

BEGRAZINGSPROEF IMBOS

1982 - 1987



NM - IVM - RIN

Invloed van begrazing door Schotse hooglandrunderen
op de generatieve voortplanting
van *Deschampsia flexuosa*

Vincent Martens

1985

INVLOED VAN BEGRAZING DOOR SCHOTSE HOOGLANDRUNDEREN
OP DE GENERATIEVE VOORTPLANTING
VAN DESCHAMPSIA FLEXUOSA

door

of

Vincent Martens

Doctoraalverslag

november 1984 - februari 1985

Werkleiders: Drs. S. E. van Wieren

Instituut voor milieuvraagstukken (V.U. Amsterdam)

Prof. Dr. J. van Andel

Vakgroep Plantenoecologie Rijksuniversiteit Groningen

Doktoraalverslag

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

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

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

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

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

Voorwoord.

Het begrazingsonderzoek in het proefgebied op de Imbos wordt begeleid door de Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten (die eigenaar is van het gebied), het Rijksinstituut voor Natuurbeheer en het Instituut voor Milieuvraagstukken van de Vrije Universiteit te Amsterdam.

Het onderzoek waarvan hier verslag wordt gedaan geldt als 4 maands Doctoraalonderwerp en maakt deel uit van een studie Biologie aan de Rijksuniversiteit Groningen.

Ik wil Jan, Toon en Matthijs bedanken voor het mogen gebruikmaken van enkele door hen verzamelde gegevens en Sip van Wieren voor de begeleiding van het onderzoek.

INHOUDSOPGAVE

	pagina
1. Inleiding	1
2. Materiaal en methode	7
2.1. Het proefgebied	7
2.2. De bemonsteringsplaatsen	8
2.3. Onderzoeksmethoden	9
3. Resultaten	12
4. Discussie	19
5. Samenvatting	24
6. Literatuur	25
Figuren	27
Bijlagen	32

1. INLEIDING.

Een groot deel van de heidebebossingen op de droge, voedselarme zandgronden van de Veluwe bestaat uit aanplant van Grove Den (*Pinus sylvestris*). De ondergroei van deze bossen wordt over het algemeen gedomineerd door Bochtige Smele (*Deschampsia flexuosa*). Wanneer dit gras een dichte, aaneengesloten mat heeft gevormd, kan daar onder (ten gevolge van een zeer langzame vertering) een elk jaar dikker wordende strooisellaag ontstaan. De dichte grasmat en de dikke strooisellaag kunnen het proces van de natuurlijke verjonging sterk belemmeren. Natuurlijke verjonging kan weer mogelijk worden gemaakt wanneer begrazing van de grasmat plaatsvindt. De structuur van de grasmat wordt hierdoor meer open en het mineralisatieproces in de bodem wordt versneld, waardoor de dikte van de ruwe humuslaag afneemt.

Om deze effecten van begrazing te bestuderen is in december 1982 een vijf jaar durend begrazingsexperiment met tien Schotse Hooglandrunderen gestart in een omrasterd proefgebied van 173 hectare op de Imbos in het Nationaal park Veluwezoom. Het proefgebied kan representatief genoemd worden voor de vergraste bossen op de Veluwe.

Via natuurlijke verjonging zal het bos zich kunnen gaan ontwikkelen in de richting van het bostype dat hier van nature thuis hoort: het Eiken-Berkenbos. In een dergelijk bos spelen zowel Grove Den als *Deschampsia* een veel minder belangrijke rol. De verspreiding van *Deschampsia* wordt er sterk tegen gewerkt op plaatsen waar zich bladstrooisel kan ophopen (Scurfield, 1954; Jarvis, 1964).

In een gesloten opstand van Grove Den kan *Deschampsia* zich snel uitbreiden na dunning of kaalkap (Watt, 1931; Westhoff, 1958) en op door stormschade veroorzaakte open plaatsen (Arts en Dederen, 1984). Ook na een heidebrand (Westhoff, 1958) of na een heidekeverplaag (Westhoff et al, 1973; Heil, 1984) kan deze vergrassing ontstaan. In al deze situaties is er sprake van een combinatie van twee factoren die blijkbaar gunstig is voor een snelle uitbreiding van *Deschampsia*: een plotseling toegenomen hoeveelheid licht en de aanwezigheid van een pakket humus, waarvan de mine-

ralisatie als gevolg van de toegenomen instraling van licht en warmte versneld wordt. Uitbreiding van Deschampsia kan verlopen via vegetatieve voortplanting door middel van rhizomen of via generatieve voortplanting door middel van zaad. Snelle uitbreiding via vegetatieve voortplanting is alleen mogelijk als volgroeide planten op het moment van de verstoring reeds aanwezig zijn. Snelle uitbreiding via generatieve voortplanting is mogelijk als veel zaad van elders wordt aangevoerd, als plotseling veel zaad geproduceerd wordt door reeds aanwezige volgroeide

planten (die onder invloed van een toegenomen instraling van licht en warmte massaal bloeiaren zijn gaan vormen) of als het zaad reeds als blijvende zaadvoorraad in de bodem aanwezig was. Deschampsia vormt echter geen blijvende zaadvoorraad in de bodem (Grime, 1981; Heil, 1984; Hill & Stevens, 1981; Thompson & Grime, 1979) zodat generatieve voortplanting bij Deschampsia alleen mogelijk is via zaad dat in staat is te kiemen in een vrij korte periode na het bloeiseizoen. Dit betekent ook dat wanneer het zaad niet over grotere afstanden door de wind of anderszins vervoerd wordt, er alleen generatieve voortplanting mogelijk zal kunnen zijn op plaatsen waar zich zaadproducerende bloeiaren bevinden.

In dit onderzoek wordt de aandacht gericht op de generatieve voortplanting van Deschampsia en de invloed die begrazing door de Schotse Hooglandrunderen hierop kan uitoefenen. Deze begrazing zal op elke fase in de generatieve voortplantingscyclus invloed kunnen uitoefenen, waarbij de ene fase positief en de andere fase negatief beïnvloed kan worden. De volgende fasen kunnen hierbij worden onderscheiden:

- Vorming van bloeiaren.
- Bevruchting en produktie van kiembare zaden
- Verspreiding van kiembare zaden
- Kieming
- Groei en overleving van zaailingen

Deze fasen zullen hieronder nu eerst in deze volgorde besproken worden, waarna aan de hand van de verzamelde gegevens een aantal vraagstellingen kan worden geformuleerd.

- Vorming van bloeiaren.

Deschampsia flexuosa is een overblijvend, wintergroen gras waarvan de scheuten in pollen groeien. Zowel volgroeide planten als jonge zaailingen van *Deschampsia* bestaan uit één of meer scheuten die elk een eigen wortelstelsel bezitten. Nieuwe scheuten kunnen zich ontwikkelen uit een knop in de oksel van een blad. Tweejarige scheuten (dit zijn scheuten die één winter doorgeemaakt hebben en vóór die winter een minimum vegetatieve ontwikkeling hebben doorgemaakt) kunnen overgaan tot vorming van een bloeiaar waardoor de scheut generatief wordt. Generatieve scheuten kunnen worden gevormd op plaatsen waar voldoende licht aanwezig is, zoals op open plaatsen in het bos (Scurfield, 1954). Naarmate een bos dichter wordt, worden minder generatieve scheuten gevormd. Instraling van licht betekent ook instraling van warmte, zodat juist op die plaatsen ook het proces van de strooiselvertering versneld wordt. Mogelijk heeft dit ook invloed op de vorming van generatieve scheuten. De toegenomen dichtheid aan bloeiaren langs paden van konijnen en schapen (Scurfield, 1954) zou hierdoor verklaard kunnen worden, aangezien ook betreding het mineralisatieproces in de bodem kan versnellen. Een negatief effect van begrazing en betreding kan echter verwacht worden op plaatsen waar de begrazing intensief is. De bloeiaren, die boven de rest van de vegetatie uitsteken, kunnen worden platgetrapt of begraasd voordat zij zich volledig hebben kunnen ontwikkelen en zaden hebben kunnen vormen. Na de bloei sterft de gehele generatieve scheut af. Dit heeft een generatiewisseling tot gevolg via vorming van een nieuwe generatie scheuten die vegetatief blijven tot na de volgende winter (Behaeghe, 1979).

- Bevruchting en produktie van kiembare zaden.

De bloeiwijze van *Deschampsia* is pluimvormig en elk aartje bevat twee bloemen die elk tweeslachtig zijn. Bestuiving vindt plaats met behulp van de wind. Scurfield (1954) vermeldt dat bevruchting bij *Deschampsia* voornamelijk plaatsvindt door middel van kruisbestuiving en dat zelfbestuiving kan optreden in 0-15% van

de aartjes. Verder vermeldt hij dat per 100 aartjes 56-140 caryopses (zaden) worden gevormd.

De zaden kunnen meteen kiemen wanneer ze van de bloeiaar zijn gevallen. Grime (1981) vond zowel voor vers verzameld zaad als voor zaad dat drie, zes en negen maanden droog bewaard was geweest kiemingspercentages van meer dan 95%. Wel bleek het zaad gemiddeld sneller te kiemen naarmate het langer droog bewaard was geweest. Verder bleek dat de zaden van Deschampsia in het donker even goed kiemden als onder normale lichtomstandigheden. Bij een temperatuur tussen 6 en 28 °C kiemde 50% of meer van het maximum aantal kiembare zaden.

Tijdens de bloei en na de vorming van zaad kan de uiteindelijke zaadproduktie negatief beïnvloed worden door ziekte en predatie van bloemen en zaden.

- Verspreiding van kiembare zaden.

Verspreiding van zaden van Deschampsia vindt plaats door de wind en mogelijk voor een klein deel door regenwaterstromen op steile hellingen (Scurfield, 1954). Over welke afstand de zaden door de wind vervoerd kunnen worden is niet bekend. Vermoedelijk komt het overgrote deel van het zaad op zeer korte afstand van de zaadbron terecht. De zaden van Deschampsia lijken dan ook niet optimaal toegerust te zijn voor een verspreiding door de wind over grotere afstanden. Aan de basis van de beide kelkkafjes bevindt zich een krans van korte haren die een rol zou kunnen spelen bij de verspreiding door de wind. Meer waarschijnlijk is echter dat deze haarkrans een functie heeft bij de verankering aan een substraat.

- Kieming.

Kieming van zaden kan plaatsvinden vanaf het eind van het bloei-seizoen, direkt nadat het zaad van de bloeiaar is gevallen. De belangrijkste factoren die van invloed zijn op de kieming van Deschampsia-zaden zijn vocht, zuurstof en temperatuur. Onder invloed van begrazing en betreding kunnen deze factoren, via veranderingen in de vegetatiestructuur, veranderingen ondergaan, waardoor de omstandigheden voor kieming kunnen verbeteren of verslechteren.

• Groei en overleving van zaailingen.

Groei en overlevingskans van jonge zaailingen kunnen afhankelijk zijn van vele kleine plaatselijke verschillen in het micromilieu. Hierbij speelt de vegetatiestructuur een belangrijke rol. Uit onderzoek van Miles (1972) bleek dat drooggewicht, kiemingspercentage en aantal overlevende zaailingen van onder andere Deschampsia na één jaar hoger waren op kale grond dan in vegetatie.

Miles (1973) vond in ongestoorde vegetaties zonder open plekken zeer weinig kiemplanten. Hij constateerde dat zaailingen van onder

ander andere Deschampsia er in een zeer korte tijd na de kieming kunnen afsterven en verdwijnen. De invloed van de vegetatiestructuur op sterfte van zaailingen in het algemeen bleek in zomer en winter verschillend te zijn. In de zomer was de sterfte in ongestoorde vegetaties tienmaal hoger dan in gestoorde vegetaties (die meer open plekken hadden). Dit grote verschil kon volgens hem mogelijk verklaard worden door de competitieve invloed van de vegetatie, die veel hoger is in een dichte, gesloten vegetatie. In de winter was de sterfte juist hoger in ongestoorde dan in gestoorde vegetaties. Als mogelijke oorzaken van sterfte van zaailingen in de winter noemde hij ontworteling door vorst, begrazing en wegspoeling door regenwater. In een later artikel beschreef Miles (1974) een onderzoek naar de overleving van ingezaaide zaailingen van onder andere Deschampsia in relatie tot de structuur van de vegetatie. Hij creëerde in het veld vier situaties: 1) ongestoorde Calluna-vegetatie; 2) Calluna verwijderd; 3) gehele vegetatie tot op strooisellaag verwijderd; 4) ook strooisellaag verwijderd tot op H-horizon. Na één groeiseizoen vond hij een toename in de overleving van zaailingen van vele soorten, waaronder Deschampsia, naarmate de verschillende lagen van de vegetatie waren verwijderd. Hij verklaarde dit resultaat met een toename in frequentie van zogenaamde 'safe sites', open plaatsen in de vegetatie die geschikt zijn voor kieming en overleving van jonge zaailingen.

Verwacht kan worden dat dergelijke open plaatsen onder invloed van begrazing en betreding zullen toenemen. Bij een hoge intensiteit van begrazing en betreding zal de overlevingskans van zaailingen echter weer af kunnen gaan nemen als gevolg van een te intensieve verstoring.

Het uiteindelijke effect van begrazing op de generatieve voortplanting in zijn geheel zal worden bepaald door een combinatie van factoren, waarbij de ene factor een positieve invloed uitoefent en de andere factor een negatieve invloed heeft.

In welke verhouding de generatieve voortplanting van *Deschampsia* staat tot de generatieve voortplanting zal hier niet nader worden uitgezocht.

- Vraagstelling.

De volgende vragen kunnen nu geformuleerd worden:

- Wat is de invloed van begrazing en betreding op de dichtheid aan tot ontwikkeling gekomen bloeiaren en welke consequenties heeft dit voor de hoeveelheid kiembaar zaad die gevormd wordt?
- Over welke afstand wordt het gevormde kiembare zaad verspreid door de wind?
- Is er verschil in dichtheid aan zaailingen na het bloeiseizoen tussen een niet begraasde en een begraasde vegetatie en hoe is dit eventuele verschil te verklaren?
- Hoe verlopen groei en overleving van jonge zaailingen van *Deschampsia* in het winterseizoen en is er verschil in overleving tussen zaailingen in een onbegraasde vegetatie en zaailingen in een begraasde vegetatie in het winterseizoen?

2. MATERIAAL EN METHODEN

2.1. Het proefgebied.

Onderstaande gegevens zijn ontleend aan Arts & Dederen (1984), voor een meer gedetailleerde beschrijving wordt hiernaar verwezen.

Het proefgebied voor het begrazingsexperiment maakt deel uit van het natuurgebied de Imbos en ligt even ten oosten van de weg Apeldoorn - Arnhem (N50) ter hoogte van het zweefvliegveld Terlet (Fig. 1.). Het terrein is reliëfrijk en de bodem

bestaat uit droge, voedselarme zandgronden waarin zich een podzolprofiel (voornamelijk Haarpodzol) heeft gevormd. Tot het einde van de 18^e eeuw maakte het gebied deel uit van een uitgestrekte heide, die ontstaan was en in stand gehouden werd door eeuwenlange menselijke invloeden. Daarna is men begonnen met ontginning en herbebossing. In 1862 werd de laatste hand gelegd aan de beplanting met voornamelijk Grove Den. Ook nu nog wordt het aanzien van het gebied gedomineerd door aangeplante Grovedennenbossen waarvan binnen het gebied verschillende bosgeneraties (voornamelijk 2^e en 3^e generatie) naast elkaar voorkomen. Loofbomen (Berk, Eik, Beuk) komen in het gebied slechts plaatselijk voor. De ondergroei van de dennenbossen wordt momenteel gedomineerd door *Deschampsia flexuosa*, daarnaast komen ook de Blauwe en vooral de Rode Bosbes (*Vaccinium myrtillus* en *V. vitis-idaea*) veelvuldig voor.

Deschampsia heeft zich vooral na de zware stormen in 1971 en 1972 sterk kunnen uitbreiden. De dichte grasmat die de natuurlijke verjonging sterk belemmert, kan door de algemeen in en rond het gebied voorkomende Edelherten niet effectief bestreden worden. De Schotse Hooglandrunderen, die sinds december 1982 in het gebied aanwezig zijn kunnen dit beter. Hoewel de begrazingsdruk extensief is (gestart is met 10 dieren, nu lopen er 13 dieren op 173 hectare), is plaatselijk de dikte en de dichtheid van de grasmat al zichtbaar afgenomen.

Het proefgebied is omgeven door een runderraster dat geen belemmering vormt voor de herten die ook in het gebied komen grazen. Binnen het proefgebied zijn enkele exclusures aanwezig om vergelijking mogelijk te kunnen maken tussen de onbegraste situatie binnen de exclusure en de begraste situatie buiten de exclusure.

2.2. De bemonsteringsplaatsen.

Om de invloed van begrazing door de runderen op de verschillende onderdelen van de generatieve voortplantingscyclus van *Deschampsia* te bestuderen is zowel in het open veld als in het bos een begraasde situatie vergeleken met een onbegraasde situatie. Voor elk van deze vier situaties is een bemonsteringsgebied gekozen. De ligging van deze bemonsteringsplaatsen in en bij het proefgebied is aangegeven in Fig 1. De gegevens die hier over de bemonsteringsplaatsen vermeld worden zijn grotendeels ontleend aan Arts en Dederen (1984).

-Open, onbegraasd.

Vegetatie van bijna uitsluitend *Deschampsia* op een in 1930 ontstane kapvlakte in het proefgebied. De vegetatie bevindt zich in een enclosure van circa 20x20 meter waarbinnen geen begrazing kan plaatsvinden. Aangezien echter deze enclosure pas geplaatst werd ongeveer een jaar na de start van het begrazingsexperiment is de vegetatie binnen de enclosure een jaar lang begraasd geweest. De *Deschampsia*-vegetatie binnen de enclosure komt dus niet geheel overeen met de onbegraasde uitgangssituatie. Een vergelijkbare onbegraasde situatie buiten het proefgebied is helaas niet aanwezig.

-Open, begraasd.

De gehele vlakte (oppervlakte circa 2 ha.) rond de hierboven beschreven enclosure. Het gebied (de 'Schotse Hei') is begroeid met een heidevegetatie bestaande uit *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Deschampsia flexuosa* en *Empetrum nigrum*. *Vaccinium* is dominant, hoewel plaatselijk alleen *Deschampsia* voorkomt. Op plaatsen met veel *Deschampsia* is ten gevolge van de vrij intensieve begrazing de vegetatie kort en open. Op plaatsen met veel *Vaccinium* zijn door de runderen gevormde paden aanwezig.

-Bos, onbegraasd.

Gedunde opstand van Grove den, geplant in 1930 (2^e bosgeneratie) met een ondergroei die gedomineerd wordt door *Deschampsia*. Dit bos, dat ongeveer 450 bomen per hectare bevat, ligt buiten het proefgebied en is dus niet door de runderen begraasd geweest. Ten gevolge van de geringere instraling van zonlicht in verge-

vergelijking met de twee vorige situaties vormen vegetatiedek, strooisellaag en humuslaag samen een dik pakket, waardoor de omstandigheden voor kieming ongunstig zijn. Er is plaatselijk wel genoeg licht aanwezig om vorming van bloeiaren mogelijk te maken.

- Bos, begraasd.

Gedunde opstand van Grove Den, geplant in 1922 (2^e bosgeneratie). De vegetatie, die gedomineerd wordt door Deschampsia, is twee jaar begraasd geweest door de runderen. Het effect van deze twee jaar begrazing op de Deschampsiavegetatie is hier echter niet zo groot als in het open, begraasde deel van het proefgebied. Met andere woorden, de begrazing is hier minder intensief geweest. Het aantal bomen per hectare bedraagt 380.

2.3. Onderzoeksmethoden.

Bij het bepalen van de afstand waarover het zaad van Deschampsia door de wind kan worden verspreid is er van uit gegaan dat de dichtheid aan zaailingen in een homogene vegetatie recht evenredig is aan de dichtheid aan geproduceerd zaad. De metingen aan de dichtheid aan zaailingen zijn verricht bij de enclosure ('open, onbegrasd') op de 'Schotse Hei'. (Fig. 1). Binnen de enclosure was de dichtheid aan bloeiaren zeer hoog, terwijl buiten de enclosure als gevolg van intensieve begrazing en betreding over een afstand van enkele meters een zeer korte, open grasmat zonder bloeiaren aanwezig was. De overheersende windrichting was Zuidwest. Deze viel af te lezen uit de richting waarin de uitgebloeide bloeiaren in de enclosure gebogen waren. Vanaf de enclosure is aan de Noord-oostzijde ('wind mee') een transekt gelegd met een lengte van 2.40 meter en aan de Zuidwestzijde ('wind tegen') een transekt met een lengte van 1.20 meter. De breedte van beide transekten bedroeg 1.20 meter. Binnen de beide transekten is per blok van 0.3 x 0.3 meter in het veld de dichtheid aan zaailingen bepaald. Alleen plantjes met zichtbare resten van een zaadje werden meegeteld. De proef is begin november uitgevoerd.

De gemiddelde dichtheid aan bloeiaren is bepaald aan de hand van gegevens die verzameld zijn tijdens het bloeiseizoen in de zomer van 1984 (gebruikt zijn gegevens van de maanden mei tot en met augustus)**De bemonstering geschiedde 'at random' en het monsteroppervlak was 10 x 10 cm. Een uitzondering hierop vormt de bepaling voor 'bos, onbegraasd'. Omdat hiervan geen gegevens beschikbaar waren uit het bloeiseizoen is in dit geval de bloeiarendichtheid na het bloeiseizoen bepaald aan de hand van uitgebloeide bloeiaren. Het bemonsterde oppervlak was in dit geval 30 x 30 cm. Ook hier is 'at random' gemonsterd. Het gemiddelde aantal aartjes per bloeiar is bepaald door deze te tellen aan een groot aantal (100) 'at random' verzamelde bloeiaren. Dit is gedaan voor zowel bloeiaren afkomstig van het open veld (Schotse Hei) als voor bloeiaren afkomstig uit het bos ('bos, begraasd').

Om te kunnen berekenen welk percentage van de bloemen in staat was een kiembaar zaadje op te leveren zijn kiemprouven gedaan met zaad afkomstig van de vier proefsituaties. Dit zaad is begin december 'at random' van de bloeiaren verzameld. Per proefsituatie is viermaal (voor 'open, begraasd' driemaal) één gram zaad uitgezaaid in een platte bak (30 x 30 cm.) met op de bodem vochtig filtreerpapier. De bakken werden afgeplakt met transparant plasticfolie. Tijdens de proef waren de licht- en temperaturomstandigheden voor alle bakken gelijk. Gekiemde zaden werden om de twee of drie dagen geteld en uit de bakken verwijderd. De proef werd beëindigd nadat geen kieming meer optrad (4 weken).

Om het aantal gekiemde zaden per gram te kunnen omrekenen in een percentage, is het totaal aantal zaden per gram via een aantal steekproeven berekend. Hiertoe is een aantal malen 100 zaden uitgeteld en nauwkeurig gewogen.

De kiemkracht van het zaad is getest op vochtig filtreerpapier bij kamertemperatuur. Ten gevolge van het zeer lage percentage aan bevruchte, niet aangetaste zaden en de beperkte hoeveelheid verzameld materiaal was het niet mogelijk om voor alle proefsituaties een voldoende groot aantal gezonde, kiembare zaden bijeen te zoeken.

* de proeven zijn binnenshuis uitgevoerd in een niet verwarmde ruimte (temperatuur 5-15°C).

** zie bijlage 1.

De gemiddelde dichtheid aan zaailingen in het veld is bepaald aan de hand van een twintigtal 'at random' verzamelde plaggen per monsterplaats. Het aantal zaailingen per plag is bepaald door deze zorgvuldig uit te pluizen en tweemaal na te zoeken. Ook hier zijn alleen plantjes met zichtbare resten van een zaadje meegeteld. Het oppervlak van de bemonsterde plaggen was 0.3 x 0.3 meter, behalve van de plaggen uit de enclosure ('open onbegraasd'). Vanwege de zeer hoge dichtheid aan zaailingen kon hier volstaan worden met een kleiner oppervlak: 0.15 x 0.15 meter. De metingen zijn verricht in de maand november.

Om groei en overleving van jonge zaailingen in het winterseizoen te kunnen volgen zijn eind oktober 250 zaailingen bijeengezocht en overgeplant in een strooisellaag in het open veld (Schotse Hei) onder een tweetal graaskooien. De proef is gestart op 1 november. Vanaf deze datum werd om de week van iedere plant genoteerd of deze nog leefde, wanneer dit het geval was werd bovendien genoteerd hoeveel levende, dode en nieuw gevormde bladeren de plant had. Controle was niet mogelijk tijdens perioden met vorst en sneeuw.

Om de invloed te bestuderen van de door begrazing en betreding ontstane veranderingen in de vegetatiestructuur op de dichtheid aan zaailingen na het bloeiseizoen en de overleving van zaailingen in het winterseizoen, is gebruik gemaakt van de aanwezigheid van scherpe grenssituaties in de vegetatiestructuur. Dergelijke scherpe grenssituaties kwamen voor aan de rand van paden, die door de runderen waren gevormd op de 'Schotse Hei'. Op de paden was een korte, open Deschampsiavegetatie aanwezig, terwijl naast de paden de vegetatie veel langer en dichter was. Ook waren daar veel uitgebloeide bloeiaren aanwezig. De bemonstering geschiedde als volgt: steeds werden twee naast elkaar gelegen (aangrenzende) plaggen van 0.2 x 0.2 meter bemonsterd, waarvan één plag op het pad en één plag naast het pad. Aangenomen werd dat gemiddeld evenveel kiembare zaden op het pad als langs het pad terecht waren gekomen. De bemonstering geschiedde hier niet 'at random', omdat alleen op duidelijke grenssituaties in de vegetatiestructuur gemonsterd werd. Per plag is het aantal zaailingen bepaald. De plaggen zijn bemonsterd begin december en begin februari. Tijdens deze laatste bemonstering zijn ook bedekingspercentages en hoogte van de vegetatie op en langs het pad gemeten.

3. RESULTATEN.

zaadverspreiding.

Uit onderzoek is gebleken dat de dichtheid aan zaden die door de wind worden verspreid kan afnemen evenredig aan de logaritmische van de afstand tot de zaadbron (Miles, 1979).

Onderzocht is of dit verband ook aanwezig kan zijn bij de zaadverspreiding van *Deschampsia*. Hierbij is de zaailingdichtheid opgevat als een maat voor de zaadverspreiding.

Het resultaat van de proef is weergegeven in Tabel 1.

Tabel 1. Gemiddeld aantal zaailingen (en s.e.) per proefvak van 0.3x0.3 meter in relatie tot de afstand tot een geïsoleerd liggende zaadbron, gemeten in de 1^e week van november. Voor elke waarde geldt n=4. * = significant verschil tussen 'wind mee' en 'wind tegen' (bij 95% betrouwbaarheid en df = 6).

d. (in meters)	'wind tegen' s.e.	'wind mee' s.e.	significant		
0 - 0.3	3.5	0.5	7.5	1.8	
0.3 - 0.6	1.0	0.4	3.5	1.0	
0.6 - 0.9	0.25	0.25	2.5	0.6	*
0.9 - 1.2	0.50	0.29	2.25	0.48	*
1.2 - 1.5			1.25	0.25	
1.5 - 1.8			1.50	0.64	
1.8 - 2.1			1.75	1.18	
2.1 - 2.4			1.25	0.95	

In Fig. 2 zijn de gevonden gemiddelde aantallen zaailingen uitgezet tegen $(\log(1+d))^{-1}$, waarbij d = de afstand in meters van het midden van de bemonsterde plag tot de rand van de zaadbron (de enclosure). Voor zowel 'wind tegen' als voor 'wind mee' liggen de gevonden punten bij benadering op een rechte lijn. De gemiddelde helling van de beide lijnen is berekend, er van uitgaande dat de beide lijnen door het snijpunt van X-as en Y-as zouden lopen. Zo werd gevonden voor 'wind mee' $a = 0.61$ (sd = 0.12) en voor 'wind tegen' $a = 0.15$ (sd = 0.06). In Fig. 3 zijn dezelfde ge-

middelste waarden uitgezet tegen de afstand d in meters. Ook is voor zowel 'wind tegen' als voor 'wind mee' de kromme ingetekend die het resultaat is van het gesuggereerde logaritmische verband $Z = a(\log(1+d))^{-1}$, waarbij Z = de gemiddelde gevonden zaailingdichtheid, a = de berekende constante en d = de afstand in meters tot de zaadbron.

Uit Tabel 1 en Figuur 2 blijkt dat de zaailingdichtheid snel afnam naarmate de afstand tot de zaadbron groter werd, zowel met de overheersende windrichting mee als tegen de overheersende windrichting in (Zuidwest). Het wind-effect op de zaadverspreiding is echter nog wel waarneembaar. Als gevolg van de hoge standaardafwijkingen kon niet worden vastgesteld dat aan de 'wind mee' zijde de dichtheid aan zaailingen in alle gevallen significant hoger was dan aan de 'wind tegen' zijde op dezelfde afstand (Tabel 1).

Zowel begrazing als de aanwezigheid van een boomlaag hadden een afname van de dichtheid aan bloeiaren tot gevolg. De verschillen tussen de gemiddelden zijn getoetst met behulp van een t-toets (tweezijdig; 95% betrouwbaarheid). De gevonden waarden en de resultaten van de t-toets zijn te vinden in Tabel 2. In Fig. 4 zijn de verschillen grafisch weergegeven. Zie ook bijlage 1.

Tabel 2. (a) Gemiddelde dichtheid aan bloeiaren in het veld tijdens het bloeiseizoen (voor 'bos, onbegraasd' gemeten na het bloeiseizoen)
 (b) t-toets voor het verschil in de gevonden gemiddelden (95% betrouwbaarheid; $df = n_1 + n_2 - 2$).
 * = significant verschil.

(a)	\bar{A}	sd	n	monsteropp. in m.
open, onbegraasd	2460	\pm 1514	24	0.1 x 0.1
open, begraasd	1210	\pm 1110	60	0.1 x 0.1
bos, onbegraasd	744	\pm 279	5	0.3 x 0.3
bos, begraasd	563	\pm 515	60	0.1 x 0.1

(b)

open: (onbegraasd - begraasd)	*
bos: (onbegraasd - begraasd)	niet significant
onbegraasd: (open - bos)	*
begraasd: (open - bos)	*

De verschillen tussen open veld en bos zijn zowel in de onbegraasde als in de begraasde situatie significant. Het verschil in het gemiddelde aantal bloeiaren tussen de onbegraasde en de begraasde situatie is alleen in het open veld significant (Tabel 2b).

Tussen het open veld en het bos bleek geen significant verschil te bestaan in het gemiddelde aantal gevormde aartjes per bloeiar (95% betrouwbaarheid). Voor het open veld werd een gemiddelde gevonden van 56 aartjes en voor het bos 51 aartjes per bloeiar (sd respectievelijk 19.6 en 19.3). Bij verdere berekeningen is het gemiddelde van 53.5 aartjes (en dus $2 \times 53.5 = 107$ bloemen) per bloeiar gebruikt.

Tabel 3 toont het resultaat van de kiemproeven die zijn uitgevoerd op filtreerpapier. De gevonden verschillen zijn groot en allen significant. Door het gevonden aantal gekiemde zaden per gram te delen door het totale aantal zaden per gram (dat bepaald is via 8 steekproeven waarbij het gewicht van 100 uitgetelde zaadjes is gemeten) kon de kans P berekend worden die een bloem had op het vormen van een kiembaar zaadje. Deze kans bleek zeer laag te zijn; in het gunstigste geval (de situatie 'open, onbegraasd') was dit 2%. In de situatie 'open, begraasd' was die kans vijfmaal kleiner. In het bos lag deze verhouding precies andersom. (zie ook bijlage 2)

Tabel 3.(a) Gemiddeld aantal gekiemde zaden \bar{K} per gram verzameld zaad op filtreerpapier bij een temperatuur van 5 - 15 °C.

(b) t-toets voor het verschil in de gevonden gemiddelden (95% betrouwbaarheid; $df = n_1 + n_2 - 2$). * = significant

(a)	\bar{K}	sd	n	$P = \frac{\bar{K}}{5400}$
open, onbegraasd	108.0	18.8	4	0.020
open, begraasd	21.3	4.0	3	0.0039
bos, onbegraasd	1.5	1.9	4	0.00028
bos, begraasd	7.5	2.6	4	0.00139

(b)

open:	(onbegraasd - begraasd)	*
bos:	(onbegraasd - begraasd)	*
onbegraasd:	(open - bos)	*
begraasd:	(open - bos)	*

Het gemiddeld aantal zaden per gram bleek 5400 te zijn (sd = 480). Dit betekent dat in alle gevallen een zeer groot deel van de zaden niet kiembaar was (dus niet bevrucht, of, indien wel bevrucht, aangetast door ziekte of predatie of in kiemrust). Fig. 5 geeft een grafische weergave van de resultaten.

De grafiek van de zaailingdichtheid, gemeten in november na na het bloeiseizoen (Fig. 6), vertoont een grote gelijkenis met de grafiek van het aantal gekiemde zaden per gram (Fig. 5).

~~Ook hier waren de verschillen tussen onbegrasd en begrasd en tussen open veld en bos groot (Tab.4a) en allen significant (Tabel 4b).~~ In het open veld was in de begraste situatie de dichtheid aan zaailingen significant lager dan in de onbegraste situatie, terwijl in het bos juist meer zaailingen in de begraste dan in de onbegraste situatie aanwezig waren. (zie ook bijlage 3)

Tabel 4.(a) Gemiddelde dichtheid aan zaailingen in het veld in november. $Z =$ het aantal zaailingen per m^2 .

(b) t-toets voor het verschil in de gevonden gemiddelden (95% betrouwbaarheid; df = 38). * = significant.

(a)	\bar{Z}	sd	n	monsteropp. in m.
open, onbegrasd	1811.1	1151.6	20	0.15 x 0.15
open, begrasd	227.2	188.0	20	0.3 x 0.3
bos, onbegrasd	6.1	8.4	20	0.3 x 0.3
bos, begrasd	33.9	48.8	20	0.3 x 0.3

(b)

open: (onbegrasd - begrasd)	*
bos: (onbegrasd - begrasd)	*
onbegrasd: (open - bos)	*
begrasd: (open - bos)	*

Met behulp van de gemiddelde dichtheid aan bloeiaren (\bar{A}), het gemiddelde aantal bloemen per bloeiar (107) en de kans (P) voor een bloem op het vormen van een kiembaar zaadje, was het mogelijk een schatting te maken van het aantal gevormde kiembare zaden per vierkante meter (\hat{S}), door berekening volgens de formule $\hat{S} = 107 PA$. De in het veld gevonden dichtheden aan zaailingen konden vervolgens hiermee vergeleken worden (Tabel 5).

Tabel 5. Vergelijking van de berekende gemiddelde zaaddichtheid (\hat{S}) met de gemeten gemiddelde dichtheid aan zaailingen in november (\bar{Z}).

	\hat{S}	\bar{Z}	\bar{Z}/\hat{S}
open, onbegraasd	5264	1811	0.34
open, begraasd	511	227	0.44
bos, onbegraasd	22.1	6.1	0.28
bos, begraasd	83.7	33.9	0.41

De ratio \bar{Z}/\hat{S} (de gevonden zaailingdichtheid gedeeld door de berekende dichtheid aan kiembare zaden) kan worden opgevat als de kans die een gevormd kiembaar zaadje had om uit te groeien tot zaailing en als zodanig te overleven tot november (het tijdstip van bemonstering van de zaailingdichtheid).

Deze ratio bleek zowel in de open situatie als in het bos hoger te liggen in de begraasde dan in de onbegraasde situatie. Dit zou kunnen betekenen dat de omstandigheden voor kieming en/of overleving van zaailingen gunstiger zijn in de begraasde situatie dan in de onbegraasde situatie, zowel in het open veld als in het bos.

Voor bepaling van de kiemkracht van bevruchte, intacte zaden kon niet voor alle situaties een voldoende groot aantal zaden verzameld worden. Van 100 zaden uit de situatie 'open, onbegraasd' die waren ingezet op vochtig filtreerpapier bij kamertemperatuur kiemden er 96. Van de andere situaties konden slechts enkele zaden ingezet worden. De resultaten waren als volgt: open, begraasd: 5 van de 5 ingezette zaden gekiemd; bos, onbegraasd: 2 van de 3; bos, begraasd: 2 van de 2. Het totale percentage gekiemde zaden was 95% (n = 110). Door de lage aantallen in drie van de vier situaties kunnen de situaties niet voor kiemkracht van de zaden met elkaar vergeleken worden.

In december bleek geen significant verschil te bestaan in dichtheid aan zaailingen tussen een korte, open vegetatie op de paden en een lange, gesloten vegetatie langs de paden die door de runderen waren gevormd. De berekende regressielijn $y=0.76x+2.13$ week niet significant af van de lijn $y=x$ waarbij y het aantal zaailingen per plag op het pad voorstelt en x het aantal zaailingen per plag langs het pad. (Fig. 8a). Ook bij de bemonstering begin februari bleek de berekende regressielijn niet significant af te wijken van de lijn $y=x$. Gevonden werd $y=1.14x-1.29$ (Fig. 8b). Hoewel er tussen de twee gevonden lijnen wel een kleine verschuiving in de helling waarneembaar is (die er op zou kunnen wijzen dat de korte open vegetatie op het pad gunstiger is voor overleving van zaailingen in het winterseizoen) is ook dit verschil niet significant. Mogelijk was de tijd tussen beide bemonsteringen hiervoor te kort. Tijdens de bemonstering in februari zijn de verschillen in vegetatiestructuur tussen de vegetatie op het pad en langs het pad gemeten (Tabel 6.).

Tabel 6. Bedekkingspercentages en hoogte van de vegetatie van plagen gemonsterd op en naast door runderen gevormde paden in de eerste week van februari in het open veld. (\pm sd).

	op het pad	langs het pad	$n_{1,2}$
totale bedekking	70 \pm 22%	98 \pm 2%	10
bedekking Deschampsia	60 \pm 24%	91 \pm 7%	10
bedekking Vaccinium	0.3 \pm 0.4%	23 \pm 12%	10
bedekking moslaag	30 \pm 31%	39 \pm 29%	10
hoogte v/d vegetatie	1.9 \pm 1.5cm.	10 \pm 3cm.	50

Duidelijk is, dat op de paden de vegetatie veel korter was en meer open plekken van variabele grootte had dan de vegetatie vlak langs de paden.

Wat verder nog aan de grafieken (Fig. 8a en b) opvalt is dat het aantal zaailingen per plag in februari niet lager was dan in december. Dit resultaat komt overeen met dat van de overlevingsproef. Van de 250 zaailingen, die eind oktober waren overgeplant in een strooisellaag in het open veld, leefde na 3 maanden (op 31 januari) nog 98% en op 6 maart nog 91%. Veel volgroeide bladeren waren echter wel door vorst verkleurd, maar (nog) niet afgestorven. Fig. 7 toont het verloop van het gemiddeld aantal ge-

vormde, levende en afgestorven bladeren per zaailing. Vanaf de start van de proef op 1 november tot 20 december bleken nieuwvorming en afsterven van bladeren gemiddeld genomen constant. De bladverschijningssnelheid (de tijd die verstreek voor een nieuw blad zichtbaar was) bedroeg in deze periode gemiddeld 17 dagen. De tijd die verstreek voor een blad afgestorven was bedroeg in dezelfde tijd gemiddeld 57 dagen. Wanneer aangenomen wordt dat de bladverschijningssnelheid ook in de voorafgaande periode gemiddeld dezelfde waarde had, was de gemiddelde kieminsdatum van de gebruikte zaailingen 11 september (bepaald via extrapolatie).

Aangenomen kan worden dat tijdens de twee vorstperiodes (van 4 tot 20 januari en van 6 tot 20 februari) de groei en ontwikkeling van de zaailingen stillag. Tijdens de vorstperiode in januari waren de zaailingen door een dikke isolerende sneeuwlaag bedekt, tijdens de vorstperiode in februari echter was de sneeuwlaag zo dun dat veel bladeren er boven uit staken.

De gemiddelde bladverschijningssnelheid tussen 20 december en 6 maart was 49 dagen. De gemiddelde tijd die verstreek voor een blad was afgestorven bedroeg 99 dagen. Het is echter mogelijk dat veel bladeren die door de vorst waren aangetast pas later als gevolg hiervan zijn afgestorven. Opmerkelijk was dat na de vorstperiodes tussen de bladscheden van afgestorven of door vorst aangetaste bladeren vaak jonge bladeren of scheuten tevoorschijn kwamen die tijdens de vorstperiodes beschermd moeten zijn geweest door deze bladscheden.

De stijging van het aantal gevormde bladeren (Fig. 8) tussen 31 januari en 6 maart kan worden verklaard door groei vóór, tussen en na de beide vorstperiodes.

Aangezien een scheut uit een aantal bladeren kan bestaan betekent vorming van nieuwe bladeren ook vorming van nieuwe scheuten. Het aantal scheuten per plant was echter niet altijd goed te bepalen, zonder de plant te schaden. Daarom is dit niet gebeurd.

4. DISCUSSIE.

De verspreiding van zaden van *Deschampsia* door de wind bleek zeer gering te zijn. Met de overheersende windrichting mee werden de zaden slechts weinig verder door de wind vervoerd dan tegen de overheersende windrichting in. Geconcludeerd kan worden dat het zaad grotendeels binnen 1.5 meter van de zaadbron terecht komt. Daarbij lijkt de verspreiding te verlopen omgekeerd evenredig aan de logaritmische van de afstand tot de zaadbron.

Als gevolg van deze zeer beperkte zaadverspreiding door de wind wordt de generatieve voortplanting van *Deschampsia* in hoofdzaak beperkt tot die plaatsen waar in het voorafgaande bloei-seizoen zaadproducerende bloeiaren zijn gevormd, aangezien *Deschampsia*, zoals in de inleiding reeds vermeld is, geen blijvende zaadvoorraad vormt in de bodem. De snelle uitbreiding van *Deschampsia* na verstoring (dunning, kaalkap, heidebrand etc.) kan dus alleen plaatsvinden op plaatsen waar reeds volgroeide planten aanwezig zijn of resten daarvan in de vorm van rhizomen. Uitbreiding zal in deze gevallen zowel via rhizomen als via zaad kunnen verlopen, uitbreiding via zaad heeft hierbij wat betreft overbrugbare afstand slechts weinig voordeel ten opzichte van uitbreiding via rhizomen. Bij *Holcus mollis* werd via rhizomen in een jaar gemiddeld een afstand van 22.5 cm overbrugd (Harberd, 1967). Verwacht kan worden dat de mate van vegetatieve uitbreiding bij *Deschampsia* in ieder geval niet hoger ligt. Kolonisatie van geheel nieuwe gebieden zal derhalve bij *Deschampsia* niet snel kunnen verlopen. Het is echter altijd mogelijk dat een enkel zaadje over een grote afstand door de wind wordt vervoerd en op een geschikte, nog niet gekoloniseerde plaats terechtkomt. Deze kans is echter gering.

Het enige grote voordeel dat de generatieve voortplanting bij *Deschampsia* lijkt te hebben ten opzichte van de vegetatieve voortplanting is het vermogen nieuwe genetische combinaties aan de populatie toe te voegen in het geval van kruisbevruchting*. Mogelijk speelt de generatieve voortplanting van *Deschampsia* wanneer geen begrazing plaatsvindt alleen in de uitbreidingsfase een rol van enige betekenis, waarna in de ge-

* gesteld dat er genetische variatie is.

vestigde fase de op die plaats en onder die omstandigheden best aangepaste genotypen zich via kloonvorming in stand kunnen houden.

Door begrazing nam de dichtheid aan bloeiaren in het open veld af met een factor twee. In het bos was deze afname geringer. Voor dit verschil in afname van de dichtheid aan bloeiaren kunnen twee redenen worden aangevoerd. Ten eerste was de dichtheid aan bloeiaren in het bos lager dan in het open veld door een verminderde instraling van zonlicht (zodat de runderen mogelijk minder schade konden aanrichten), ten tweede was de begrazingsdruk in het bos waarschijnlijk lager dan in het open veld.

Aangenomen kan worden dat ten gevolge van begrazing de spreiding van de bloeiaren over de beschikbare ruimte heterogener is geworden (in de begraasde situaties is de standaardafwijking relatief hoger dan in de onbegraasde situaties). Dit betekent dat, gezien de geringe verspreiding van de zaden door de wind, ook de spreiding van het zaad over de beschikbare ruimte heterogener is geworden. Op plaatsen met een vegetatie die geheel of bijna geheel uit *Deschampsia* bestond is de begrazing intensief geweest en bevonden zich geen of bijna geen bloeiaren. Op plaatsen waar de vegetatie gedomineerd werd door *Vaccinium* werd daarentegen weinig of niet gegraasd, waardoor de dichtheid aan bloeiaren van *Deschampsia* hier vaak hoog was. Dit betekent dat het grootste deel van het gevormde zaad terecht kwam op plaatsen waar de vegetatie dicht en gesloten was, terwijl geen of bijna geen zaad terecht kwam in een intensief begraasde en dus korte, open vegetatie.

Uit de kiemprouven bleek dat slechts zeer weinig bloemen een zaadje hadden opgeleverd. In het gunstigste geval (de situatie 'open, onbegraasd') was dit bij 2% van de bloemen het geval, in alle andere gevallen lag dit percentage ver onder de 1%. De bevruchtingspercentages zijn waarschijnlijk hoger geweest, waarna verliezen kunnen zijn opgetreden door predatie en ziekten van bevruchte zaden aan de bloeiar. Wanneer wordt aangenomen dat deze verliezen niet afhankelijk waren van de dichtheid aan bloeiaren kunnen de gevonden verschillen evenredig verondersteld worden aan de verschillen in bevruchtungskans.

In het open veld bleek dat in de begraasde situatie ongeveer vijf maal zo weinig bloemen een kiembaar zaadje hadden gevormd dan in de onbegraasde situatie. De dichtheid nam hier door begrazing af met een factor twee, zodat de totale zaadproduktie (zaden/m²) in de begraasde situatie ongeveer tien maal zo laag was als in de onbegraasde situatie. Omdat in het bos de bloeiarendichtheid lager was dan in het open veld (tengevolge van een verminderde instraling van licht) en omdat veel minder bloemen een kiembaar zaadje vormden dan in het open veld was de totale zaadproduktie in het bos veel lager dan in het open veld.

In het bos bleken in de begraasde situatie juist vijfmaal zo veel bloemen een kiembaar zaadje geproduceerd te hebben, terwijl de dichtheid aan bloeiaren afnam met een factor 1.3. Hierdoor was de totale zaadproduktie in het bos ongeveer vier maal hoger in de begraasde dan in de onbegraasde situatie.

De gevonden verschillen in zaadproduktie kunnen mogelijk verklaard worden door verschillen in kans op kruisbevruchting. Deze kans op kruisbevruchting hangt af van de dichtheid aan bloeiaren en de genetische diversiteit onder deze bloeiaren, aangezien meerdere bloeiaren tot dezelfde kloon kunnen behoren en derhalve genetisch identiek zijn. Zelfbevruchting zou hierbij vermeden kunnen worden door een systeem van 'self incompatibility' zoals is aangetoond bij Festuca rubra (Harberd, 1961). Net als Deschampsia is Festuca een overblijvend gras dat zich via rhizomen kan uitbreiden en op deze wijze klonen vormt. Het voordeel van een systeem van 'self incompatibility' voor dergelijke soorten is dat het een manier kan zijn om het behoud van genetische diversiteit via kruisbevruchting (dus vorming van nieuwe genencombinaties) te waarborgen.

Wanneer wordt aangenomen dat kloonvorming op deze wijze de zaadproduktie kan beïnvloeden, dan zal het effect hiervan in het bos groter zijn dan in het open veld, aangezien hier de mogelijkheden tot generatieve voortplanting meer beperkt zijn dan in het open veld. De bloeiarendichtheid is in het bos lager en waarschijnlijk zijn de omstandigheden voor kieming en overleving van zaailingen er ook minder gunstig. De gevonden resultaten zijn hiermee in overeenstemming, alleen de toegenomen zaadpro-

duktie (met een factor 4) in het bos in de begraasde situatie ten opzichte van de onbegraasde situatie is niet goed te verklaren. De genetische diversiteit kan er zijn toegenomen tengevolge van een toegenomen kans op kieming en overleving van zaailingen, twee jaar begrazing lijkt echter wel erg kort voor een verhoging van de zaadproduktie met een factor 4. Ook het feit dat de situatie 'open, onbegraasd' eerst één jaar begraasd is geweest en daarna een jaar niet begraasd, kan hier ~~de genetische diversiteit en daarmee ook de zaadproduktie hebben~~ verhoogd.

Van de berekende hoeveelheid geproduceerd zaad per vierkante meter bleek gemiddeld over alle proefsituaties 37% in november als zaailing in de vegetatie teruggevonden te worden. De onderlinge verschillen tussen de vier situaties waren niet groot (sd=7%), wel lag echter in de beide begraasde situaties het percentage hoger dan in de beide onbegraasde situaties. Hieruit kan geconcludeerd worden dat door begrazing de omstandigheden (de frequentie aan 'safe sites') voor kieming en overleving van zaailingen vóór het winterseizoen mogelijk zijn verbeterd. De hoeveelheid zaad die op een bepaalde plaats werd geproduceerd bleek echter in hoge mate bepalend te zijn voor de dichtheid aan zaailingen op die plaats na het bloeiseizoen. De rest van het kiembare zaad (gemiddeld 63%) moet in een zeer vroeg zaailingstadium zijn doodgegaan of in het geheel niet gekiemd zijn.

Geheel tegen de verwachting in bleek het overlevingspercentage van zaailingen in het winterseizoen zeer hoog te zijn (91%). De zaailingen in deze proef waren op het moment van aanvang van de proef echter al wel gemiddeld ongeveer 7 weken oud en hadden dus het stadium van jonge kiemplant al achter de rug. Ook werd de ontwikkeling van deze zaailingen niet negatief beïnvloed door volgroeide Deschampsiaplantjes, aangezien zij in een strooisellaag waren geplant. Uit proeven met zaailingen van Lolium perenne (Kays & Harper, 1974) en Dactylis glomerata (Ross & Harper, 1972) is gebleken dat scheutvorming, groeisnelheid en overleving dichtheidsafhankelijk beïnvloed kunnen worden.

De zaailingen bleken het gehele winterseizoen door (uitgezonderd de perioden van vorst en sneeuw) in staat te zijn nieuwe bladeren te vormen, hoewel de ontwikkeling traag verliep. Door vorst werden de bladeren wel zichtbaar aangetast maar snelle sterfte trad niet op. Het effect van nasterfte is echter niet bestudeerd, hoewel het optreden hiervan wel waarschijnlijk is.

Tussen zaailingen in dichte, gesloten (onbegrasde) vegetatie en zaailingen in open, korte vegetatie (betreden en begrasde) bleek geen significant verschil te bestaan wat betreft dichtheid na het bloeiseizoen en overleving tijdens het winterseizoen. Waarschijnlijk was de tijd te kort om de verschillen in overlevingskans van zaailingen tussen de onbegrasde en de begrasde situatie te meten. Mogelijk treedt sterfte van zaailingen voor een groot deel ook op in het voorjaar (meer concurrentie om water, nutriënten en/of licht) of in de zomer (sterfte door uitdroging). Overigens is van zaailingen van *Deschampsia* bekend dat zij goed kunnen overleven tijdens ongunstige omstandigheden. In het donker kunnen zaailingen van *Deschampsia* lange tijd (3 maanden) in leven blijven (Hutchingson, 1967). Dit blijkt mogelijk te zijn dankzij een zeer laag respiratieniveau (Mahmoud & Grime, 1974).

Door begrazing zal ophoping van *Deschampsia*-strooisel worden tegengewerkt en zal de dichte grasmat uiteen kunnen vallen. Hierdoor zullen de omstandigheden voor kieming en overleving van zaailingen van *Deschampsia*, maar ook van andere planten kunnen verbeteren. Omdat door begrazing de bloeiarendichtheid en daarmee ook de zaadproduktie van *Deschampsia* afneemt, zullen andere planten hierbij in het voordeel zijn ten opzichte van *Deschampsia*. Op den duur kan dit leiden tot veranderingen in soortsaamenstelling binnen het begrasde gebied. Het effect op de soortsaamenstelling zal echter aanvankelijk nog slechts gering zijn gezien de onderzoeksresultaten van Bülow-Olsen (1980).

Op opengevallen plaatsen in de *Deschampsia*-grasmat met een voor kieming van zaden en overleving van zaailingen geschikt microklimaat kunnen kiemkrachtige zaden van soorten die een blijvende zaadvoorraad in de bodem hebben gevormd, of zaden die door de wind zijn aangevoerd, ontkiemen. Zij kunnen hierbij echter wel concurrentie ondervinden van een zich via vegetatieve voortplanting herstellende *Deschampsia*-grasmat.

5. SAMENVATTING.

In een proefgebied van 170 ha. op de Imbosch (Nationaal Park Veluwezoom) is in december 1982 een vijf jaar durend begrazings-experiment gestart met tien Schotse Hooglandrunderen. Doel van dit begrazingsexperiment was het bestuderen van de effecten van begrazing op de vegetatie in de grotendeels door Deschampsia flexuosa vergraste dennebossen. Deschampsia is een overblijvend gras dat zich via rhizomen of via zaad kan voortplanten. Er wordt geen blijvende zaadvoorraad gevormd in de bodem.

Binnen het kader van dit begrazingsexperiment is onderzoek verricht naar het effect van begrazing op de generatieve voortplanting van Deschampsia. Hierbij zijn metingen verricht aan bloeiaardichtheid, zaadproduktie, zaadverspreiding, zaailingdichtheid na het bloeiseizoen en overleving van zaailingen in het winterseizoen. Dit is gedaan voor een (twee jaar) begraasde situatie en voor een onbegraasde situatie in gedund Grovedennebos en op een vergrastheidsterrein.

Door begrazing verminderde de dichtheid aan bloeiaren met een factor twee in het open veld, in het bos was dit effect minder groot. De zaadproduktie bleek in alle gevallen zeer gering te zijn: in het gunstigste geval leverde 2% van de bloemen een kiembaar zaadje op. Door begrazing verminderde de zaadproduktie in het open veld met een factor 10, in het bos echter nam de zaadproduktie toe met een factor 4. Mogelijk nam hier door begrazing de genetische diversiteit en dus de kans op kruisbevruuchting toe. De verspreiding van het zaad door de wind bleek zeer gering te zijn, het overgrote deel van het zaad kwam niet verder dan 1.5 meter van de zaadbron terecht. De dichtheid aan zaailingen bleek sterk afhankelijk van de plaatselijke zaadproduktie, daarnaast werden de omstandigheden voor kieming en overleving van zaailingen als gevolg van begrazing mogelijk iets verbeterd. Tussen een door begrazing en betreding ontstane korte vegetatie en een niet begraasde en betreden lange gesloten vegetatie kon echter geen significant verschil worden aangetoond in zaailingdichtheid na het bloeiseizoen en in overleving na de winter. Van zaailingen die in een strooisellaag in het veld waren overgeplant was na de winter nog 91% in leven. Vorming van jonge bladeren en scheuten bleek bij zaailingen het gehele winterseizoen, met uitzondering van de vorstperioden te kunnen plaatsvinden.

LITERATUUR.

- Arts, G & L. Dederen (1984). Een kwalitatieve en kwantitatieve beschrijving van een deel van de Imbosch (Nationaal Park Veluwezoom) vanuit een historisch gezichtspunt. Intern rapport nr. 743 Vakgroep Natuurbeheer LH. Wageningen.
- Behaeghe, T.J. (1979). De seizoensvariatie in de grasgroei. Proefschrift RU. Gent.
- Bülow-Olsen, A. (1980), Changes in the species composition in an area dominated by Deschampsia flexuosa as a result of cattle grazing. Biol. cons. 18: 257-270.
- Chippendal, H.G. & W.E.J. Milton (1934). On the viable seed present in the soil beneath pastures, J. Ecol. 22: 508-531.
- Grime, J.P. et al. (1981). A comparative study of germination characteristics in a local flora. J. Ecol. 69: 1017-1058.
- Harberd, D.J. (1961). Observations on population structure and longevity of Festuca rubra. New Phytol. 60: 184-206.
- Harberd, D.J. (1967). Observations on natural clones of Holcus mollis. New phytol. 66: 401-408
- Heil, G. (1984). Nutrients and the species composition of heathlands. Proefschrift RU. Utrecht.
- Hill, M.O. & P.A. Stevens (1981). The density of viable seed in soils of forest plantations in upland Britain. J. ecol. 69: 693-709.
- Hutchingson, T.C. (1967). Comparative studies of the ability of species to withstand prolonged periods of darkness. J. Ecol. 55: 291-299.
- Jarvis, P.G. (1964). Interference by Deschampsia flexuosa. Oikos 15 (1): 57-78.
- Kays, S. & Harper, J.L. (1974). The regulation of plant and tiller density in a grass sward. J. ecol. 62: 97-105.
- Mahmoud, A & Grime, J.P. (1974). A comparison of negative relative growth rates in shaded seedlings. New Phytol. 73: 1215-1219
- Miles, J. (1972). Experimental establishment of seedlings on a southern English heath. J. Ecol. 60: 225-234.

- Miles, J. (1973). Early mortality and survival of self-sown seedlings in Glenfishie, Inverness-shire. *J. Ecol.* 61: 93-108
- Miles, J. (1974). Effects of experimental interference with stand structure on establishment of seedlings in *Callunetum*. *J. Ecol.* 62: 675-687.
- Miles, J. (1979). *Vegetation Dynamics*. Chapman and Hall, London New York: 80 pp.
-
- Ross, M.A. & J.L. Harper (1972). Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol.* 60: 77-88.
- Scurfield, G. (1954). Biological flora of the British Isles. *Deschampsia flexuosa*. *J. Ecol.* 42: 225-233.
- Thompson, K. & J.P. Grime (1979). Seasonal variations in seedling banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893-922.
- Watt, A.S. (1931). Preliminary observations on Scottish beech-woods. *J. Ecol.* 19: 137-157.
- Westhoff, V. (1958). De plantengroei van het Nationaal Park Veluwezoom. *Wet. med. KNNV Nr.* 26: 40 pp.
- Westhoff, V. et al. (1973). *Wilde Planten. Flora en vegetatie in onze natuurgebieden*. Uitgave Natuurmonumenten s'Graveland, 3 delen.

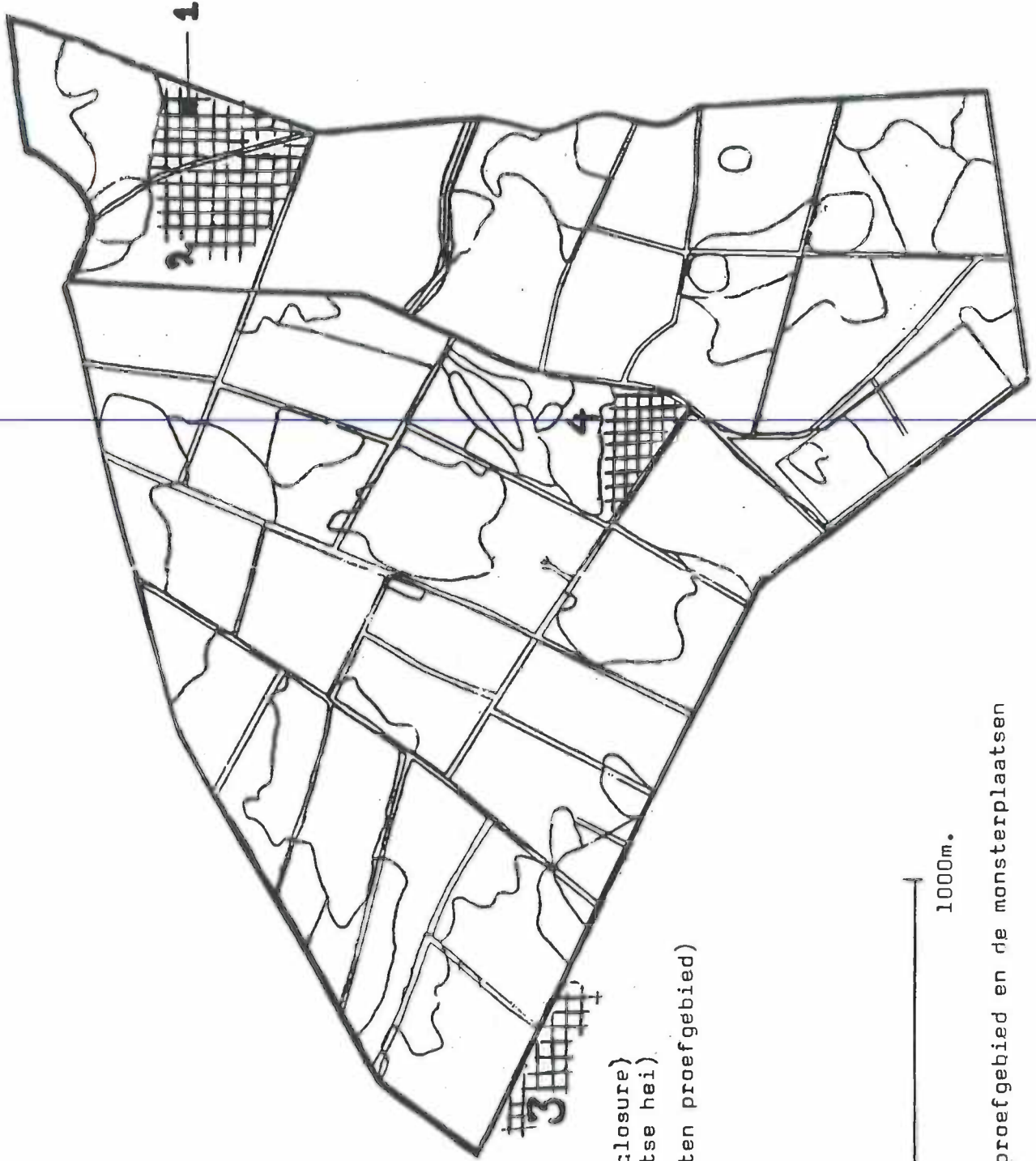
Schaal 1: 10 000

Apeldoorn



N50

Arnhem



- 1. open, onbegrasd (exclousure)
- 2. open, begrasd (Schotse hei)
- 3. bos, onbegrasd (buiten proefgebied)
- 4. bos, begrasd.



Fig. 1. Ligging van het proefgebied en de monsterplaatsen

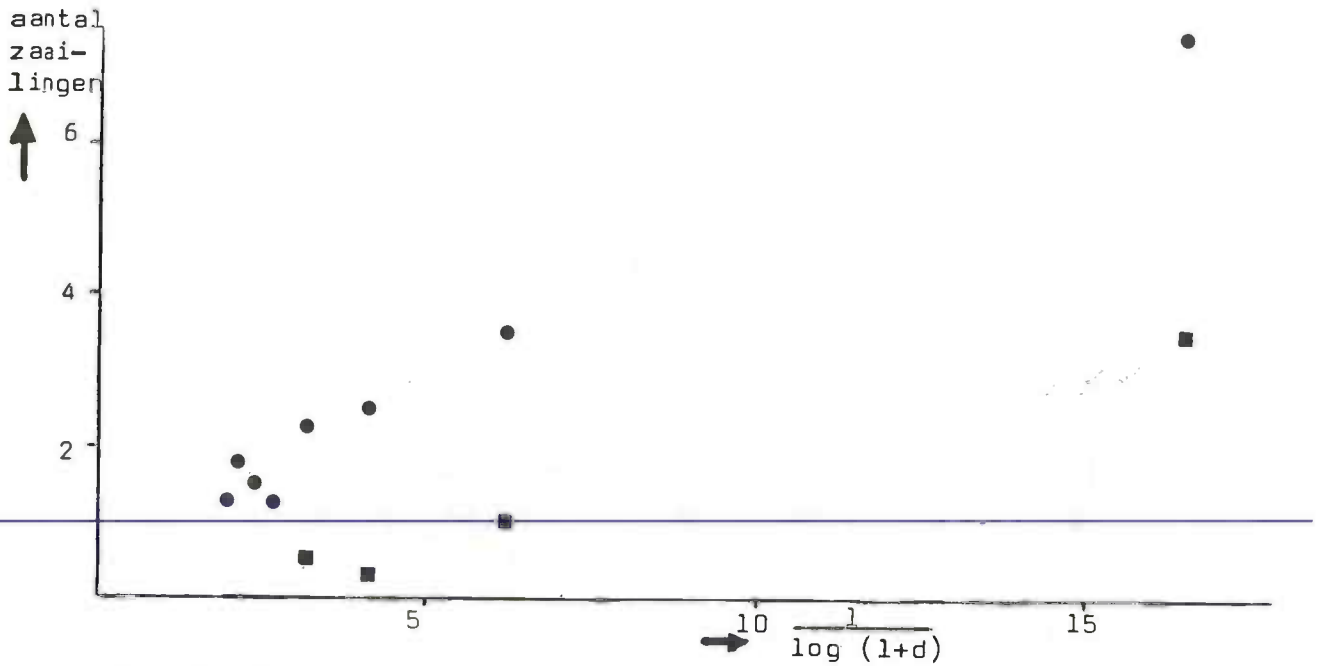


Fig. 2. Gemiddeld aantal zaailingen per 0.3x0.3m. (n=4), uitgezet tegen $(\log(1+d))^{-1}$, waarbij d = de afstand in meters tot een geïsoleerd liggende zaadbron. Rondjes: wind mee; vierkantjes: wind tegen. Gemeten in de eerste week van november.

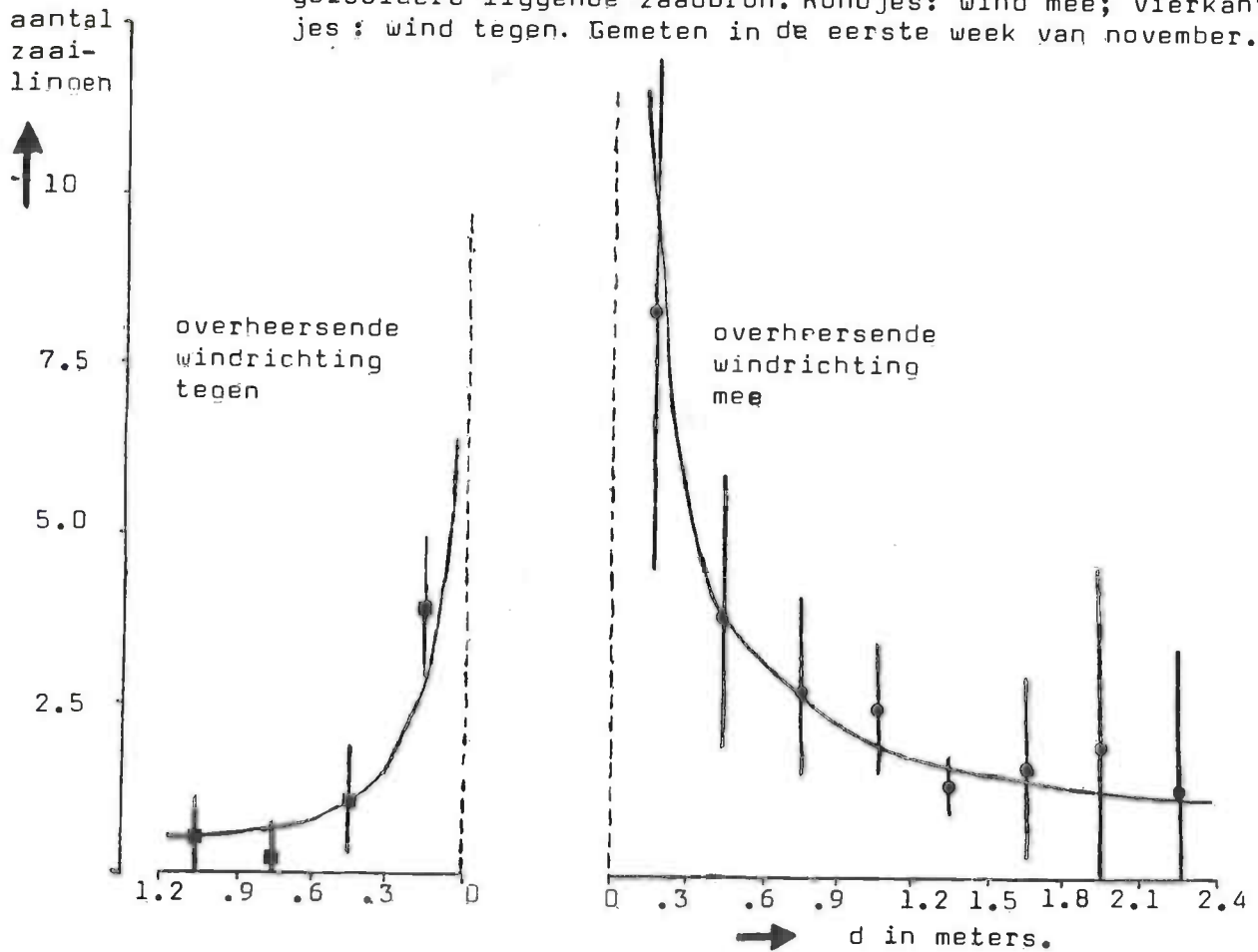


Fig. 3. Gemiddeld aantal zaailingen per 0.3x0.3 meter (n=4), uitgezet tegen de afstand in meters tot een geïsoleerd liggende zaadbron. Voor 'wind tegen' is ingetekend de kromme $z = 0.61(\log(1+d))^{-1}$, voor 'wind mee' de kromme $z = 0.15(\log(1+d))^{-1}$. Gemeten in de eerste week van november.

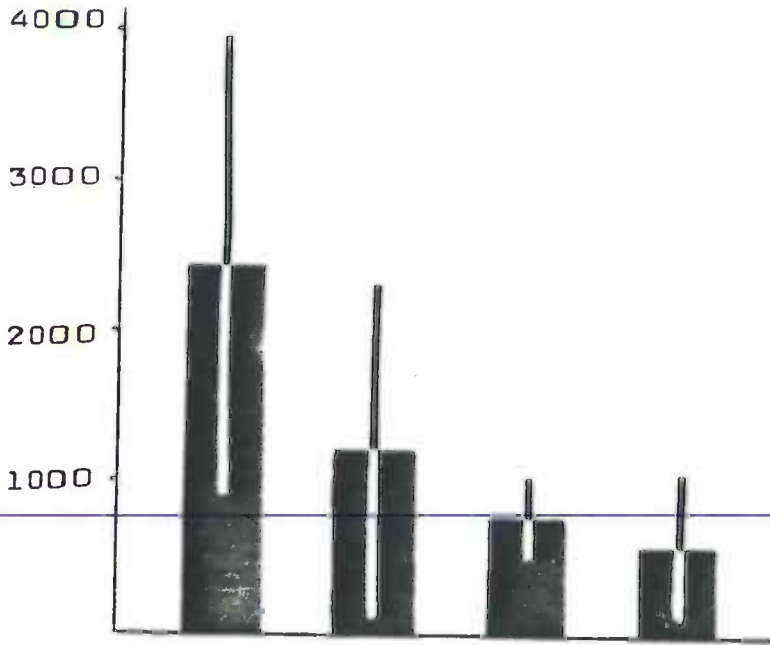


Fig. 4. Gemiddeld aantal bloeiaren per vierkante meter, gemeten tijdens het bloeiseizoen van 1984 (kolom 3: gemeten na het bloeiseizoen). Kolom 1 = open, onbegraasd; Kolom 2 = open, begraasd; 3 = bos, onbegraasd; 4 = bos, begraasd.

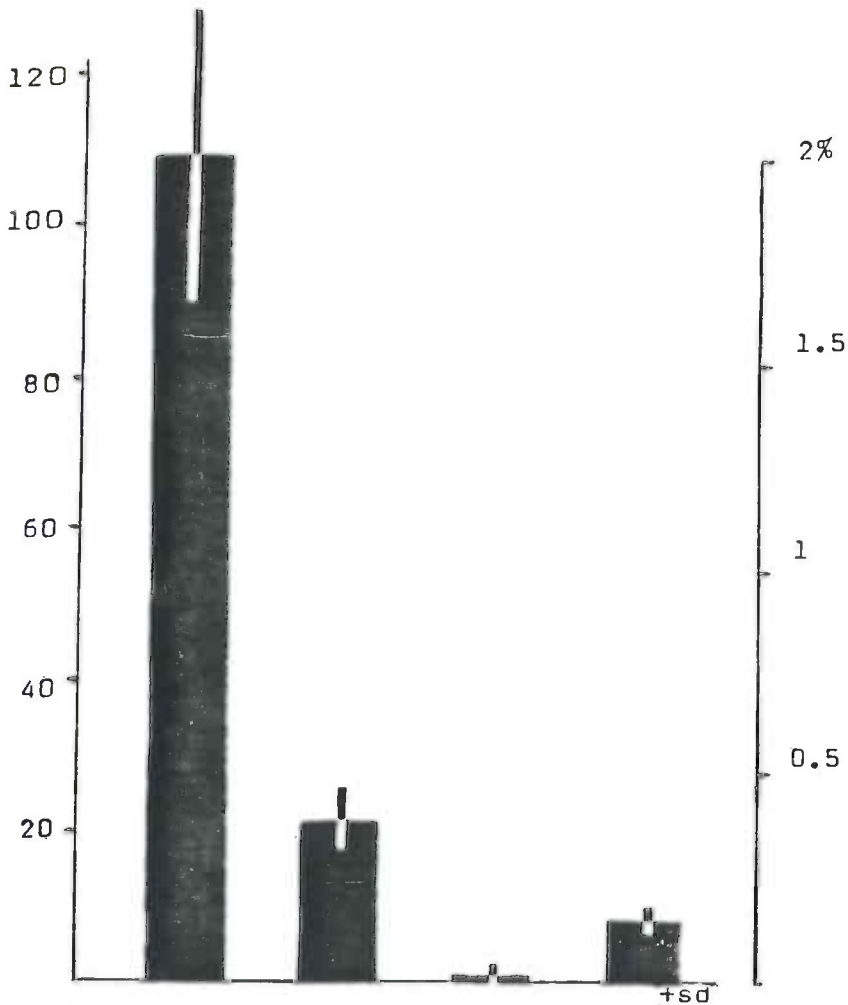


Fig. 5. Gemiddeld aantal gekiemde zaden op filtreerpapier per gram verzameld zaad bij een temperatuur van 5 - 15 °C. De rechter schaalverdeling geeft de berekende kans voor een bloem op het vormen van een kiembaar zaadje. Kolom 1 = open, onbegraasd; 2 = open, begraasd; 3 = bos, onbegraasd; 4 = bos, begraasd.

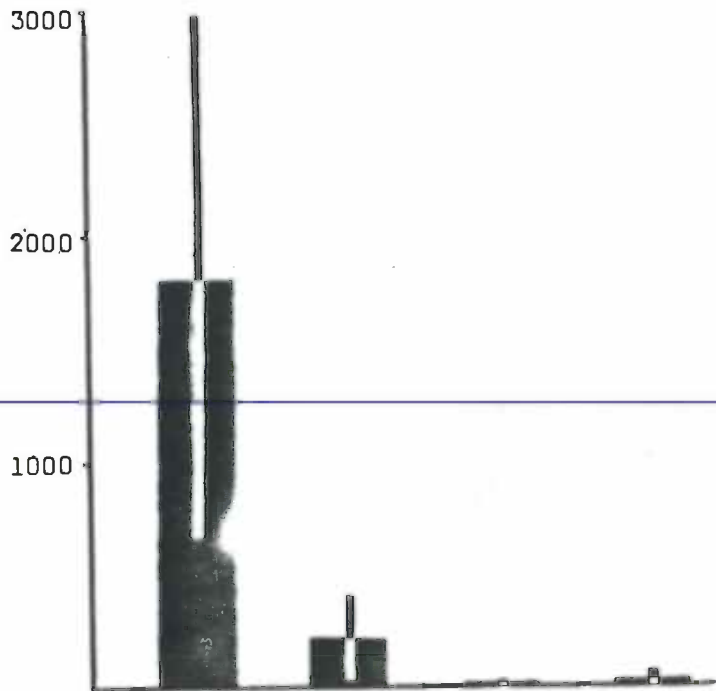


Fig. 6. Gemiddeld aantal zaailingen in het veld, gemeten in november. Kolom 1 = open, onbegraasd; 2 = open, begraasd; 3 = bos, onbegraasd; 4 = bos, begraasd.

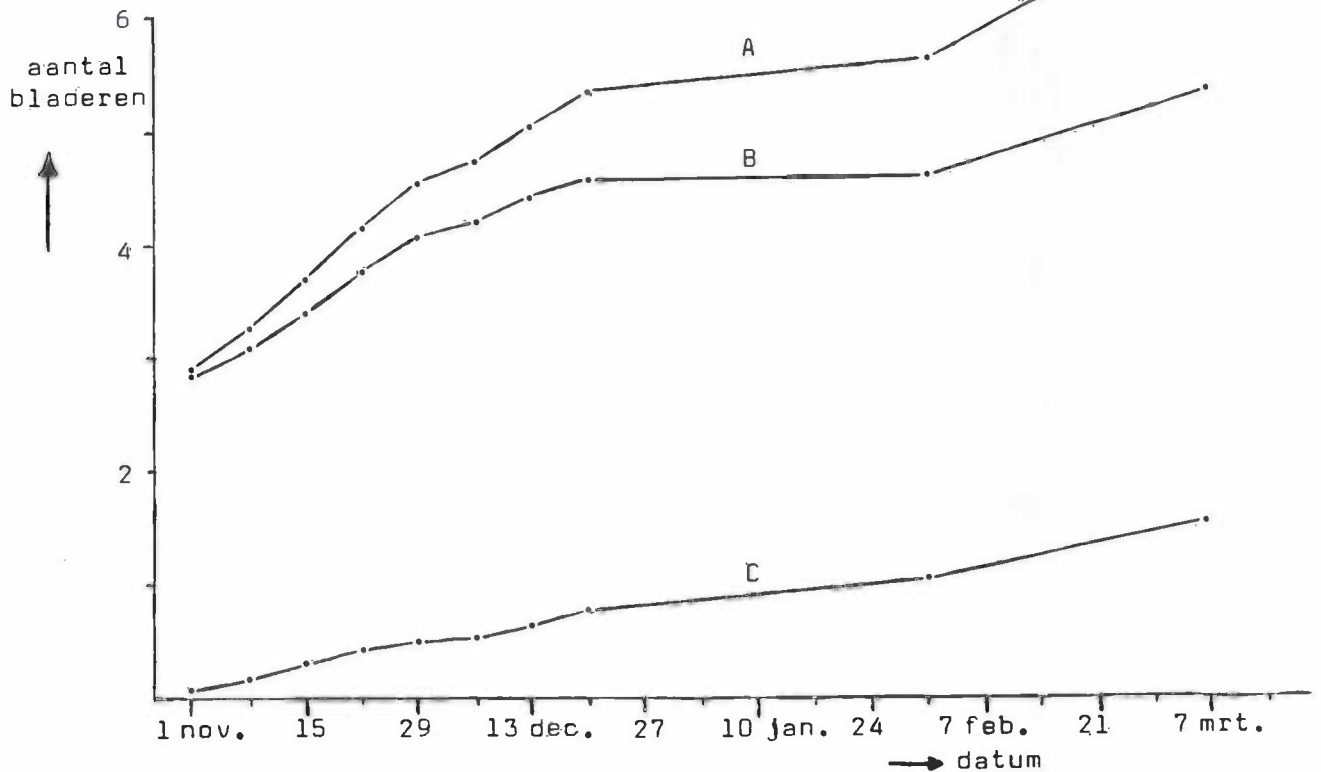


Fig. 7. Groei van zaailingen in een strooisellaag in het veld gedurende het winterseizoen. A = totaal gemiddeld aantal gevormde bladeren per plant; B = gemiddeld aantal levende bladeren per plant; C = gemiddeld aantal afgestorven bladeren per plant. (C = A - B).

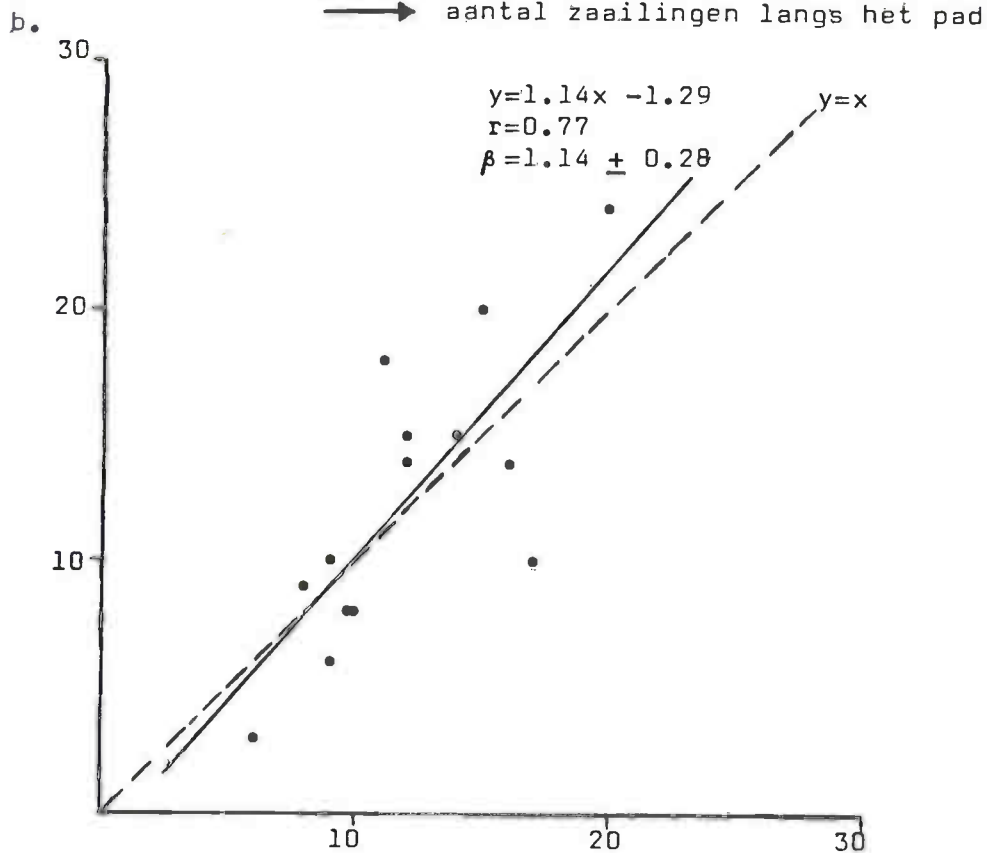
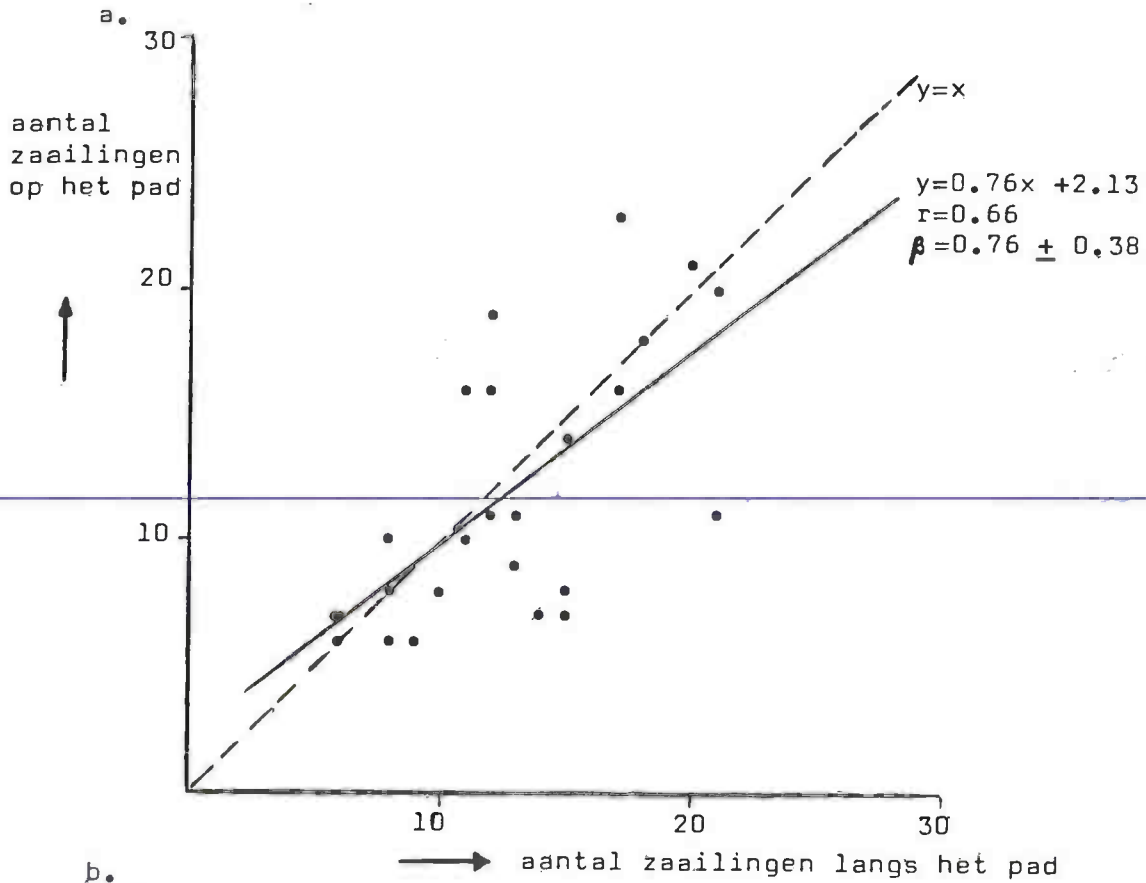


Fig. 8. Aantal zaailingen per monster van 0.2 x 0.2 meter gemonsterd op een door de runderen gevormd pad (met korte, open vegetatie), uitgezet tegen het aantal zaailingen in eenzelfde, aangrenzend monster naast het pad (met lange, gesloten vegetatie).
a: bemonsterd begin december; b: bemonsterd begin februari.

Bijlage 1. Gegevens bemonstering bloeiarendichtheid.
Aantal bloeiaren per teloppervlak.

datum bemonstering	Open onbegraasd		Open begraasd		Bos onbegraasd		Bos begraasd		Tel- oppervlak
23-05-84	24	48	11	12			1	12	10x10cm.
	34	11	18	12			7	3	
	14	0	53	26			10	11	
			23	46			13	20	
			33	22			1	8	
			0	31			6	1	
12-06-84	11	69	25	28			12	3	10x10cm.
	26	30	16	8			3	1	
	17	28	28	5			3	6	
			13	7			5	24	
			8	5			16	5	
			11	8			11	6	
02-07-84	4	28	1	4			11	13	10x10cm.
	7	21	10	13			5	5	
	25	28	10	23			9	6	
			5	12			11	8	
			11	5			12	1	
			5	16			11	5	
23-07-84	29	44	6	0			4	5	10x10cm.
	33	24	3	4			1	1	
	26	9	1	2			3	5	
			5	0			6	1	
			12	0			1	5	
			4	7			0	1	
13-08-84			19	0			6	2	10x10cm.
			6	7			2	3	
			8	4			2	1	
			8	19			1	1	
			8	1			2	0	
			21	6			2	0	
12-11-84						48			30x30cm.
						76			
						44			
						106			
						61			
		n=24	n=60	n=5	n=60				
		\bar{x} = 24.6	\bar{x} = 12.1	\bar{x} = 67	\bar{x} = 5.63				
		sd= 15.14	sd= 11.1	sd= 25.14	sd= 5.15				
omgerekend per m ² :		\bar{x} = 2460	\bar{x} = 1210	\bar{x} = 744	\bar{x} = 563				
		sd= 1514	sd= 1110	sd= 279	sd= 515				

Bijlage 2. Aantallen gekiemde zaden per gram verzameld zaad op vochtig filtreerpapier bij een temperatuur van 5-15°C.

open, onbegraasd	open begraasd	bos, onbegraasd	bos begraasd
119	19	0	10
119	19	2	9
80	26	4	4
114		0	7
n=4	3	4	4
$\bar{K}=108.0$	21.3	1.5	7.5
sd=18.8	4.0	1.9	2.6
s.e.=9.4	2.3	1.0	1.3

Bijlage 3. Aantallen zaailingen per monsteroppervlak gemonsterd in november.

open onbegraasd	open begraasd	bos onbegraasd	bos begraasd
15x15cm.	30x30cm.	30x30cm.	30x30cm.
30	20	2	0
28	24	0	0
50	7	0	2
39	1	1	0
21	4	2	0
54	15	0	4
75	14	0	3
39	37	0	0
32	23	0	12
15	39	1	1
8	16	0	16
92	64	0	2
51	9	0	5
20	5	1	0
55	18	2	8
94	6	1	2
10	36	1	0
63	49	0	5
32	2	0	0
7	20	0	1
$\bar{X}= 40.75$	20.45	0.55	3.05
sd= 25.93	16.92	0.76	4.39
omgerekend per m ² :			
$\bar{X}= 1811.1$	227.2	6.1	33.9
sd= 1151.6	188.0	8.4	48.4
s.e.= 257	50.8	1.9	7.6