

KORTE-TERMIJN EFFECTEN VAN BEMESTING EN BEHEER OP DE SOORTEN-DIVERSITEIT IN KALKGRASLANDEN VAN HET TYPE GALIO-TRIFOLIETUM

Hans Jacquemyn^o, Rein Brys*, Alex Zeevaert*, Martin Hermyn^o & Geert De Blust*,

^o Laboratorium voor Bos, Natuur en Landschap, Universiteit Leuven, België. Vital Decosterstraat 102, B-3000 Leuven, België,

* Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel, België,

+ AMINAL, Afdeling Bos en Groen, Graaf de Ferrarisgebouw, Koning Albert II-laan 20, B-1000 Brussel, België

In een vorige bijdrage van het Natuurhistorisch Maandblad stelden SCHAMINÉE & ZUIDHOFF (1995) voor om de door rundvee begraasde graslanden in Zuid-Limburg als een aparte associatie (*Galio-Trifolietum*) te herkennen. Uit deze studie bleek tevens dat deze gemeenschap in Nederland beperkt blijft tot een twintigtal groeiplaatsen met een gezamenlijke oppervlakte van om en bij 10 hectaren. Ook in Belgisch Limburg kan deze associatie teruggevonden worden, zij het ook hier zeer sporadisch. Gezien hun geringe oppervlakte en het beperkte voorkomen in het landschap zijn deze graslanden uitermate belangrijk geworden voor het natuurbehoud en als-
dusdanig verdienen ze meer aandacht dan ze tot nu toe gekregen hebben. Vermits nog maar weinig geweten is over de gecombineerde effecten van bemesting en beheer, zullen we in dit artikel de eerste resultaten van een bemestings- en beheersexperiment dat thans in Voeren (Belgisch Limburg) loopt, nader toelichten.

INLEIDING

Soortenrijke graslandvegetaties hebben vaak een grote waarde voor het natuurbehoud en bevatten dikwijls een groot aantal zeldzame

en bedreigde plantensoorten. Dit geldt in het bijzonder voor kalkgraslanden (WILLEMS, 1982). De toekomst van deze graslanden is echter onzeker. Hun oppervlakte is immers, meestal ten gevolge van uitgesproken veran-

deringen in landgebruik, sterk achteruitgegaan (WILLEMS, 1990). Maar ook daar waar ze nog aanwezig zijn, blijkt hun soortensamenstelling allerminst stabiel te zijn (WILLEMS et al., 1993).

Karakteristieke plantensoorten van kalkgraslanden zijn vaak aangepast aan lage nutriëntencondities in de bodem. Er kan dan ook verwacht worden dat elke aanrijking met nutriënten, en in het bijzonder met stikstof, uitgesproken effecten zal hebben op de vegetatie. Vaak resulteren gewijzigde nutriëntencondities (bijvoorbeeld door atmosferische stikstofdepositie) in drastische veranderingen in competitieverhoudingen die op hun beurt in de meeste gevallen tot een afname in plantendiversiteit leiden (zie onder meer GRIME, 1979; HUSTON, 1979; TILMAN, 1982, 1988; AERTS & BERENDSE, 1988; BERENDSE et al., 1992; BOBBINK et al., 1998).

Er is echter weinig empirische kennis voorhanden over de tijdspanne waarin deze effecten zich voltrekken (maar zie bijvoorbeeld BOBBINK et al. 1988; BOBBINK 1991; WILLEMS et al., 1993). Uit de literatuur blijkt bovendien dat deze tijdsperiode sterk van vegetatietype tot vegetatietype sterk kan variëren (CARSON & BARRETT, 1988; TILMAN & PACALA, 1993). Op dit ogenblik is het dan ook erg moeilijk om aan te geven wanneer en bij welk niveau van bemesting de effecten ervan op de soortendiversiteit in soortenrijke graslanden duidelijk zullen worden. Daarnaast hebben verschillende vormen van verstoring, zoals maaien, begrazing of branden, eveneens een uitgesproken effect op de vegetatie. Deze verstoringen blijken als gevolg te hebben dat de verdringing van plantensoorten door competitie verhinderd of sterk gereduceerd wordt (HUSTON, 1979) en dat tegelijkertijd openingen in de vegetatie ontstaan die snel kunnen gekoloniseerd worden door tal van



FIGUUR 1

Soortenrijke graslandvegetatie (*Galio-Trifolietum*) op de naar het zuiden gerichte helling van het Veursdal (Voeren) (foto: H. Jacquemyn).

TABEL I

Bodemchemische kenmerken van het bestudeerde kalkgrasland. Waarden zijn het gemiddelde ($\pm$ Std.Dev.) van 8 waarden.

pH	7,62	$\pm$	0,06
C	4,69	$\pm$	0,23
P	5,88	$\pm$	4,35
K	17,03	$\pm$	2,53
Mg	74,00	$\pm$	4,80
Ca	14023,13	$\pm$	1247,05
Na	12,58	$\pm$	0,62
Totaal stikstof	388,03	$\pm$	17,40

Alle voor de plant opneembare gehalten aan voedingselementen zijn uitgedrukt in mg zuiver element per 100 g luchtdroge stof. Het humusgehalte is uitgedrukt in % C.

plantensoorten (McCONNAUGHAY & BAZZAZ, 1987). Vooral de frequentie en de intensiteit van de verstoring zijn bepalend voor de grootte van het effect van deze verstoring op de gemeenschapsstructuur (HUSTON, 1979; DRAKE, 1990).

Op dit ogenblik is er echter weinig geweten over het gecombineerde effect van verstoring en bemesting op de soortendiversiteit (BOBBINK *et al.*, 1998). Dit is des te meer verrassend vermits het juist deze informatie is die natuurbeheerders nodig hebben om de gepaste beheersmaatregelen te kunnen nemen om een maximale soortendiversiteit te behouden.

Het doel van deze studie is dan ook na te gaan hoe kalkgraslanden, *in casu* het *Galio-Trifolietum*, reageren op verschillende niveaus van stikstofaanrijking en verschillende vormen van beheer. Doordat de vegetatie op verschillende schaalniveaus werd onderzocht, kunnen de effecten van beheer en bemesting op verschillende niveaus van gemeenschapsorganisatie geanalyseerd worden. Daarbij werd ook de structuur van de vegetatie, zoals weerspiegeld in het lichtregime op verschillende hoogtes in de vegetatie, als mogelijke verklarende variabele onderzocht.

STUDIEGEBIED

De studie werd uitgevoerd in Voeren in Belgisch Limburg. Dit is één van de weinige plaatsen in Vlaanderen waar kalksteen dagzoomt. Het gebied behoort tot het Mergelland en vormt zo een uitloper van het typische, Zuid-Limburgse landschap. Alle experimenten werden uitgevoerd in een grasland dat duidelijke overeenkomsten vertoont met het *Galio-Trifolietum* zoals dat beschreven werd door SCHAMINÉE & ZUIDHOFF (1995). Typische soorten voor deze ge-

TABEL II

χ^2 -test om na te gaan of soorten significant beïnvloed worden door bemestingsniveau of beheersvorm. Hoge χ^2 -waarden geven weer dat deze soorten sterk beïnvloed worden door beheer of bemesting.

Soort	Beheer ^o	Bemesting
<i>Achillea millefolium</i>	1,13	10,42 *
<i>Ajuga reptans</i>	6,00 *	5,33
<i>Arrhenatherum elatius</i>	1,03	3,10
<i>Bellis perennis</i>	0,00	2,13
<i>Brachypodium pinnatum</i>	1,03	3,10
<i>Briza media</i>	2,13	2,13
<i>Campanula rotundifolia</i>	0,58	2,01
<i>Carex caryophylla</i>	0,00	2,46
<i>Carex flacca</i>	constant	constant
<i>Centaurea jacea</i>	constant	constant
<i>Centaurea scabiosa</i>	constant	constant
<i>Cerastium fontanum</i>	0,00	6,86 (*)
<i>Cirsium acaule</i>	0,00	0,82
<i>Crepis capillaris</i>	0,67	22,67 **
<i>Cynosurus cristatus</i>	0,53	7,47 (*)
<i>Dactylis glomerata</i>	0,58	7,56 (*)
<i>Daucus carota</i>	1,03	3,10
<i>Festuca rubra</i>	2,13	2,13
<i>Heracleum sphondylium</i>	1,03	3,10
<i>Holcus lanatus</i>	1,65	2,01
<i>Hypericum sp.</i>	1,03	2,10
<i>Knautia arvensis</i>	4,80 *	7,47 (*)
<i>Leontodon hispidus</i>	2,13	2,13
<i>Leucanthemum vulgare</i>	constant	constant
<i>Lolium perenne</i>	3,86	1,70
<i>Lotus corniculatus</i>	1,03	3,04
<i>Luzula campestris</i>	4,57	13,71 **
<i>Medicago lupulina</i>	2,13	6,40 (*)
<i>Ononis repens</i>	0,37	4,05
<i>Pimpinella major</i>	2,13	5,33
<i>Plantago lanceolata</i>	constant	constant
<i>Plantago media</i>	0,50	15,00 **
<i>Poa pratensis</i>	1,13	1,38
<i>Poa trivialis</i>	0,00	2,13
<i>Primula veris</i>	constant	constant
<i>Prunella vulgaris</i>	4,57 *	17,79 **
<i>Ranunculus repens</i>	0,37	4,05
<i>Ranunculus acris</i>	2,13	2,13
<i>Ranunculus bulbosus</i>	0,24	4,50
<i>Ranunculus ficaria</i>	1,03	3,10
<i>Scabiosa columbaria</i>	0,13	18,45 **
<i>Senecio jacobaea</i>	0,00	10,67 *
<i>Taraxacum officinale</i>	6,79 *	2,63
<i>Trifolium pratense</i>	1,03	3,10
<i>Veronica chamaedrys</i>	2,13	10,19 *
<i>x Festulolium loliaceum</i>	3,14 (*)	4,05

^o : Fisher's exact test

(*) : $0,05 \leq P < 0,1$; * : $0,01 \leq P < 0,05$; ** : $P < 0,01$

meenschap en die ook in het bestudeerde grasland kunnen teruggevonden worden, zijn *Plantago media* (Ruige weegbree), *Primula veris* (Gulden sleutelbloem), *Ranunculus bulbosus* (Knolboterbloem) en *Cirsium acaule* (Aarddistel). Verder komen een groot aantal rozetplanten zoals *Bellis perennis* (Madeliefje), *Leontodon hispidus* (Ruige leeuwentand), *Leucanthemum vulgare* (Margriet), *Plantago lanceolata* (Smalle weegbree) en *Prunella vulgaris* (Gewone brunel) in relatief hoge bedekkingen voor. De meest voorkomende zeggen en grassen zijn *Carex flacca* (Zeegroene zegge), *Carex caryophylla* (Voorjaarszegge), *Arrhenatherum elatius*

(Glanshaver), *Briza media* (Bevertjes), *Cynosurus cristatus* (Kamgras), *Festuca rubra* (Rood zwenkgras) en *Lolium perenne* (Engels raaigras) (zie ook tabel II).

Het grasland zelf is gesitueerd tussen 180 en 210 m boven de zeespiegel op een zuidgerichte helling met een gemiddelde inclinatie van 30°. De bodem wordt gekarakteriseerd door een relatief hoge pH en een laag fosforgehalte (tabel I). De vegetatie wordt op geregelde tijdstippen gedurende het vegetatiejaar begraasd door runderen. Zoals dat vaak het geval is, maakt ook deze groeiplaats deel uit van een grotere begrazingseenheid waarbij het aangrenzende, lager gelegen deel vlak is

FIGUUR 2

Soortenrijkdom in functie van de oppervlakte voor de verschillende beheersvormen en bemestingsniveaus.

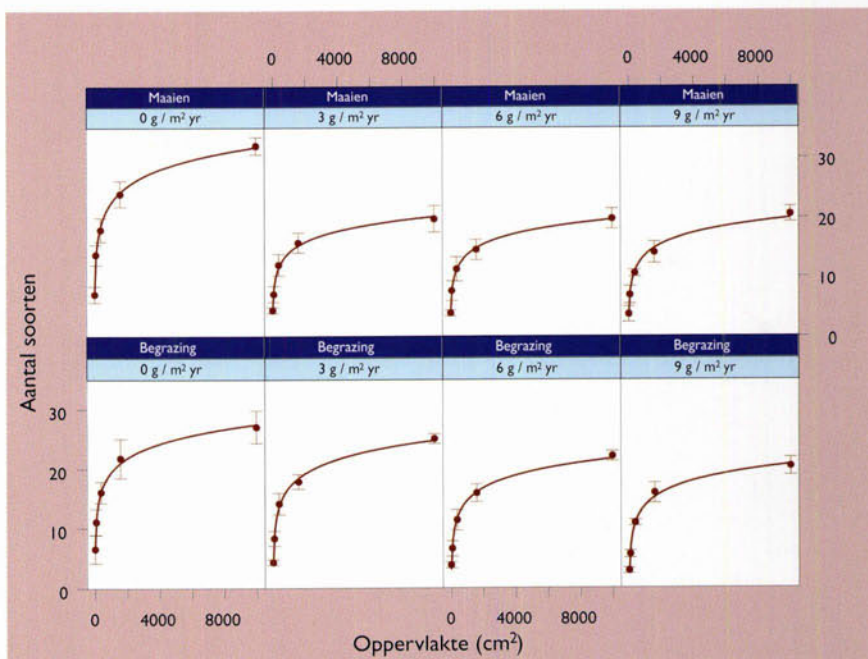
en daardoor vochtiger en bovendien lichtjes bemest wordt. De runderen verblijven dan ook meestal in dit lager gelegen deel van het grasland.

EXPERIMENT

Een proefgebied van 12 m breed bij 20 m lang dat gekenmerkt wordt door een homogene vegetatie werd gekozen om het gecombineerd effect van bemesting en beheer op de diversiteit aan plantensoorten te onderzoeken. Vier niveaus van bemesting (0, 3, 6 en 9 g N / m² of 0, 30, 60 en 90 kg / ha) en twee vormen van beheer (begrazing en maaien) werden toegepast. Bemesting werd toegevoerd in het voorjaar van zowel 1999 als 2000. Elke combinatie werd vier keer herhaald, wat resulteerde in 32 proefvlakken van 1 x 1 m. Begrazing vond herhaaldelijk plaats van eind mei tot eind september. Proefvlakken werden gemaaid eind juni waarbij al het strooisel verwijderd werd.

Half mei werden alle proefvlakken geïnventariseerd naar de aan- of afwezigheid van hogere plantensoorten. Elk proefvlak werd daarbij nogmaals opgedeeld in een reeks van vijf in grootte oplopende deelproefvlakken met één vast hoekpunt. Deelproefvlakjes varieerden hierbij in grootte van 5 x 5 cm, 10 x 10 cm, 20 x 20 cm, 40 x 40 cm tot 1 x 1 m. Op die manier werden in totaal 160 deelproefvlakken geïnventariseerd. Omdat elke plant een bepaalde ruimte inneemt, is het aantal plantensoorten dat op een bepaalde oppervlakte samen kan voorkomen beperkt. Om na te gaan hoe competitie en verstoring de soortenrijkdom per oppervlakte-eenheid beïnvloeden, werden zogenaamde soorten-accumulatie- en verzadigingscurves opgesteld. Deze geven de soortenrijkdom in functie van de oppervlakte weer en laten dus toe na te gaan hoe het aantal soorten dat per oppervlakte-eenheid samen kan voorkomen, wijzigt in functie van de toegediende hoeveelheid stikstof en de vorm van verstoring.

Om het effect van (veranderde) vegetatiestructuur na te gaan, werd in elk proefvlak de fotosynthetisch actieve straling (PAR) gemeten op verschillende hoogten in de vegetatie en juist boven het bodemoppervlak. Hier-



voor werd gebruik gemaakt van de PAR Quantum Sensor (Skye Instruments) die de hoeveelheid quanta tussen 400 en 700 nm telt. Alle metingen werden per proefvlak vier keer herhaald. Lichtpenetratie werd dan berekend als de verhouding van het aantal quanta invallend op een bepaalde hoogte in de vegetatie (uitgedrukt in μmol per vierkante meter) en het aantal quanta invallend juist boven de vegetatie. Ook werd de hoogte van de vegetatie bepaald. Het hoogste punt van de vegetatie werd in elke plot herhaaldelijk ($n = 5$) gemeten langs een transect. Alle lichtmetingen vonden plaats begin mei, voordat proefvlakken begraaasd werden.

Ten slotte werden ook bodemstalen in elk proefvlak genomen. Vier bodemstalen per proefvlak werden grondig gemengd en van het samengestelde staal werden pH, organisch stofgehalte en de nutriënten K, Ca, Mg, P en N gemeten.

GEGEVENSVERWERKING

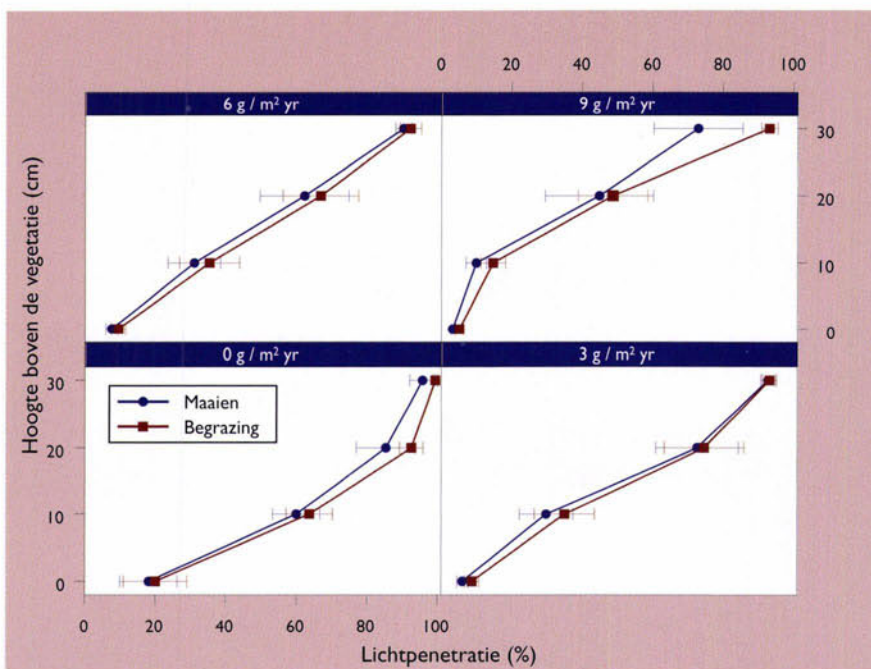
Een Chi2-analyse werd uitgevoerd om na te gaan of het voorkomen van individuele soorten in de verschillende proefvlakken significant beïnvloed wordt door beheer of

TABEL III

Gemiddeld aantal soorten in de verschillende deelproefvlakken na twee jaar (A: begraasde proefvlakken, B: gemaide proefvlakken). Gemiddelden met verschillende letters zijn significant verschillend met een betrouwbaarheidsniveau van $P < 0,001$ (Tukey).

A) Proefvlakgrootte	Bemestingshoeveelheid			
	0 g.m ² /j	3 g.m ² /j	6 g.m ² /j	9 g.m ² /j
5 x 5 cm ²	6,82a	4,20b	4,20b	3,31b
10 x 10 cm ²	11,32a	9,08b	8,18bc	6,99c
20 x 20 cm ²	15,82a	13,95b	12,16c	10,66d
40 x 40 cm ²	20,32a	18,83b	16,13c	14,34d
100 x 100 cm ²	28,31a	26,33a	22,44b	19,25b

B) Proefvlakgrootte	Bemestingshoeveelheid			
	0 g.m ² /j	3 g.m ² /j	6 g.m ² /j	9 g.m ² /j
5 x 5 cm ²	7,08a	4,05b	3,88b	3,62b
10 x 10 cm ²	11,92a	7,66b	7,50b	7,36b
20 x 20 cm ²	16,75a	11,27b	11,11b	11,11b
40 x 40 cm ²	21,59a	14,87b	14,72b	14,84b
100 x 100 cm ²	30,37a	19,67b	19,54b	19,84b



FIGUUR 3

Percentage lichtinval op verschillende hoogten in de vegetatie voor de verschillende beheersvormen en bemestingsniveaus.

bemesting. De effecten van beheer en bemesting op de hoogte van de vegetatie, lichtpenetratie op verschillende hoogtes in de vegetatie en bodemkenmerken werden bestudeerd met behulp van variantie-analyse (ANOVA).

Om uitspraken te kunnen maken over de effecten van beheer en bemesting op de soortendiversiteit, werd de soortenrijkdom vergeleken tussen de verschillende bemestingsniveaus en de verschillende beheersvormen. Dit werd gedaan voor de verschillende proefvlakgroottes. Ten slotte werd ook nagegaan of de manier waarop het aantal soorten toeneemt met stijgende oppervlakte verschilt tussen de verschillende bemestingsniveaus en de verschillende beheersvormen.

RESULTATEN

In tabel II wordt, op basis van aan- of afwezigheid in de onderzochte proefvlakken, de gevoeligheid van een soort voor bemesting of een bepaalde beheersvorm weergegeven. In totaal werden vijf soorten significant beïnvloed door beheer, en dertien soorten door bemesting. Hierbij dient wel de nadruk gelegd te worden dat het gaat om aan- of afwezigheid en niet zozeer om relatieve abundanties. De relatie tussen soortenrijkdom, bemestingsniveau en beheersvormen wordt weergegeven in tabel III en figuur 2. Hieruit blijkt zeer duidelijk dat soortenrijkdom significant afneemt met toenemende stikstofaanrijking. Verder valt het op dat de soortenrijkdom in proefvlakken die begraaasd werden, significant verschillend beïnvloed werd door stikstofaanrijking dan in proefvlakken die gemaaid werden. Soortenrijkdom in gemaaide proefvlakken is over de ganse lijn laag, ongeacht de hoeveelheid stikstof die toegediend werd, terwijl in begraaasde proefvlakken soortenrijkdom meer gradueel afnam in functie van toenemende stikstofaanrijking. Soortenaccumulatiecurves verschillen dan ook significant tussen beheersvormen en niveaus van stikstofaanrijking ($F = 15,67$; $P < 0,001$).

De hoeveelheid licht die door de vegetatie doordringt, verschilt significant met bemes-



FIGUUR 4

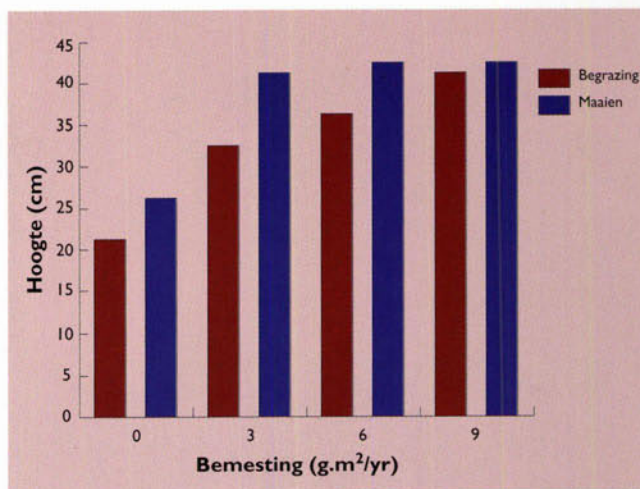
Voorjaarsaspect van het Galio-Trifolietum met Primula veris (Gulden sleutelbloem) (foto: R. Brys).

tingshoeveelheid en tevens met het beheerstype (figuur 3). Proefvlakken die totaal niet bemest werden, ontvingen nog meer dan 20 % van het instralend licht op het bodemoppervlak. Lichtpenetratie op de bodem daalde echter tot minder dan 5 % voor de zwaarst bemeste proefvlakken. De hoeveelheid instralend licht is steeds hoger in begraasde dan in gemaaide proefvlakken, maar beide tonen een gelijkaardig patroon, namelijk een lineaire toename voor de bemeste proefvlakken en een logaritmisch patroon in de niet-bemeste proefvlakken (figuur 3). De hoogte van de vegetatie hangt hiermee nauw samen. Ook hier merken we een trapsgewijze toename in vegetatiehoogte met toenemende bemesting wanneer proefvlakken begraasd werden en een consistent hoge vegetatie wanneer deze gemaaid werden (figuur 5).

DISCUSSIE

De resultaten geven duidelijk weer dat zelfs op een korte tijdsperiode van 1,5 jaar belangrijke verschillen in vegetatiestructuur en soortensamenstelling als gevolg van toegenomen stikstofcondities in de bodem kunnen optreden. Dit impliceert dat deze graslandgemeenschappen bijzonder gevoelig zijn voor elke vorm van stikstofaanrijking. Daarenboven is duidelijk gebleken dat de vegetatie verschillend reageert op stikstofaanrijking naargelang het beheer dat erop wordt toegepast. Dit is in scherpe tegenstelling met de resultaten van WILSON & TILMAN (1991) die vonden dat stikstofaanrijking gelijkaardige effecten had op de vegetatie, ongeacht het verstoringregime dat er werd op toegepast. In ons geval leidde stikstofaanrijking, ongeacht de toegediende concentratie, tot een scherpe afname in soortenrijkdom wanneer de vegetatie gemaaid wordt, terwijl een eerder graduele afname in soortenrijkdom optreedt wanneer het grasland begraasd werd. Verschillende hypothesen kunnen geformuleerd worden om de hogere soortenrijkdom, in vergelijking met gemaaide proefvlakken, onder verschillende bemestingsconcentraties in begraasde proefvlakken te verklaren. Vooreerst kan de vorming van openingen in

FIGUUR 5
Hoogte van de vegetatie voor de verschillende beheersvormen en bemestingsniveaus.



de vegetatie, door de regelmatige betreding van koeien, gepaard gaande met een hogere lichtinval, bijgedragen hebben tot het in stand houden van een hogere soortendiversiteit. Openingen in de vegetatie creëren immers ideale kiemingsomstandigheden (GRUBB, 1977) en de hogere lichtpenetratie zorgt voor een lagere kiemplant mortaliteit (NEWMAN, 1973, GOLDBERG & MILLER, 1990). Doordat de vegetatie bovendien herhaaldelijk begraasd werd door het jaar heen, zijn gedurende het volledige vegetatie seizoen kiemingsomstandigheden aanwezig. Op die manier kunnen meer soorten kiemen en zich vestigen omdat er meer tijd voorhanden is voor de vestiging en omdat een grotere verscheidenheid aan soorten (lente-, zomer- en herfstkiemers) openingen kunnen koloniseren in functie van de periode in het vegetatie seizoen (GRIME, 1973).

Een andere mogelijke hypothese is dat begrazing efficiënter competitieve exclusie teweeggaat dan maaien. Maaien is immers weinig selectief en vindt in dit geval slechts eenmaal per jaar plaats. In dit opzicht voldoen de hier vastgestelde patronen aan de zogenaamde 'disturbance/productivity' hypothese (HUSTON, 1979) die stelt dat de frequentie waarmee de reductie in populatiegrootte van competitieve soorten plaatsvindt een uitgesproken effect heeft op de soortendiversiteit van de vegetatie. Zich basierend op computersimulaties met Lotko-Volterra competitievergelijkingen vond HUSTON (1979) dat de diversiteit snel afnam in de afwezigheid van elke vorm van verstoring, terwijl de diversiteit veel langer op een hoog peil bleef wanneer frequente verstoringen in het model ingesloten werden. Bijkomende experimenten zullen opgezet moeten worden om bei-



FIGUUR 6
Bloei van *Scabiosa columbaria* (Duifkruid), een zeldzame soort die ook in het Galio-Trifolietum kan aangetroffen worden (foto: R. Brys).



FIGUUR 7

Bloei van *Cirsium acaule* (Aarddistel), differentiërende soort voor het Galio-Trifolietum (foto: H. Jacquemyn).

de hypothesen van elkaar te onderscheiden. Hoe verhouden deze resultaten zich nu met andere studies die de soortendiversiteit in relatie tot bemesting in kalkgraslanden onderzocht hebben? Sommige studies (e.g. SYKES & VAN DER MAAREL, 1991, MORECROFT *et al.*, 1994) hebben helemaal geen verschillen in soortendiversiteit kunnen aantonen. Andere studies daarentegen vonden zeer uitgesproken veranderingen (e.g. BOBBINK *et al.*, 1988, BOBBINK, 1991, WILLEMS *et al.*, 1993). Hieruit blijkt reeds dat de effecten van bemesting sterk afhankelijk zijn van het bestudeerde vegetatietype en het gevoerde beheer. Er dient hierbij een belangrijk onderscheid gemaakt tussen het door ons bestudeerde vegetatietype en de kalkgraslanden bestudeerd door BOBBINK *et al.* (1988), BOBBINK (1991) en WILLEMS *et al.* (1993). In het laatste geval gaat het over het Krijthellingsgrasland (*Gentiano-Koeleretium*) en kan de zeer sterke reductie in soortendiversiteit praktisch uitsluitend toegeschreven worden aan één enkele soort, namelijk *Brachypodium pinnatum* (Gevinde kortsteel). Bemesting leidde in dit geval tot een spectaculaire toename van deze soort die een groot deel van de overige soorten overwoekerde. In ons geval is Gevinde kortsteel echter volledig afwezig. Bijgevolg kan de vastgestelde achteruitgang niet zomaar vergeleken worden met de resultaten van Bobbink *et al.* (1988), Bobbink (1991) en Willems *et al.* (1993) omdat het hier totaal verschillende plantengemeenschappen betreft.

Samenvattend kunnen we stellen dat verschillende beheersvormen of toegenomen bemestingsniveaus belangrijke gevolgen kunnen hebben op de vegetatiestructuur en de diversiteit aan plantensoorten van soortenrijke graslanden, en dit reeds op zeer korte termijn. Door dit broos evenwicht dienen deze unieke en soortenrijke (relict)graslandssystemen gevrijwaard te blijven van bijkomende bemesting. Het hoeft geen betoog dat met het oog op de toekomst het steeds moeilijker zal worden deze graslanden te beschermen tegen het in grootte toenemende probleem van atmosferische stikstofdepositie. Voorlopig blijkt begrazing de meest efficiënte maatregel te zijn voor een duurzaam behoud van de soorten diversiteit in deze kalkgraslanden.

SUMMARY

SHORT-TERM EFFECTS OF FERTILIZATION AND MANAGEMENT REGIMES ON THE SPECIES DIVERSITY OF GALIO-TRIFOLIETUM TYPE CALCAREOUS GRASSLANDS

The short-term (1.5 years) effects of various management regimes on the response of calcareous grassland vegetation to increased nitrogen levels were investigated. We applied four levels of nitrogen and two types of management in a factorial design. A nested plot design was used to enable us

to investigate species at different levels of community organisation. This also allowed us to establish both species saturation and accumulation curves. The influence of the vegetation structure on species diversity was investigated by studying the light regimes at various heights in the vegetation. Species diversity at all subsampling levels differed significantly, both between management regimes and between nitrogen supply rates, with fertilized plots showing a significantly lower species diversity than non-fertilized plots. Percentages of light penetration differed significantly between management regimes and nitrogen supply rates. Grazing proved to be most efficient method to counter the negative effects of nitrogen supply, but could not prevent grasses from becoming dominant. Decreased light availability, loss of gap formation and proliferation of strong competitors were the main factors explaining the observed decrease in species richness.

LITERATUUR

- AERTS, R. & F. BERENDSE, 1988. The effect of increased nutrient availability on vegetation dynamics in wet heathlands. *Vegetatio* 76: 63 – 69.
- BERENDSE, F., M. J. M. OOMES, H. J. ALTEMA & W. TH. ELBERSE, 1992. Restoration of species-rich meadows. *Biological Conservation* 62: 59 – 65.
- BOBBINK, R., L. BIK & J. H. WILLEMS, 1988. Effects of nitrogen fertilization on vegetation structure and dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grassland. *Acta Botanica Neerlandica* 37: 231 – 242.
- BOBBINK, R. 1991. Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland. *Journal of Applied Ecology* 28: 28 – 41.
- BOBBINK, R., M. HORNUNG & J. G. M. ROELOFS, 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86: 717 – 738.
- CARSON, W. P. & G. W. BARRETT, 1988. Succession in old-field plant communities: effects of contrasting types of nutrient enrichment. *Ecology* 68: 984 – 994.
- DRAKE, J. A., 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *TREE* 5: 159 – 164.
- GOLDBERG, D. E. & T. E. MILLER, 1990. Effects of different resource additions on species diversity in an annual plant community. *Ecology* 71: 213 – 225.
- GRIME, J. P., 1973. Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1: 151 – 167.
- GRIME, J. P., 1979. *Plant Strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
- GRUBB, P. J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107 – 145.
- HUSTON, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113, 81 – 101.

- MCCONNAUGHAY, K. D. M. & F. A. BAZZAZ, 1987. The relationship between gap size and performance of several colonizing annuals. *Ecology* 68: 411 – 416.
- MORECROFT, M. D., E. K. SELLERS & J. A. LEE, 1994. An experimental investigation into the effects of atmospheric deposition on two semi-natural grasslands. *Journal of Ecology* 82: 475 – 483.
- NEWMAN, E. I., 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature* 244: 310.
- SCHAMINÉE, J. H. J. & A. C. ZUIDHOFF, 1995. Het *Gallio-Trifolietum*: Een miskende associatie uit het mergelland. *Natuurhistorisch Maandblad* 84: 90 – 96.
- SYKES, M. T. & VAN DER MAAREL, E., 1991. Spatial and

temporal patterns in species turnover in the limestone grasslands of Öland, Sweden. Abstracts 34th IAVS Symposium on mechanisms in Vegetation Dynamics, Eger, Hungary.

- TILMAN, D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New-Jersey.
- TILMAN, D., & S. PACALA, 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs, R. E. & D. Schlüter, Species diversity in ecological communities. The University of Chicago Press, Chicago, pg. 13 – 25.
- WILLEMS, J. H., 1982. Phytosociological and geographical survey of *Mesobromion* communities in Western Europe. *Vegetatio* 48: 227 – 240.

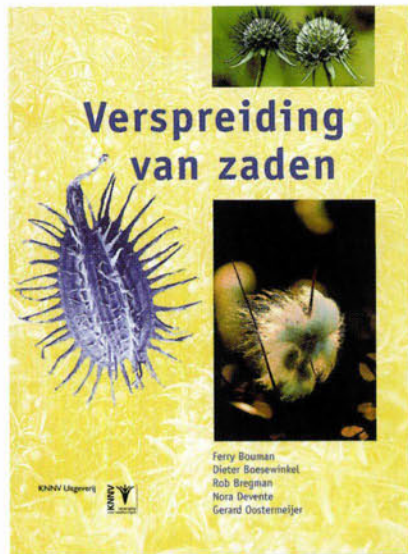
WILLEMS, J. H., 1990. Calcareous grasslands in Continental Europe. In *Calcareous grasslands: ecology and management*, ed. Hillier, S. H., Walton, D. W. H., Wells, D. A., Bluntisham Books, Bluntingham, pg. 3 – 10.

- WILLEMS, J. H., R. K. PEET & L. BIK, 1993. Changes in chalk-grassland structure and species richness from selective nutrient additions. *Journal of Vegetation Science* 4: 203 – 212.
- WILSON, S. D., TILMAN, D., 1991. Interactive effects of fertilization and disturbance on community structure and resource availability in an old-field plant community. *Ecology* 88: 61 – 71.

BOEKBESPREKING

VERSPREIDING VAN ZADEN

BOUMAN F., D. BOESEWINKEL, R. BREGMAN, N. DEVENTE & G. OOSTERMEIJER, 2000. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht. 240 pp. ISBN 90 5011 133 5. Prijs f 59,50 (f 54,50 voorleden NHGL). U kunt de uitgave bestellen door het bedrag + f 7,- verzendkosten over te maken op giro 13028 van de KNNV uitgeverij te Utrecht o.v.v. titel en code "D38". Ook verkrijgbaar via de boekhandel.



In dit boek worden de verschillende vormen van zaadverspreiding van bloemplanten uit de Nederlandse wilde flora op een zeer toegankelijke wijze beschreven en geïllustreerd aan de hand van een groot aantal voorbeelden. Het boek is in begrijpelijke taal geschreven, voorzien van een uitgebreide verklarende woordenlijst en overzichtelijk van opzet. In de inleiding gaan de auteurs in op het nut van zaadverspreiding voor de plant en op de verschillende wijzen waarop zaadverspreiding tot stand kan komen. In een tabel worden de verschillende vormen van zaadverspreiding en vegetatieve verspreiding nog eens duidelijk naast elkaar gezet. De auteurs volgen de gebruikelijke indeling van zaad-

verspreidingsvormen in een aantal hoofdgroepen: verspreiding door wind, water, de plant zelf en dieren, waarbij in dit boek verspreiding door mieren als afzonderlijke groep is opgenomen. Aan elk van deze hoofdgroepen is een hoofdstuk gewijd. Per hoofdgroep wordt eerst een beschrijving gegeven van de verschillende manieren waarop planten de verspreiding van hun zaden kunnen bewerkstelligen. Verspreiding door water, bijvoorbeeld, kan plaatsvinden doordat zaden in oppervlaktewater terechtkomen en meedrijven met de stromingen in het water, of door de wind over het water worden voortgeblazen. Maar ook kunnen zaden worden verplaatst door afstromend regenwater, of door neerspuddende regendruppels, die met zoveel kracht de zaden raken, dat zij weggeschoten worden. Na deze algemene beschrijving volgt een reeks voorbeelden van plantensoorten die hun zaden op een typerende manier verspreiden. Deze zijn zeer illustratief en geven tezamen een goed beeld van de grote verscheidenheid aan zaadverspreidingsvormen in de Nederlandse flora.

Op systematische wijze wordt per besproken plantensoort vermeld wat de belangrijkste verspreidingsvormen zijn, wanneer de verspreidingsperiode is, wat de verspreidingseenheid is (een zaad, vrucht, aartje enz.) en wat de kenmerken daarvan zijn (afmetingen, kleur en gewicht). Daarna worden de bijzonderheden van de verspreidingseenheid, de zaadverspreiding én de vegetatieve verspreiding, en de kieming van de zaden besproken. Bijvoorbeeld, dat de zaden van Wilde peen met hun talrijke stekels niet voornamelijk door dieren, maar juist door de wind worden verspreid en dat de zaden drie tot vier jaar hun kiemkracht behouden. Tot slot volgen per soort meestal enkele verwijzingen naar literatuur waar meer over de (zaad)verspreiding en kieming van de betreffende soort gevonden kan worden. Deze informatie gaat vergezeld van zeer mooie foto's van de plant en de zaden. In totaal worden 81 plantensoorten besproken.

Om van meer dan alleen de besproken soorten informatie te geven, is door de auteurs een tabel opgenomen waarin van alle Nederlandse plantengeslachten kan worden opgezocht wat hun meest voorkomende verspreidingsvormen zijn. Helaas blijft het op deze manier wel lastig om de versprei-

dingsvorm van een bepaalde soort te achterhalen, aangezien er de nodige geslachten zijn met een grote diversiteit aan verspreidingsvormen (bijvoorbeeld *Carex* of *Centaurea*). Als men van een bepaalde soort de verspreidingsvorm wil weten, moet men kiezen uit de vormen die vermeld staan bij het geslacht. Het boek biedt dan ook geen naslagmogelijkheden om van een willekeurige plantensoort gegevens te achterhalen.

Zo is het waarschijnlijk ook niet bedoeld: de auteurs geven in het voorwoord aan "een modern en overzichtelijk werk, waarin niet de soorten maar het begrip zaadverspreiding in zijn totaliteit centraal staat" te hebben willen schrijven. Dat doel hebben zij zeker bereikt. Een bijkomende reden voor het schrijven van dit boek is voor de auteurs "de huidige belangstelling voor natuurbescherming en natuurbeheer waarbij ook kennis van de zaadverspreiding van plantensoorten van belang is". In het boek is dan ook een hoofdstuk over verspreiding en natuurbeheer opgenomen. Hierin wordt het belang van toevalsprocessen bij de verspreiding van zaden benadrukt. Een zaadje dat is aangepast aan verspreiding door mieren, dus over korte afstanden, zal mogelijk door in modder aan de poten van een ree te blijven kleven toch over grote afstanden verspreid kunnen worden. Aangezien die toevalsprocessen van groot belang zijn, maar zeer moeilijk in te schatten, zal het nut van de beschrijvingen van meest voorkomende verspreidingsvormen in dit boek voor praktisch natuurbeheer beperkt zijn. Na het lezen van alle informatie weet men nog niets over de gemiddelde afstand die zaden middels een bepaalde verspreidingsvorm kunnen afleggen, of de kans dat ze met een bepaalde verspreidingsvorm verspreid zullen worden; zelfs aantallen zaden per plant zijn vaak niet bekend.

Dit neemt echter niet weg dat men door het lezen van dit boek goed geïnformeerd wordt. En zo lang een volledig overzicht van de verspreidings- en kiemingsgegevens van de zaden van alle West-Europese plantensoorten nog op zich laat wachten, is dit het meest volledige overzicht. En het is door alle informatie, de prachtige foto's en de goede vormgeving ook gewoon een heel leuk boek om in de boekenkast te hebben.

Merel Soons