

De invloed van de moslaag op kieming en vestiging van hapaxanthen in een kalkgrasland

B.F. Van Tooren, P.J. Keizer en H.J. During

Vakgroep Botanische Oecologie, Rijksuniversiteit Utrecht, Lange Nieuwstraat 106, Utrecht.

Kalkgraslanden behoren tot de meest soortenrijke milieu's in Nederland. Deze soortenrijkdom is zowel een gevolg van het voor Nederlandse begrippen uitzonderlijke milieu, droge zonnige hellingen op kalkgrond, als wel het gevoerde extensieve beheer. Hier is niet, zoals op zo veel plaatsen, het reeds vele jaren extensief gebruikt zijn voorwaarde voor soortenrijkdom: ook pas sinds kort als kalkgrasland beheerde reservaten, zoals de vroeger als akker gebruikte Wrakelberg en Wylder Akkers, zijn zeer soortenrijk. De geringe bodemontwikkeling en de onafhankelijkheid van grondwater zijn belangrijke factoren ter verklaring van het hier wel en elders niet mogelijk zijn van een snel herstel. Hierbij dient te worden aangetekend dat veel van de nu aanwezige plantensoorten wellicht uit de nog aanwezige zaadvoorraad in de bodem zijn gerecruteerd (SCHENKEVELD en VERKAAR, 1982).

GRUBB (1977) benadrukt het belang van een differentiatie in 'regeneratieniches' voor het handhaven of verkrijgen van een hoge soortenrijkdom. Een grote ruimtelijke verscheidenheid op microschaal kan vele oorzaken hebben. KING (1977) signaleert het belang van mirebulten voor de regeneratie van een aantal plantensoorten in begraaide kalkgraslanden terwijl ook andere kleine verschillen in 'topografie' gevolgen kunnen hebben voor de regeneratie (OOMES en ELBERSE, 1976). Van groot belang voor de regeneratie is ook de aanwezigheid van in ruimte en tijd sterk verschillende 'gaps', open plekken in de vegetatie (GRUBB, 1977). Ook de omringende vegetatie is, door diverse invloeden, van groot belang voor de regeneratie. Zo heeft beschaduwing een sterk negatief effect op de kieming van vele soorten (KING, 1975; SILVERTOWN, 1981).

Ook de moslaag speelt mogelijk soms een belangrijke rol in de kieming en vestiging van hogere planten. Enerzijds groeien mossen en kiemplanten in ongeveer hetzelfde abiotische milieu, anderzijds zal de moslaag een grote invloed kunnen hebben op dit milieu door invloed op temperatuur- en vochtregime alsmede lichtklimaat op het bodemoppervlak en de laag daar direct onder (DURING, 1979). De moslaag wordt uiteraard op haar beurt weer sterk beïnvloed door de er bo-

venstaande kruidlaag. Er zijn vrijwel geen gegevens bekend over een eventueel effect van mossen op de kieming en sterfte van hogere planten. Er zijn enkele voorbeelden bekend van een negatieve interactie (RABOTNOV, 1969; PERTTULA, 1941) doch deze werden beschreven uit andere vegetatietypen en andere klimaatszones.

Het onderzoek vanuit de Universiteit van Utrecht aan de vegetaties van de Zuid-Limburgse kalkgraslanden is momenteel enerzijds gericht op het beschrijven van het effect van verschillende beheersmaatregelen op diversiteit en soortensamenstelling (WILLEMS, 1980, 1983), anderzijds wordt ook getracht causale verbanden te leggen tussen bepaalde milieufactoren en het voorkomen van plantensoorten.

Laatstgenoemd onderzoek wordt vooral verricht op de Wrakelberg en op de hellingen in het Gerendal en heeft als onderwerp de relatie tussen de vegetatiestructuur, o.a. als expressie van een bepaalde beheersvorm, en het voorkomen en de oecologische eigenschappen van vooral kortlevende hogere planten.

Als onderdeel van dit onderzoek is in 1980/1981 een studie verricht naar het effect van een moslaag op kieming en vestiging van een aantal van deze soorten. Parallel aan dit onderzoek wordt ook veel aandacht besteed aan een aantal aspecten van de moslaag

zelf. Hierover wordt wellicht een volgende keer geschreven.

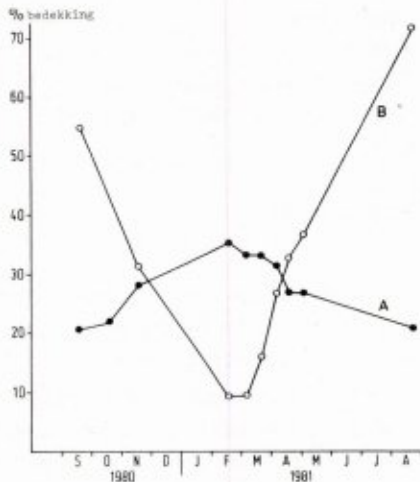
Methode

Het onderzoek is verricht op de Wrakelberg in de gemeente Wylre. Het kalkgrasland op de helling is een Staatsnatuureservaat in beheer bij Staatsbosbeheer. Voor een beschrijving van de berg en haar vegetatie verwijzen we naar enkele eerder in dit tijdschrift verschenen artikelen (DE BOER, 1983; MABELIS en TURIN, 1982). De vegetatie wordt elk najaar éénmaal gemaaid en het maaisel wordt afgevoerd. In 1980 vond dit maaien al half september plaats terwijl dit in andere jaren veelal later gebeurt.

Er is een groot aantal permanente quadraten (PQ's) met een grootte van 1 dm² in de tijd gevolgd. Deze PQ's zijn gedurende de periode half september - half november 1980 3 maal opgenomen, gedurende half februari - half mei 1981 7 maal en eind augustus 1981 nog één maal. Elke keer is in elk PQ geschat in procenten: totale bedekking van resp. kruidlaag, moslaag, afgestorven materiaal en de bedekking van elke mossoort apart. Van elke kiemplant is plaats en tijdstip van kieming en eventuele sterfte genoteerd. Bij de keuze van de plaats van de PQ's is getracht een zo groot mogelijke spreiding aan te brengen in de bedekking van de moslaag alsmede van het soort mos. Mede hierom zijn de PQ's op drie verschillende plaatsen in het grasland geconcentreerd: twee bovenaan en één halverwege de helling. Half november zijn in veel PQ's zaden toegevoegd. Hierbij is gebruik gemaakt van twee maanden eerder ter plaatse verzameld zaad. Het betrof steeds 100 zaden per PQ van resp. *Linum catharticum* (Geelhartje), *Gentianella germanica* (Krijtgentiaan), *Carlina vulgaris* (Driedistel) en *Scabiosa columbaria* (Duifkruid). In de keuze van PQ's met toegevoegd zaad is wederom getracht een zo groot mogelijke spreiding in mosbedekking te creëren. De mosbedekking van een PQ in het najaar bleek echter niet altijd goed te corresponderen met de mosbedekking in het voorjaar, ten tijde van de kieming.

In totaal is er in 30 PQ's zaad van *Linum* toegevoegd, in eveneens 30 zaad van *Gentianella*, in 20 *Scabiosa*-zaad en in 19 PQ's zaad van *Carlina*. In 77 PQ's is niets gezaaid en is dus de 'spontane kieming' gevolgd.

Bij onderzoek naar de invloed van mos- en kruidlaag op kieming en sterfte van hogere planten is interferentie van deze factoren onvermijdelijk. Bij het berekenen van lineaire correlatiecoëfficiënten leken de resultaten echter van dien aard te zijn dat de belangen van resp. mos- en kruid-



Figuur 1. Bedekking van de moslaag (A) en de kruidlaag (B) in de PQ's op de Wrakelberg van september 1980 tot augustus 1981.

laag voor kieming en sterfte duidelijk gescheiden konden worden. Ter controle hierop zijn partiële correlatiecoëfficiënten berekend. Hierbij kan de invloed van één faktor bepaald worden terwijl een tweede faktor constant gehouden wordt.

Voor een bespreking van enkele andere aspecten van het verrichte onderzoek wordt verwezen naar KEIZER *et al* (in prep.).

De Soorten

In het onderzoek zijn 5 soorten hogere planten betrokken: *Linum catharticum* (Geelhartje), *Gentianella germanica* (Krijtgentiaan), *Euphrasia stricta* (Stijve ogentroost), *Scabiosa columbaria* (Duifkruid) en *Carlina vulgaris* (Driedistel). Met uitzondering van *Scabiosa* zijn het allen hapaxanthen: soorten die slechts eens in hun leven bloeien en daarna zaad zetten en afsterven. Van deze soorten heeft de halfparasiet *Euphrasia* de kortste levenscyclus: alle planten komen in het eerste jaar tot bloei waarmee de soort strikte zomerannueel is. *Linum* en *Gentianella* bezitten beide een endotroof mycorrhiza.

Zowel *Linum* als *Gentianella* worden in de literatuur regelmatig éénjarig genoemd maar op de Wrakelberg bloeien vrijwel alle planten pas in het tweede jaar. Beide soorten blijven tot lang na de kieming nog in het cotylstadium of bezitten dan hooguit één paar blaadjes terwijl anderzijds *Euphrasia*

na kieming zeer snel doorgroeit. Van deze drie soorten is alleen *Gentianella* een typische kalkgraslandsoort. Planten van *Carlina* voltooiën hun levenscyclus pas na meerdere jaren en de soort is op de Wrakelberg slechts bij uitzondering tweejarig (VERKAAR en SCHENKEVELD, in prep.). *Scabiosa* is een kortlevende, overblijvende soort hetgeen betekent dat de planten, alhoewel ze veelal niet langer leven, niet altijd na de eerste bloei afsterven. Alle 5 soorten worden regelmatig op de Wrakelberg aangetroffen. *Gentianella* en *Scabiosa* komen massaal voor terwijl *Carlina* met verspreide individuen wordt aangetroffen. *Euphrasia* is bovenaan de helling veel minder talrijk dan elders en in de tabellen zijn van deze soort dan ook uitsluitend de PQ's halverwege de helling gebruikt. Op de Wrakelberg zijn tot nu toe ruim 40 mossoorten aangetroffen. Slechts enkele van deze soorten zijn ook kwantitatief van belang. Het betreft hier echter wel soorten van geheel uiteenlopende levensvormen. In de eerste plaats zijn er de door de ineen-gestengelde takken vaak dichte maten vormende slaapmossen *Pseudoscleropodium purum*, *Camptothecium lutescens*, *Ctenidium molluscum*, *Calliergonella cuspidata* en *Campylium chrysophyllum*. Als andere uiterste zijn er de kleine tapijtjes van het topkapselmos *Weissia controversa*. Een tussenvorm is het plaatselijk massaal aanwezige *Vedermos* (*Fissidens taxifolius* en *F. cristatus*). Van de genoemde soorten zijn alleen *Ctenidium* en *F. cristatus* (cf. ZIJLSTRA, 1979) binnen Nederland min of meer karakteristiek voor kalkgraslandvegetaties.

Van de slechts plaatselijk voorkomende of door hun geringe afmetingen zeer onopvallende soorten kunnen o.a. *Ephemerum recurvifolium*, *Trichostomum crispulum* en diverse *Barbula*- en *Bryum*-soorten worden

genoemd. Deze soorten bezitten zeer uiteenlopende levensvormen maar er ligt een duidelijk accent op soorten van kleine, opvallende plekjes. Het gaat dan veelal om kortlevende, acrocarpe mossen, door DURING (1979) aangeduid als 'colonists' of 'annual shuttle species'.

Mos- en Kruidlaag

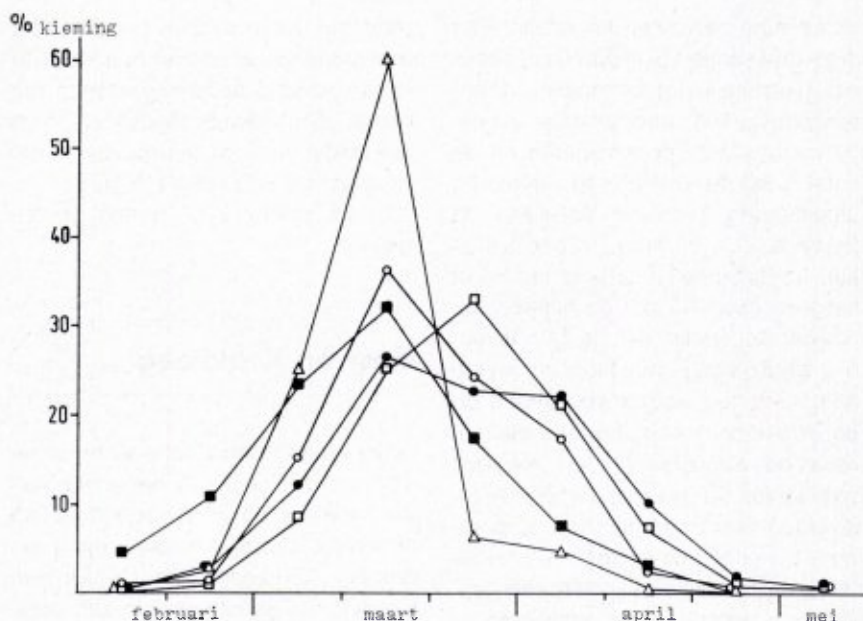
Groei van mossen vindt over het algemeen vooral plaats in het winterhalfjaar terwijl in de zomer sprake is van afsterven, stilstand in groei en/of uitdroging. Expansie van de kruiden treedt in ons gematigde klimaat vooral op in voorjaar en zomer waarna in herfst en winter de biomassa, zeker bovengronds, deels afsterft (fig. 1). Er blijkt op de Wrakelberg een duidelijke negatieve correlatie te bestaan tussen de bedekking van mos- en kruidlaag: naarmate in de winter maar vooral in de zomer de bedekking van de kruidlaag hoger is, is de bedekking van de moslaag lager (tabel I). Lichtgebrek van de mossen, vooral in de zomer, zou hier een verklaring voor kunnen zijn.

Kiemplanten

Een aantal cijfers met betrekking tot kieming en sterfte van *Linum*, *Gentianella*, *Euphrasia*, *Scabiosa* en *Carlina* zijn verzameld in tabel II. Opvallend is het slechts in zeer lage dichtheden voorkomen van kiemplanten van *Scabiosa* en *Carlina* terwijl deze soorten in de zaaiproeven uitstekend kiemden. Dit is vooral merkwaardig omdat met name *Scabiosa* massaal op de Wrakelberg voorkomt. *Euphrasia*, *Carlina*

Tabel I. Gemiddelde bedekking + standaarddeviatie van moslaag en kruidlaag in voorjaar en zomer alsmede lineaire correlatiecoëfficiënten (r) tussen beide (+ + = $P < 0.01$).

	aantal PQ's	gem. bedekking moslaag	in % kruidlaag	r
maart/april	176	32.1 ± 23.7	21.3 ± 7.4	-0.23 + +
mei/augustus	171	23.7 ± 20.6	54.1 ± 14.1	-0.39 + +



Figuur 2. Het verloop van de kieming in de tijd (in % van de totale kieming) bij *Euphrasia stricta* (■), *Carlina vulgaris* (Δ), *Scabiosa columbaria* (○), *Linum catharticum* (□) en *Gentianella germanica* (●).

en *Scabiosa* kiemden gemiddeld iets eerder (half maart) dan *Linum* en *Gentianella* (eind maart/begin april) (fig. 2). In tegenstelling tot de overige soorten kiemt *Scabiosa* ook in zeer geringe dichtheden nog in de zomer (geen cijfers gegeven).

De mortaliteit van de kiemplanten is het laagst bij de soorten met de grootste zaden: *Carlina* en *Scabiosa*. Deze soorten hebben eveneens veel grotere kiemplanten dan *Linum*, *Gentianella* en *Euphrasia*. Laatstgenoemde soort heeft de hoogste mortaliteit.

Linum terwijl de overleving van de kiemplanten van *Carlina* en *Linum* juist positief is gecorreleerd met de moslaag. Van *Euphrasia* waren aan het einde van de eerste zomer te weinig planten over om berekeningen uit te kunnen voeren. Terwijl de kieming van genoemde soorten wordt geremd door de aanwezigheid van een moslaag lijkt de kans om de eerste zomer goed door te komen dus juist po-

sitief beïnvloed te worden door de moslaag! De moslaag leek geen invloed te hebben op kieming en mortaliteit van *Gentianella* en *Scabiosa*.

Discussie

Een moslaag kan via een aantal parameters invloed hebben op kieming en vestiging van hogere planten:

— allelopathie. Zowel van korstmossen als van mossen zijn voorbeelden bekend dat door hen afgescheiden stoffen vermoedelijk remmend werken op kieming en vestiging van hogere planten. Met betrekking tot kalkgraslandmossen is hier echter niets van bekend en effecten lijken in de Nederlandse situatie zeer onwaarschijnlijk.

— 'mechanische' effecten. Een dichte moslaag zou o.a. de mate van predatie of wegtotting van aanwezig zaad kunnen veranderen. Ook geheel andere mechanische effecten zoals het transport van zaad zijn denkbaar.

— microklimaat. Een moslaag zal in het algemeen een temperend effect hebben op fluctuaties in licht-, vocht- en temperatuurregime terwijl ook de kwaliteit van het doorgelaten licht kan veranderen.

Kiemplanten en Moslaag

Er blijken duidelijke correlaties te bestaan tussen het aantal kiemplanten resp. de overlevingskansen van deze kiemplanten en de mosbedekking in een PQ (tabel III). Ondanks de aanwezige correlatie tussen bedekking van mos- en kruidlaag bleken aantallen kiemplanten en de bedekking van de kruidlaag nergens te correleren terwijl er ook geen relatie met de bedekking van de strooisellaag vastgesteld is.

Significant negatieve lineaire correlaties zijn aangetroffen tussen moslaag en kieming van *Carlina*, *Euphrasia* en

Tabel II. Kieming en sterfte van *Linum*, *Gentianella*, *Scabiosa*, *Carlina* en *Euphrasia* in voorjaar en zomer 1981.

	1	2	3	4	5	6
<i>Linum catharticum</i>						
ingezaaide PQ's	29	28.2 ± 11.0	22.3	13.0	84.4	4.4 ± 4.1
niet-ingez. PQ's	142	5.9 ± 8.6			80.9	1.1 ± 1.7
<i>Gentianella germanica</i>						
ingezaaide PQ's	29	17.3 ± 9.0	10.2	15.5	65.7	5.9 ± 4.8
niet-ingez. PQ's	142	7.1 ± 8.4			76.2	1.7 ± 2.1
<i>Scabiosa columbaria</i>						
ingezaaide PQ's	20	17.7 ± 10.9	17.3	6.0	26.3	13.1 ± 10.3
<i>Carlina vulgaris</i>						
ingezaaide PQ's	19	38.6 ± 17.9	38.6	6.0	31.1	26.6 ± 17.7
<i>Euphrasia stricta</i>						
niet ingez. PQ's	56	8.4 ± 6.5		20.6	88.5	1.0 ± 2.1

1: aantal PQ's; 2: aantal kiemplanten per PQ + stand. dev.; 3: percentage kieming van gezaaid zaad (berekend als kieming in ingezaaide PQ's - kieming in niet-ingezaaide PQ's); 4: percentage sterfte tot mei, ingezaaide en niet-ingezaaide PQ's zijn samengenomen; 5: percentage sterfte tot eind augustus; 6: aantal planten per PQ in augustus + stand. dev.

In niet met *Scabiosa* resp. *Carlina* ingezaaide PQ's waren van deze soorten 0.4 resp. 0.03 kiemplanten per PQ.

Naar deze laatste twee aspecten is, voorzover ons bekend, nooit onderzoek verricht. Eerste voorlopige resultaten van eigen onderzoek (KEIZER *et al.*, in prep.) wijzen er op dat onder een dichte moslaag de hoeveelheid doorgelaten licht met meer dan 95% gereduceerd kan worden terwijl de rood/verrood verhouding van het doorgelaten licht dan met meer dan een faktor 2 daalt. Dit laatste is van belang daar van veel soorten bekend is dat zij bij een lage rood/verrood verhouding (als signaal voor beschaduwing!) slecht kiemen (MAYER en POLJAKOFF-MEYBER, 1963; KING, 1975). Het spreekt vanzelf dat dergelijk microklimaatsonderzoek in een moslaag veel technische problemen met zich meebrengt.

In de onderzochte PQ's blijkt de aanwezigheid van een moslaag een remmende invloed te hebben op de kieming van *Carlina* en *Euphrasia* en in mindere mate van *Linum* terwijl de kieming van *Gentianella* en *Scabiosa* hier niet door beïnvloed lijkt te worden. Er werd geen effect waargenomen van de kruidlaag op de kieming van deze 5 soorten. Dit is echter niet zo verwonderlijk daar ten tijde van de kieming de bedekking van de kruidlaag overal nog slechts gering is. Kieming vindt plaats vlak voor de expansie van de kruidlaag.

Een geringere kieming kan betekenen dat relatief veel kiemplanten direct na kieming, voor registratie, alweer zijn gestorven en verdwenen. Waarschijnlijker is echter dat een geringere waargenomen kieming betekent dat meer zaden in kiemrust blijven tot een volgend jaar. Een deel van de zaden zal hierbij ongetwijfeld definitief verloren gaan. Zowel van *Linum* als van *Gentianella* is bekend dat zij hun kieming over meerdere jaren kunnen spreiden (GRUBB, 1976) alhoewel volgens SCHENKEVELD en VERKAAR (in prep.) na het voorjaar vrijwel geen kiemkrachtig zaad van deze soorten meer in de bodem aanwezig is. Het is onduidelijk door welke factoren een moslaag de kieming van genoemde soorten remt. Eén van de mogelijkheden is de reductie van de lichtintensiteit onder een moslaag. *Carlina* kiemt inderdaad slecht in het donker (GRIME *et al.*,

Tabel III. Partiele correlatiecoëfficiënten (*r*) tussen bedekking van de moslaag in maart/april resp. mei/augustus in de PQ's en aantal kiemplanten resp. percentage overleving van deze kiemplanten (PQ's zonder kiemplanten in het tweede geval buiten beschouwing gelaten). Van *Euphrasia* waren in augustus te weinig kiemplanten over om berekeningen uit te kunnen voeren. + : $P < 0.05$; ++ : $P < 0.01$.

	aantal PQ's	kieming		aantal PQ's	overleving	
		r moslaag	r kr. laag		r moslaag	r kruidlaag
<i>Linum catharticum</i>						
ingezaaide PQ's	30	-0.47 + +	-0.26	29	0.45 +	-0.15
niet-ingezaaide PQ's	146	-0.02	-0.05	128	0.17	-0.00
<i>Gentianella germanica</i>						
ingezaaide PQ's	30	-0.13	-0.04	29	0.09	-0.07
niet-ingezaaide PQ's	146	0.11	-0.06	131	0.11	0.09
<i>Scabiosa columbaria</i>						
ingezaaide PQ's	20	0.27	-0.12	19	0.03	-0.34
<i>Carlina vulgaris</i>						
ingezaaide PQ's	18	-0.75 + +	0.49 +	18	0.48 +	0.27
<i>Euphrasia stricta</i>						
niet-ingezaaide PQ's	57	-0.32 +	0.02	—	—	—

1981) maar anderzijds kiemt *Euphrasia* dan prima (SCHENKEVELD en VERKAAR, in prep.). Van *Carlina* is ook de gevoeligheid voor een lage rood/verrood verhouding van het doorgelaten licht bekend (KING, 1975) maar aan de andere kant lijkt *Scabiosa* nog veel gevoeliger te zijn voor verlaging van deze ratio (VERKAAR en SCHENKEVELD, in prep.) en van deze soort werd in onze experimenten de kieming niet geremd door een moslaag.

Het positieve effect van een moslaag op de overlevingskansen van kiemplanten van *Linum* en *Carlina* kan waarschijnlijk toegeschreven worden aan een hoger vochtgehalte onder en in een moslaag dan buiten een moslaag. Zeker in droge kalkgraslanden kunnen kleine verschillen in vochtgehalte van de bodem al van groot belang zijn voor de overleving van toch altijd kwetsbare kiemplanten. Opvallend is dat verschil in bedekking van de kruidlaag de mortaliteit van de kiemplanten hier niet beïnvloedt. Dit hangt waarschijnlijk samen met de gering variatie in bedekking van de kruidlaag in de proefvlakken daar uit eerder onderzoek (VERKAAR *et al.* 1983) al is gebleken dat de hier onderzochte soorten elk een duidelijk verschillend optimum bezitten met betrekking tot de bovengrondse biomassa van de kruidlaag. De voor dit onderzoek ingestelde PQ's

waren echter mede uitgezocht op het in de directe omgeving frequent voorkomen van *Linum*, *Carlina*, *Gentianella* en *Scabiosa* en vermoedelijk heeft de biomassa van de kruidlaag dan ook intermediaire waarden gehad in de PQ's. Als mogelijke verklaring voor de positieve correlatie tussen moslaag en overleving van de kiemplanten moet ook dichtheidsafhankelijke sterfte genoemd worden. Dit is bij de vele en grote kiemplanten van *Carlina* niet uit te sluiten. Kiemplanten zijn vooral aanwezig in de mosarme PQ's (zie tabel III) en vooral hier kan dichtheidsafhankelijke sterfte optreden waardoor het sterftepercentage in mosrijke PQ's - met minder kiemplanten - lager zal zijn. De kleinere en in geringere aantallen aanwezige kiemplanten van *Linum* sluiten dichtheidsafhankelijke sterfte bij deze soort uit.

Zeer opmerkelijk is dat *Carlina* en *Linum* in de loop van hun eerste jaar een duidelijke verschuiving te zien geven van voorkeur voor mosarme naar mosrijke plaatsen. Op de plaatsen waar veel zaden kiemen is de sterfte hoog en omgekeerd. Dit verschijnsel, dat gepaard moet gaan met een verspilling van individuen, is ook waargenomen door VERKAAR *et al.* (1983) met betrekking tot de biomassa van de kruidlaag. Door hen wordt ter verklaring een aantal hypothesen geopperd

doch een bevredigende verklaring ontbreekt tot op heden. Er lijkt in ieder geval bij *Carlina* en *Linum* sprake te zijn van een zeker opportunisme.

GRUBB (1977) stelt dat o.a. de variatie in de regeneratieniche verantwoordelijk is voor de grote soortenrijkdom in sommige graslanden. Ook tussen de 5 hier onderzochte kortlevende soorten zijn verschillen in de regeneratie fase aanwezig. Er zijn geringe verschillen in kiemingstijdstip terwijl er in het effect van kruidlaag (VERKAAR *et al.*, 1983) en moslaag op kieming en vestiging duidelijke verschillen zijn. Kieming van *Linum* blijkt ook sterk gestimuleerd te worden door omwoeling e.d. van de grond zoals bijvoorbeeld door mieren kan worden bewerkstelligd (KEIZER *et al.*, in prep.). In dit verband is het van belang dat in de periode februari - augustus 1981 ca. 3-5% van de ingestelde PQ's verwoest is door mieren die aarde opwoelden en op de vegetatie deponeerden. Het gaat hier slechts om kleine hoopjes in vergelijking met de echte mierebulten zoals voor kalkgraslanden beschreven door KING (1977) doch het effect op kiemplanten en ook mossen is desastreus. Er is in een kalkgrasland zeer veel dierlijke activiteit en dit kan van groot belang zijn voor de regeneratie van veel soorten, zowel negatief - door vernieling - als ook positief door mogelijkheden voor latere kolonisatie. Niet alleen van veel soorten hogere planten is bekend dat zij een voorkeur hebben voor allerlei open plekken ('gaps') in de vegetatie (GRUBB, 1976; KING, 1977), ook van vele mossoorten is de voorkeur voor openvallende plekken evident.

Voor de hier onderzochte soorten *Linum*, *Gentianella*, *Carlina*, *Scabiosa* en *Euphrasia* wordt de plaats van voorkomen in een kalkgrasland in de eerste plaats bepaald door abiotische factoren en biomassa (structuur) van de kruidlaag (VERKAAR *et al.* 1983). Bin-

nen een globaal geschikt milieu lijkt de moslaag een differentierende rol te kunnen spelen met betrekking tot kieming en vestiging. Hoe groot de rol van de moslaag hierin nu precies is, is onderwerp van nader onderzoek. Vast staat dat het belang van mossen in een kalkgrasland niet onderschat mag worden, zowel door de soortenrijkdom (BARKMAN, 1953; WILLEMS, 1980), als ook door hun rol in het hele oecosysteem. Bij het maken van beheerskeuzes voor kalkgraslandvegetaties zal dan ook het voortbestaan van een gevarieerde moslaag één van de in de overwegingen te betrekken aspecten zijn.

Dankwoord

Dank is verschuldigd aan Staatsbosbeheer voor de verleende vergunning voor onderzoek in het natuurreservaat de Wrakelberg. De heren A.J. Schenkeveld en H.J. Verkaar (Rijksuniversiteit Utrecht) stelden bereidwillig vele nog niet gepubliceerde gegevens ter beschikking.

Summary

The relation between a bryophyte layer and emergence and mortality of five short-lived plant species was investigated in a Dutch chalk grassland. Seedling emergence is negatively correlated with bryophyte cover in *Carlina vulgaris*, *Euphrasia stricta* and to a lesser extent in *Linum catharticum*; no significant correlation could be found for *Gentianella germanica* and *Scabiosa columbaris*. Seedling mortality was lower with high bryophyte cover in *Carlina* and *Linum*. Some attention is paid to the possible contribution of bryophytes in the maintenance of differentiation of the regeneration niche in chalk grasslands.

Literatuur

BARKMAN, J.J., 1953. In: DIEMONT, W.H., A.J.H.M. VAN DE VEN en J.J. BARKMAN 1953. De kalkgraslanden van Zuid-Limburg. Publ. Natuurhist. Genootsch. Limburg. Reeks 6 : 1-30.

BOER, D. DE, 1983. De invertebratenfauna van de Zuidlimburgse kalkgraslanden; Mieren I. Natuurhist. Maandbl. 72 : 5-12.

DURING, H.J., 1979. Life strategies of *Bryophytes*: a preliminary review. *Lindbergia* 5 : 2-18.

GRIME, J.P., G. MASON, A.V. CURTIS, J. RODMAN, S.R. BAND, M.A.G. MOWFORTH, A.M. NEAL en S. SHAW, 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.* 69 : 1017-1059.

GRUBB, P.J., 1976. A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biennials in the chalk grassland ecosystem. *Biol. Conserv.* 10 : 53-76.

GRUBB, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52 : 107-135.

KING, T.J., 1975. Inhibition of seed germination under leaf canopies in *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastium holosteoides*. *New Phytol.* 75 : 87-90.

KING, T.J., 1977. The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. 1. Patterns of species in relation to ant-hills in southern England. *J. Ecol.* 65 : 235-256.

MABELIS, A.A. en H. TURIN, 1982. De invertebratenfauna van de Zuid-Limburgse kalkgraslanden; Beheer. *Natuurhist. Maandbl.* 71 : 199-206.

MAYER, A.M. en A. POLJAKOFF-MEYER, 1963. The germination of seeds. Pergamon, Oxford.

OOMES, M.J.M. en W.T. ELBERSE, 1976. Germination of six grassland herbs in micro-sites with different water content. *J. Ecol.* 64 : 745-755.

PERTTULA, U., 1941. Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald-, Hainwiesen- und Hainfeldsenvegetation. *Ann. Sci. Fenn. Ser. A*, 58 : 1-388.

RABOTNOV, T.A. 1969. Plant regeneration from seed in meadows of the U.S.S.R. *Herbage Abstr.* 39 : 269-277.

SCHENKEVELD, A.J.M. en D. VERKAAR, 1982. Kiemkrachtige zaden van enkele akkeronkruiden gevonden in de bodem van een voormalige akker in Zuid-Limburg. *Gorteria* 10 : 225-227.

SILVERTOWN, J., 1981. Seed size, life span, and germination data as coadapted features of plant life history. *Amer. Nat.* 118 : 860-864.

VERKAAR, H.J., A.J.M. SCHENKEVELD & J.M. BRAND, 1983. On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: micro-site tolerances in relation to vegetation structure. *Vegetatio* 52 : 91-102.

WILLEMS, J.H., 1980. An experimental approach to the study of species diversity and above-ground biomass in the Netherlands, 1972-1981. *Proc. Kon. Ned. Ak. Wet. Serie C* 83 : 279-306.

WILLEMS, J.H., 1983. Species composition and above-ground phytomass in chalk grassland with different management. *Vegetatio* 52 : 171-180.

ZIJLSTRA, G., 1979. Zur Soziologie von *Ctenidium molluscum*. *Mitt. flor.-soz. Arb. Gem. NF* 21 : 3-15.