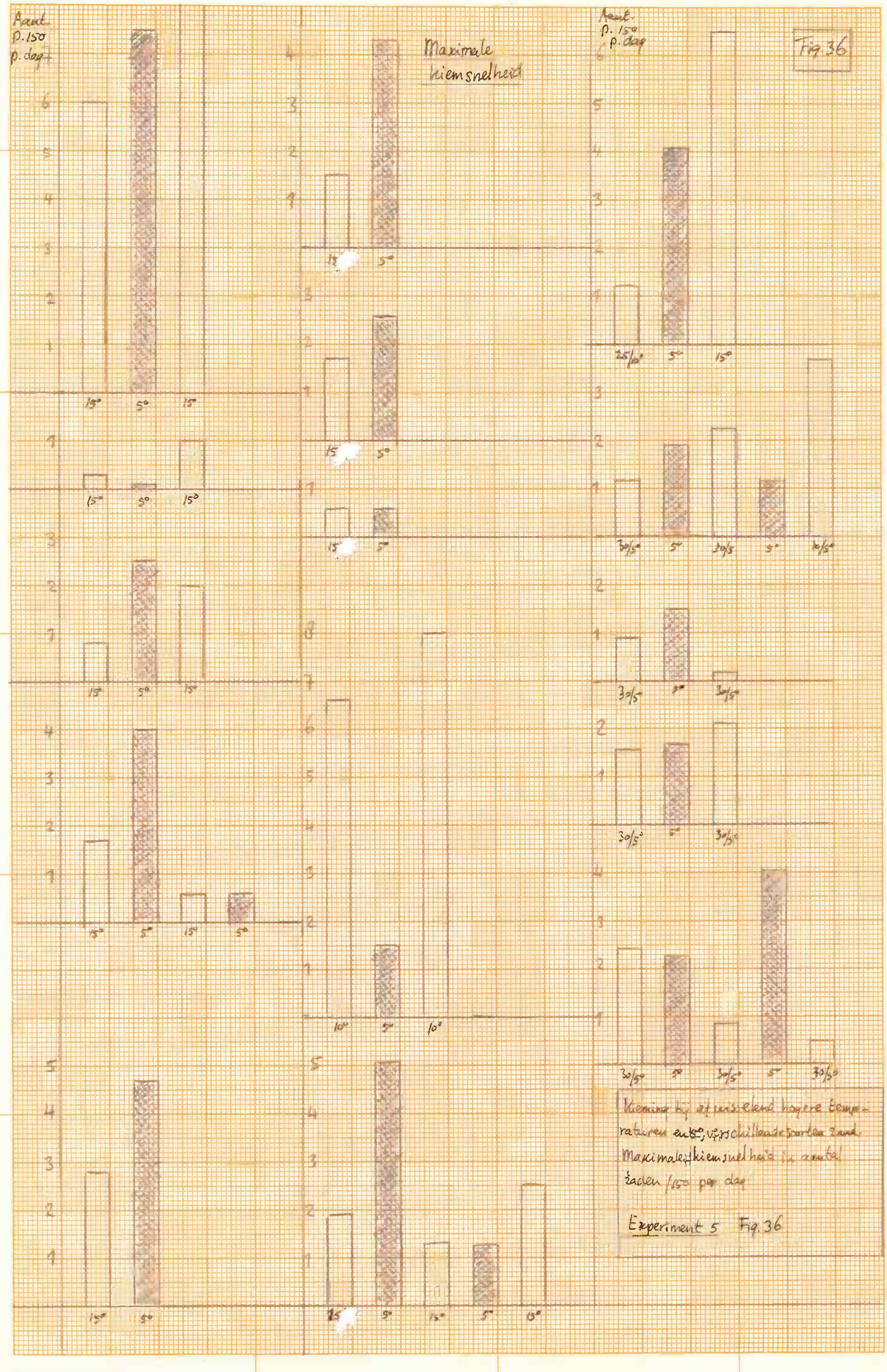


Experiment 5 Fig. 35

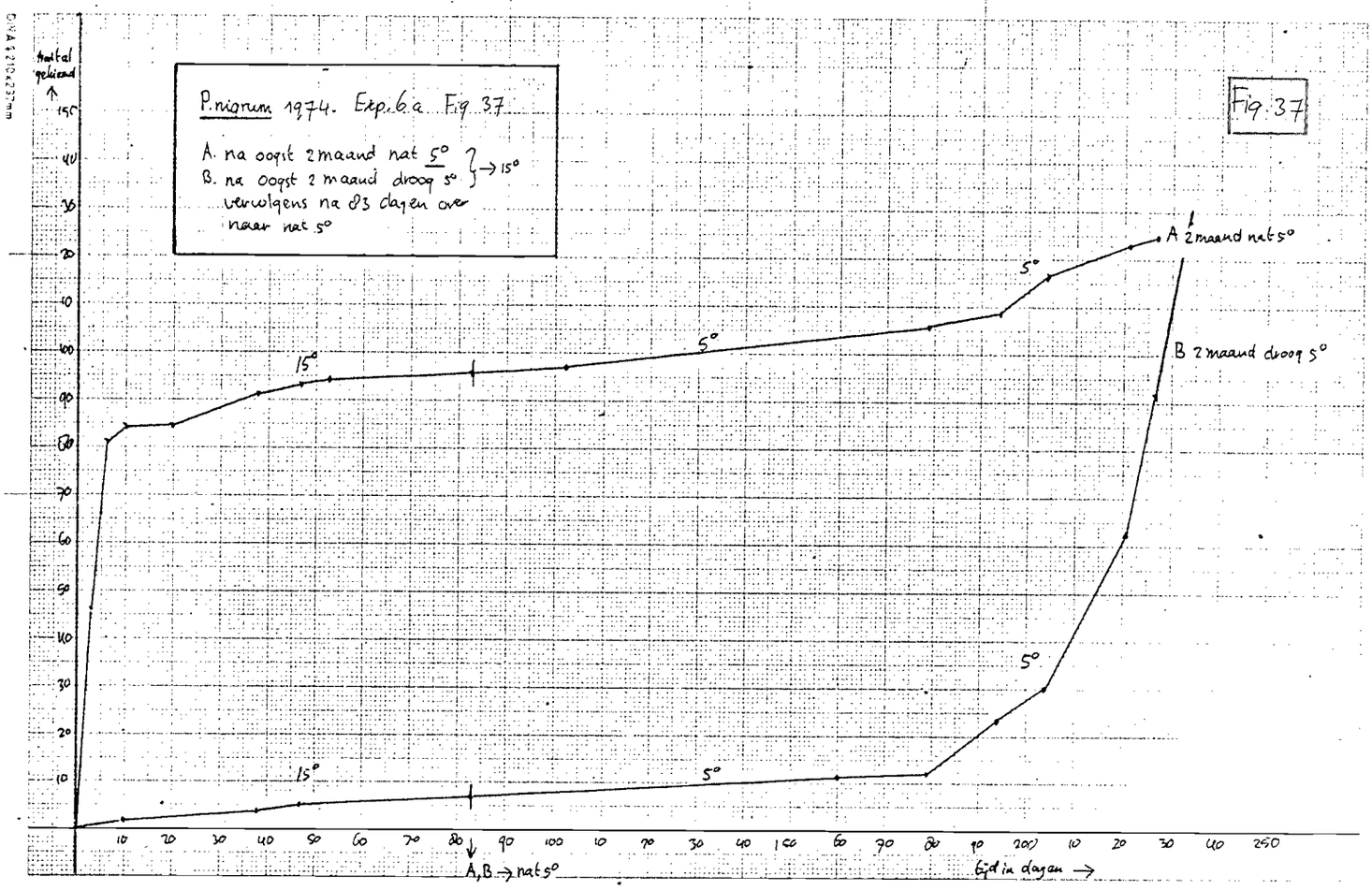
Kiening bij afwisselend hogere temperaturen en 5° C. van zaad van verschillende soort en ouderdom.

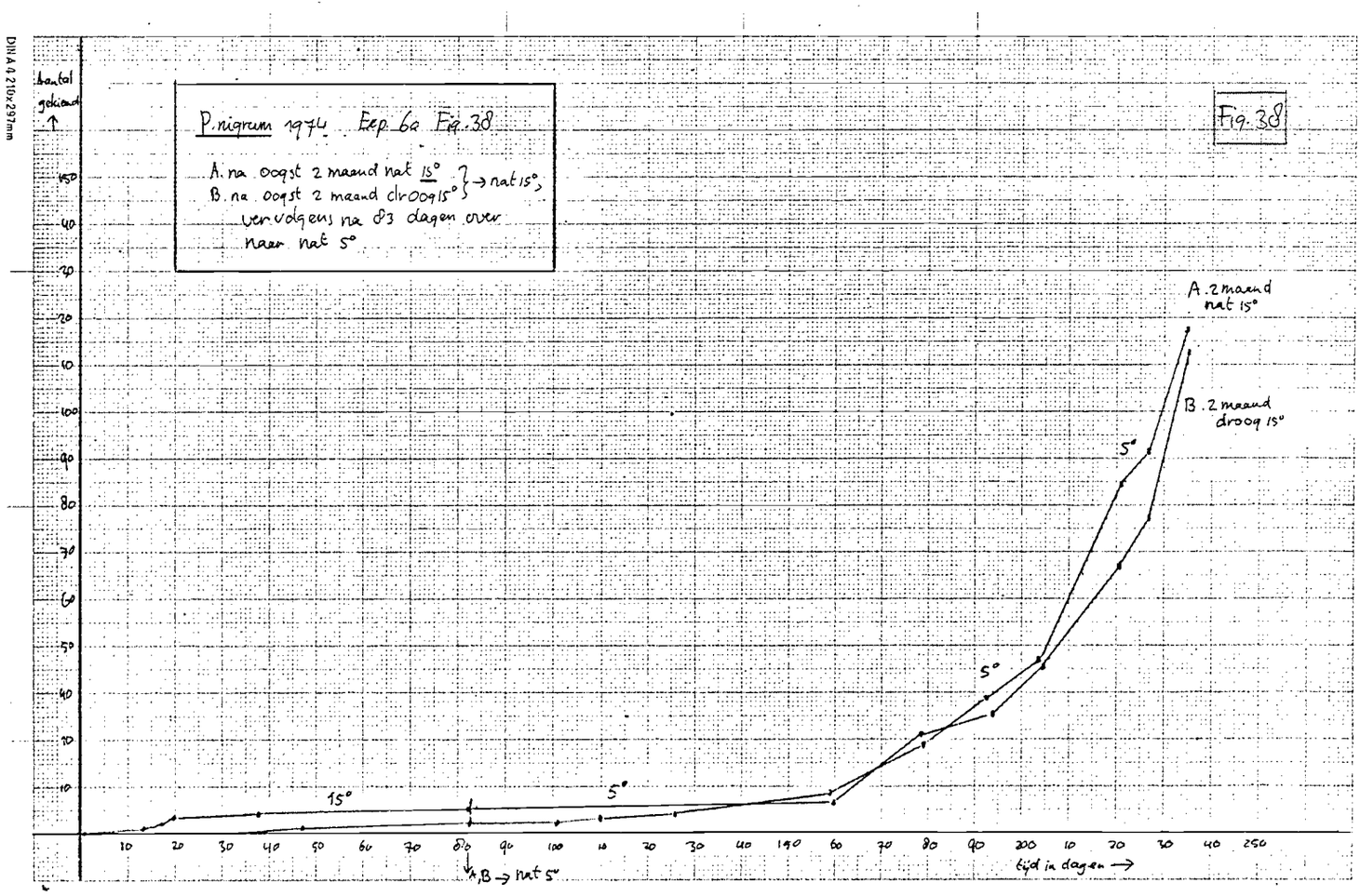
Maximale kiempercentages

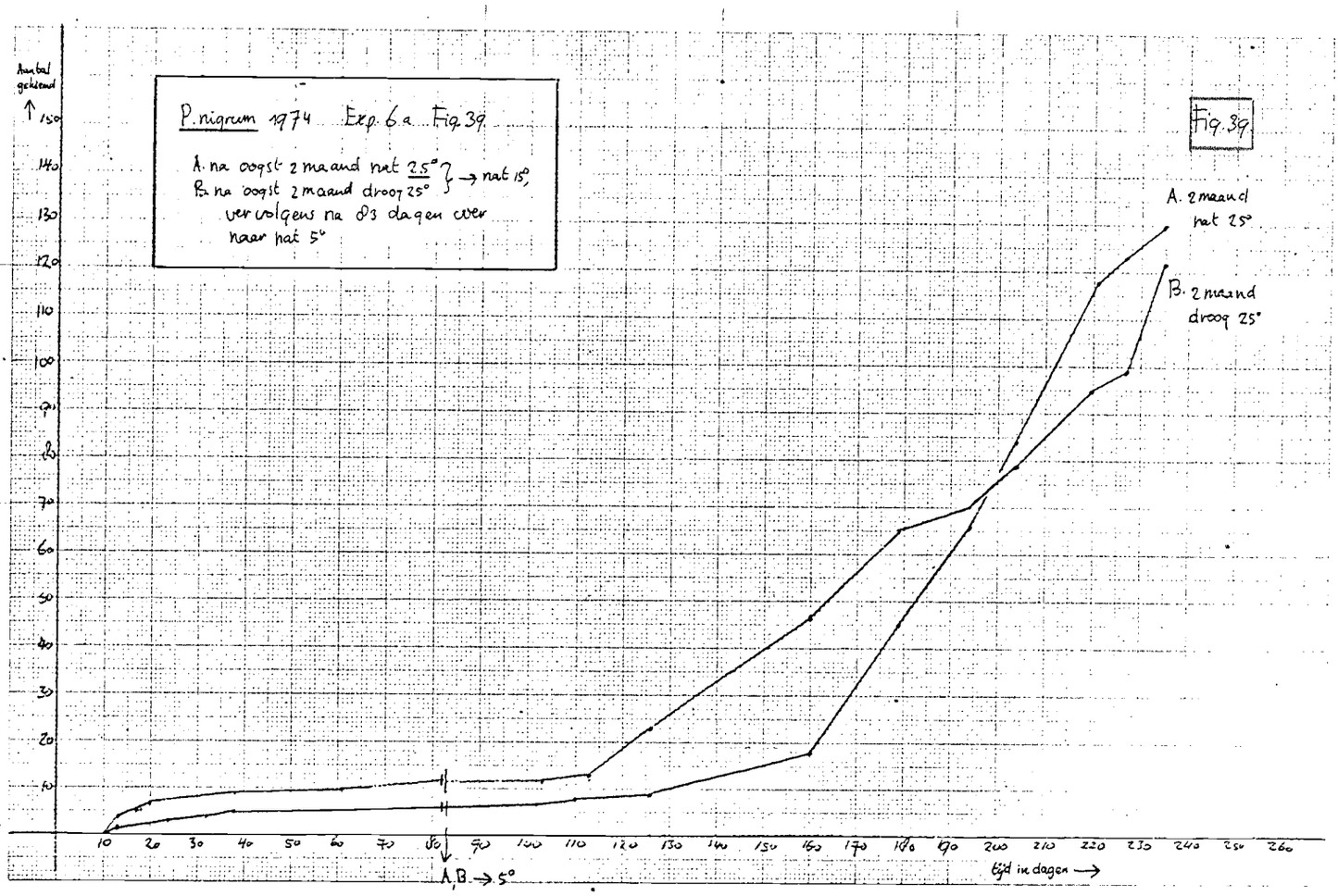
DIN A 4 210x297mm

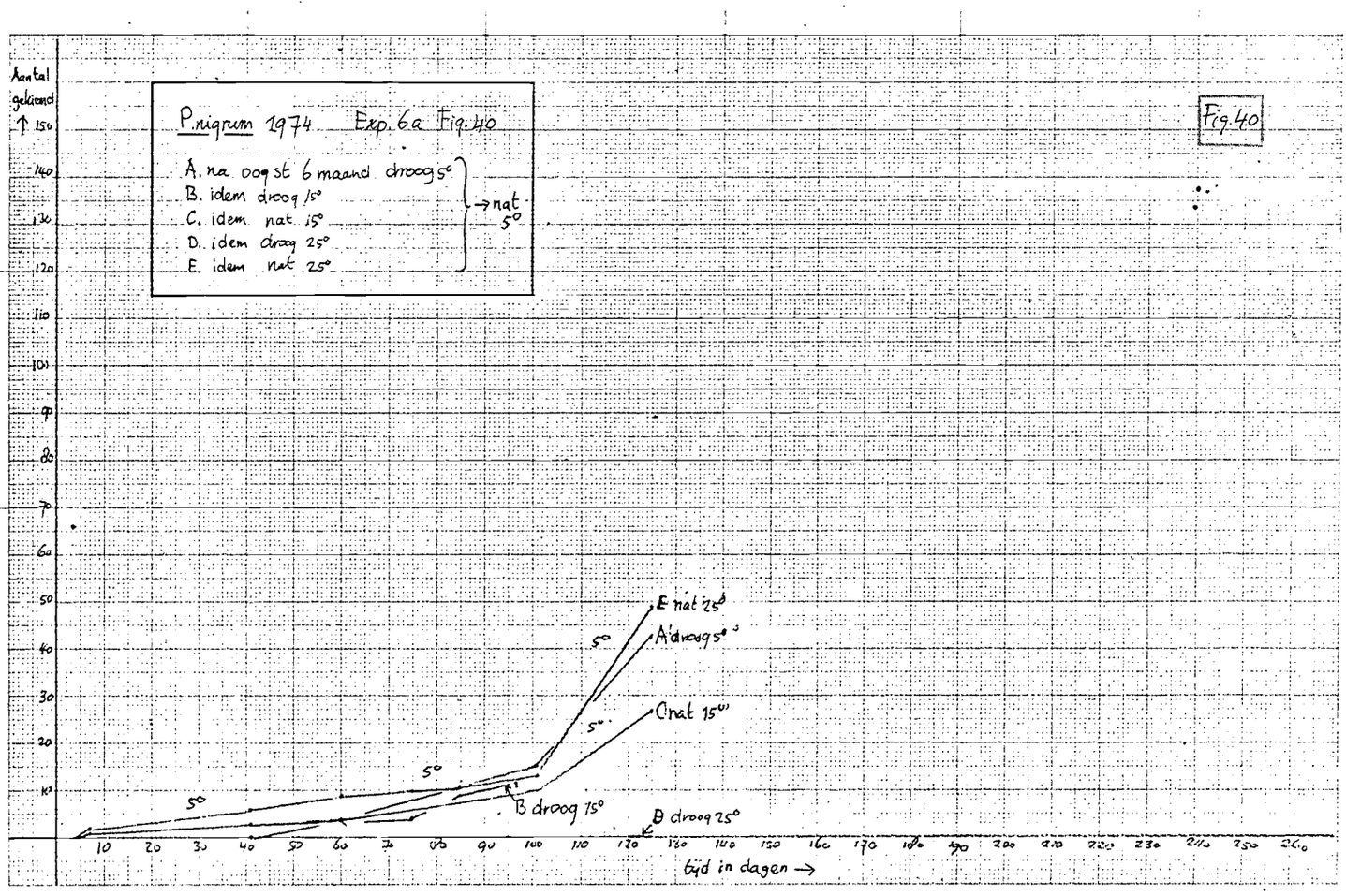


DIN A 4 210x297mm


P.nigrum 1974. Exp. 6a. Fig. 37
A. na oogst 2 maand nat 5°
B. na oogst 2 maand droog 5°
vervolgens na 83 dagen over naar nat 5°
→ 15°
Fig. 37
aantal gekiemd
A 2 maand nat 5°
B 2 maand droog 5°
15°
5°
A,B → nat 5°
tijd in dagen →


P.nigrum 1974. Exp. 6a. Fig. 38
A. na oogst 2 maand nat 15°
B. na oogst 2 maand droog 15°
vervolgens na 83 dagen over naar nat 5°
→ nat 15°
Fig. 38
aantal gekiemd
A. 2 maand nat 15°
B. 2 maand droog 15°
15°
5°
A,B → nat 5°
tijd in dagen →


P. nigrum 1974 Exp. 6a Fig. 39
A. na oogst 2 maand nat 25° } → nat 15°
B. na oogst 2 maand droog 25°
vervolgens na 83 dagen over naar nat 5°
Fig. 39
A. 2 maand nat 25°
B. 2 maand droog 25°
Aantal gekiemd
tijd in dagen →
A, B → 5°


P. nigrum 1974 Exp. 6a Fig. 40
A. na oogst 6 maand droog 5°
B. idem droog 15°
C. idem nat 15°
D. idem droog 25°
E. idem nat 25°
→ nat 5°
Fig. 40
E nat 25°
A droog 5°
C nat 15°
B droog 15°
D droog 25°
5°
Aantal gekiemd
tijd in dagen →

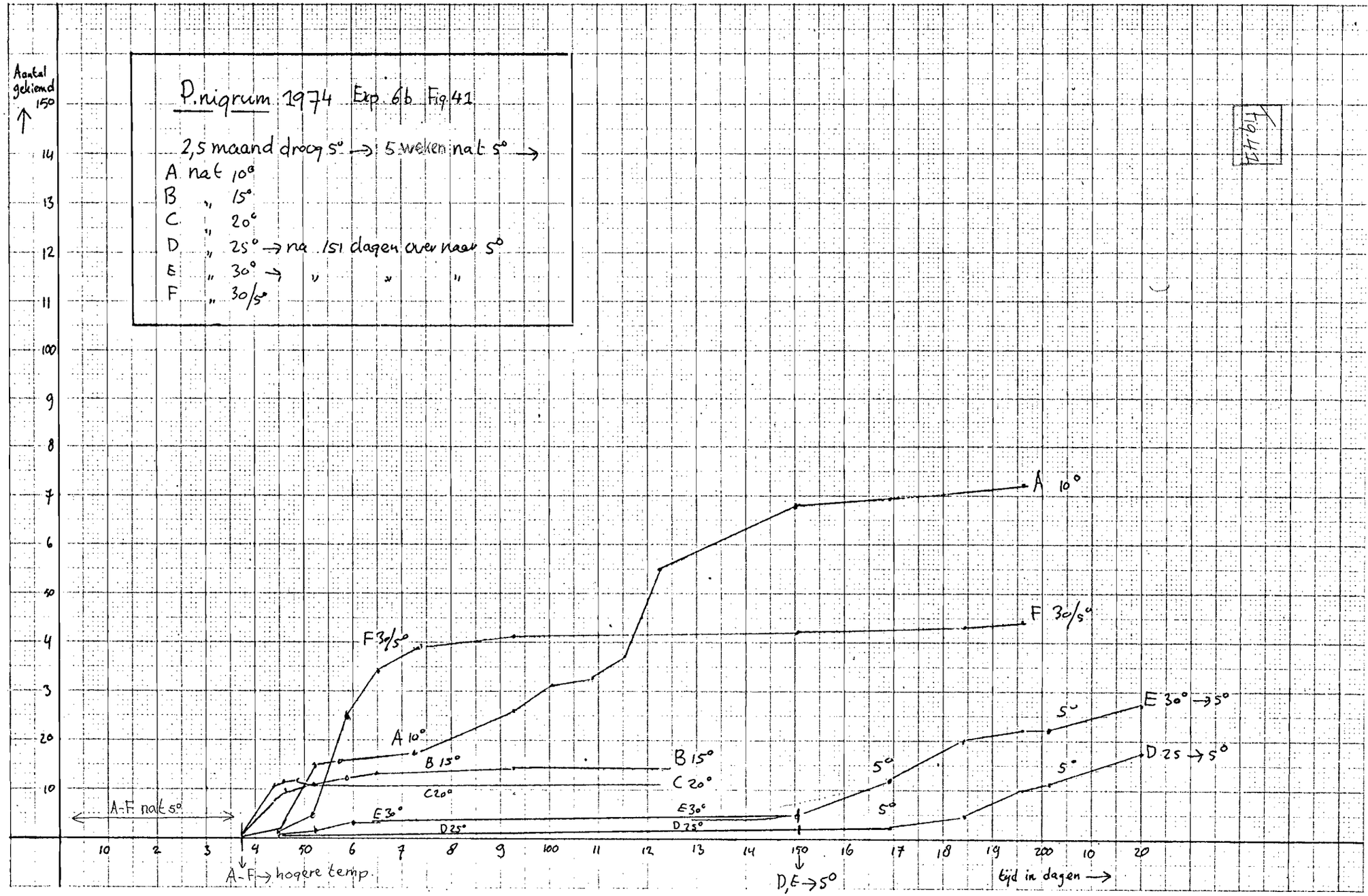
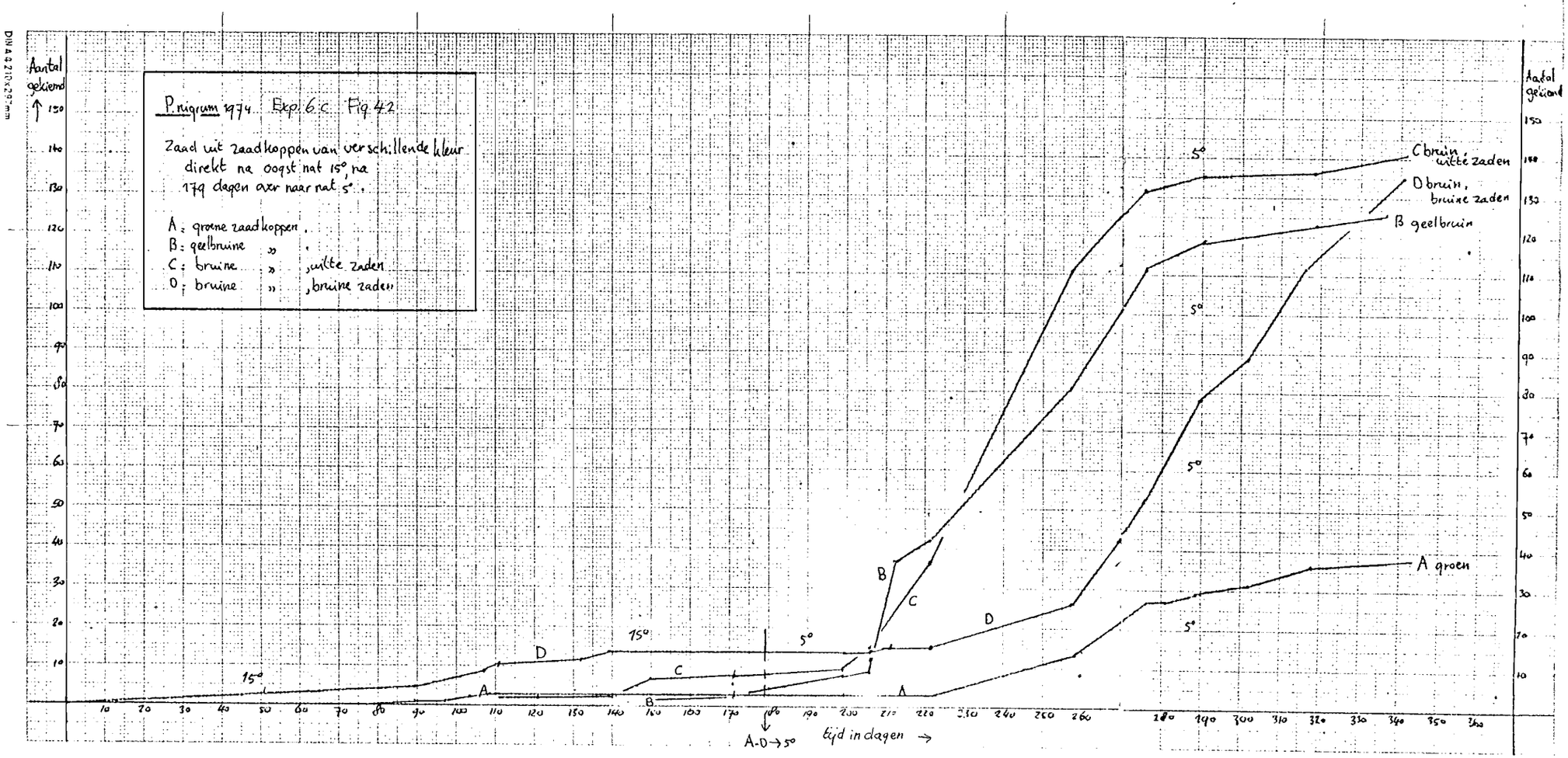
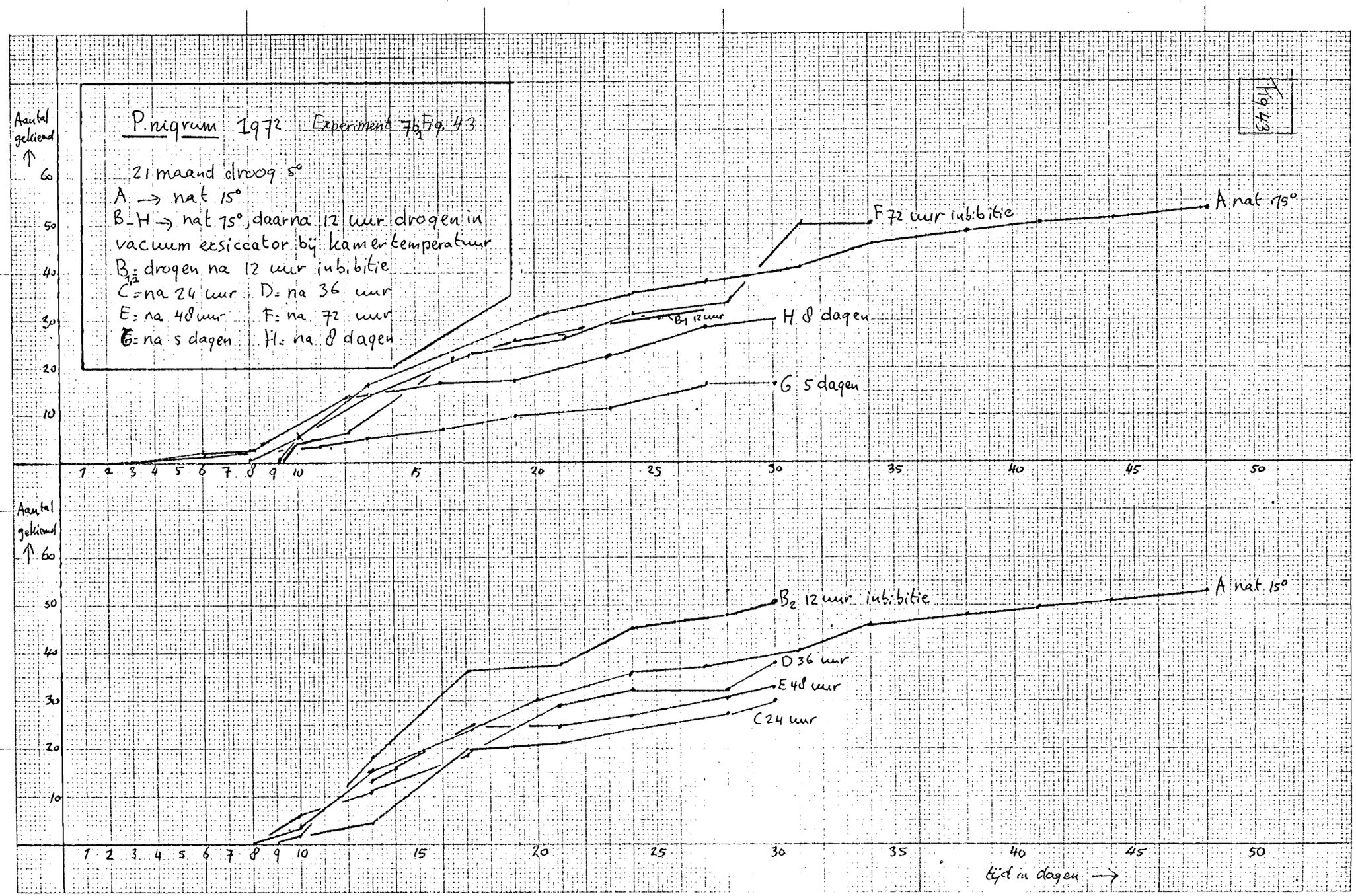

D.nigrum 1974 Exp. 6b Fig.41
2,5 maand droog 5° → 5 weken nat 5° →
A nat 10°
B " 15°
C " 20°
D " 25° → na 151 dagen over naar 5°
E " 30° → " " "
F " 30/5°
Aantal gekiemd
A-F nat 5°
A-F → hogere temp.
D,E → 5°
tijd in dagen →
A 10°
F 30/5°
E 30° → 5°
D 25 → 5°
B 15°
C 20°
E 30°
D 25°
5°

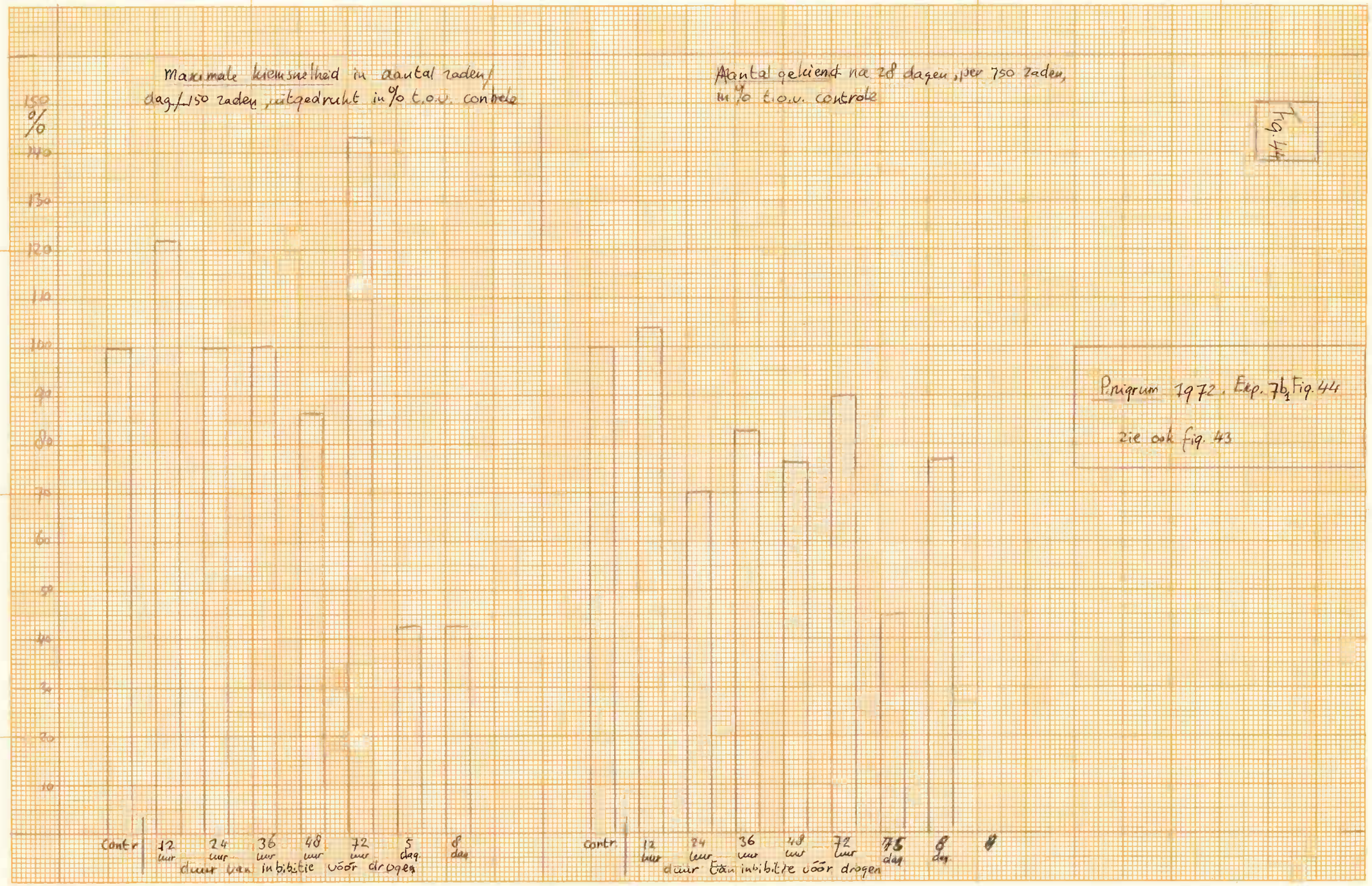
Fig. 41

Fig. 42

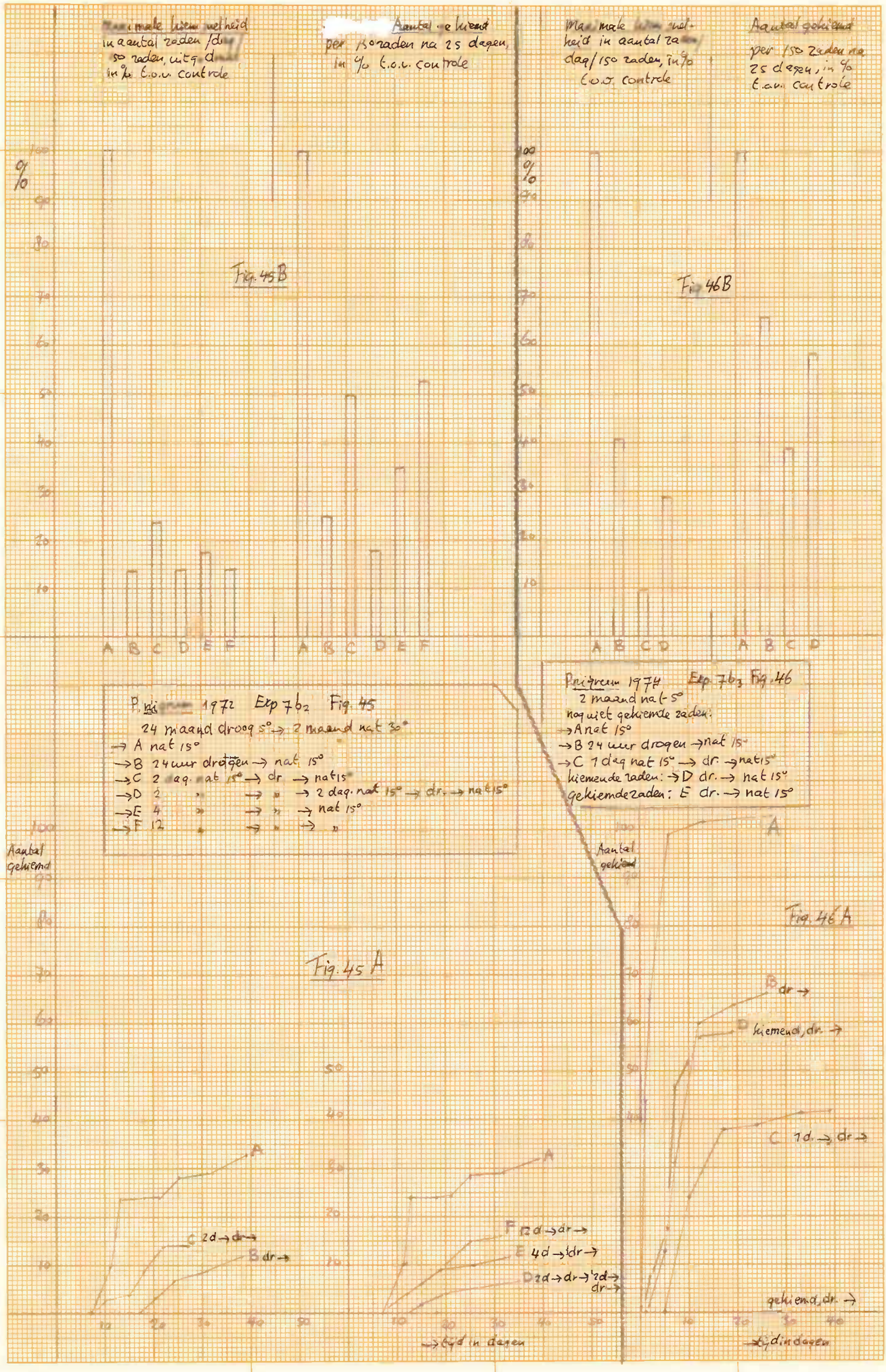

P. nigrum 1974 Exp. 6c Fig. 42
Zaad uit zaadkoppen van verschillende kleur direkt na oogst nat 15°, na 179 dagen aer naar nat 5°.
A: groene zaadkoppen
B: geelbruine »
C: bruine » ‚witte zaden
D: bruine » ‚bruine zaden
Aantal gekiemd
Tijd in dagen
A-D → 5°
15°
5°
C bruin witte zaden
D bruin, bruine zaden
B geelbruin
A groen



DIN A 4 210 x 297 mm



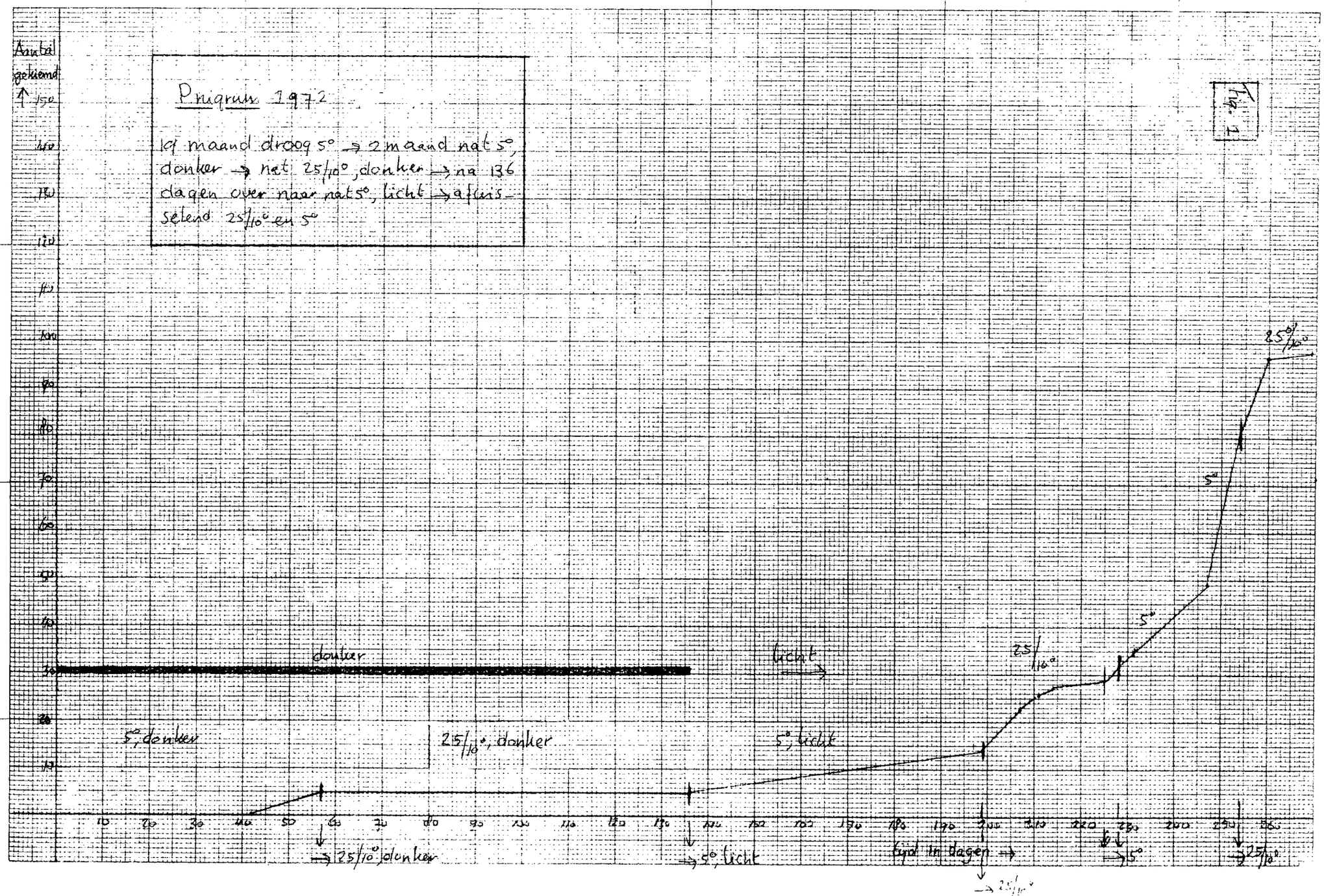
DIN A 4 210x297mm



DIN A 4 210x297mm

Figuren

Lichtbeperkingsproef



DIN A 4 210x297mm