

Het Westerholt VI.

De zaadvoorraad in relatie tot de samenstelling van de graslandvegetatie

O. H. Brandsma &
J. P. Bakker

De doelstelling van het Staatsbosbeheer is om op het Westerholt (Drente) een heidevegetatie of op zijn minst een heischrale graslandvegetatie te regenereren uit voormalig bemest grasland. De beheersmaatregelen die hierbij worden toegepast: extensieve begrazing door schapen of jaarlijks maaien en afvoeren van het gewas leveren nog niet het gewenste resultaat. Op het verschijnen van een enkel individu van Dopheide (*Erica tetralix*), Struikheide (*Calluna vulgaris*), Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) en Gevlekte orchis (*Orchis maculata*) na, met name in het begraasde terreingedeelte, gaat de verandering in heischrale richting erg traag. Dit artikel gaat in op een mogelijke verklaring voor het uitblijven van de gewenste soorten.

Het terrein

Het Westerholt is een terrein met een klein deel heide en bos. Het grootste deel bestaat uit grasland. Op een kleine strook na is het gehele terrein ingerasterd. Er grazen gemiddeld 30 Schoonebeker schapen het gehele jaar door (Dallinga et al., 1982). Sedert 1980 haalt de boer op het eind van de winter de dieren twee maanden bij huis om ze daar te laten lammeren. In het deel van het grasland dat begraasd wordt is de laatste jaren een micro-patroon ontstaan, bestaande uit licht begraasde plekken met een hoge vegetatie en veel dood materiaal en zwaar begraasde plaatsen met een kort afgeknabbelde vegetatie. Dit micro-patroon ligt vast (Brandsma & Bakker, 1985). Omdat zaden zich over het algemeen over kleine afstanden verspreiden (ter Borg, 1979) is het heel goed mogelijk dat de samenstelling van de vegetatie de samenstelling van de plaatselijk aanwezige zaadvoorraad beïnvloedt. Daarom is de zaadvoorraad bestudeerd in het gehooide deel van het terrein en in de zwaar- en licht-begraasde plekken van het begraasde terreingedeelte.

Theoretische achtergronden

De soorten die verwacht worden, zijn (nog) niet aangetroffen. Dit kan twee redenen hebben. In de eerste plaats kan het zijn dat zaad van de nieuwe plantesoorten niet in het terrein aanwezig is

noch binnenkomt. De tweede mogelijkheid is dat het zaad wel aanwezig is of het terrein bereikt maar zich niet ontwikkelt tot volwassen plant. Om na te gaan van welke mogelijkheid sprake is, kan de zaadvoorraad worden bepaald. Dit is de opgeslagen hoeveelheid zaad in de bodem. Gewoonlijk bevindt het meeste zaad zich dicht aan het oppervlak en neemt de zaadhoeveelheid sterk af bij toenemende bodemdpte (Harper, 1977).

De zaadvoorraad is samengesteld uit zaden, die in het betreffende terrein geproduceerd zijn en zaden die van elders het terrein binnenkomen (door windverspreiding en verspreiding door dieren en mensen). De zaadvoorraad wordt voortdurend aangevuld door nieuw zaad. Het zaad kan daaruit weer verdwijnen door kieming, verrotting, migratie en vraat door dieren (Harper, 1977).

Grime (1979) en Thompson & Grime (1979) maken onderscheid tussen plantesoorten met kortlevend en langlevend zaad (fig. 1):

— kortlevend zaad blijft hooguit een jaar kiemkrachtig. Er kan onderscheid gemaakt worden tussen zaden die direct na de zaadval kiemen (type A) en zaden die een periode van koude (winter) nodig hebben alvorens te kiemen (type B). Kortlevend zaad krijgt door zijn korte levensduur vrijwel niet de kans weg te zakken in de diepere bodemlagen;



— langlevend zaad blijft zeer lang kiemkrachtig. Van plantesoorten met langlevend zaad wordt soms weinig (type C), soms veel zaad (type D) in de bodem aangetroffen.

Het onderscheid tussen zaadvoorraad type C en D bij Grime (1979) berust uitsluitend op de hoeveelheid zaden die snel kunnen kiemen onder kasomstandigheden. Omdat de grens tussen deze typen niet altijd scherp getrokken kan worden, vatten we deze twee typen tot één type samen. Langlevend zaad krijgt door zijn lange levensduur wel de kans weg te zakken in de diepere bodemlagen. De levensduur van het zaad is o.a. van belang wanneer de hoeveelheid zaad in de bodem wordt vergeleken met de samenstelling van de vegetatie. Kortlevend zaad is daar pas gevallen en komt of van de aanwezige vegetatie of van buiten het terrein. Langlevend zaad ligt daar kortere of langere tijd en is afkomstig van de aanwezige vegetatie, of van een vegetatie die daar vroeger voorkwam, ofwel van buiten het terrein.

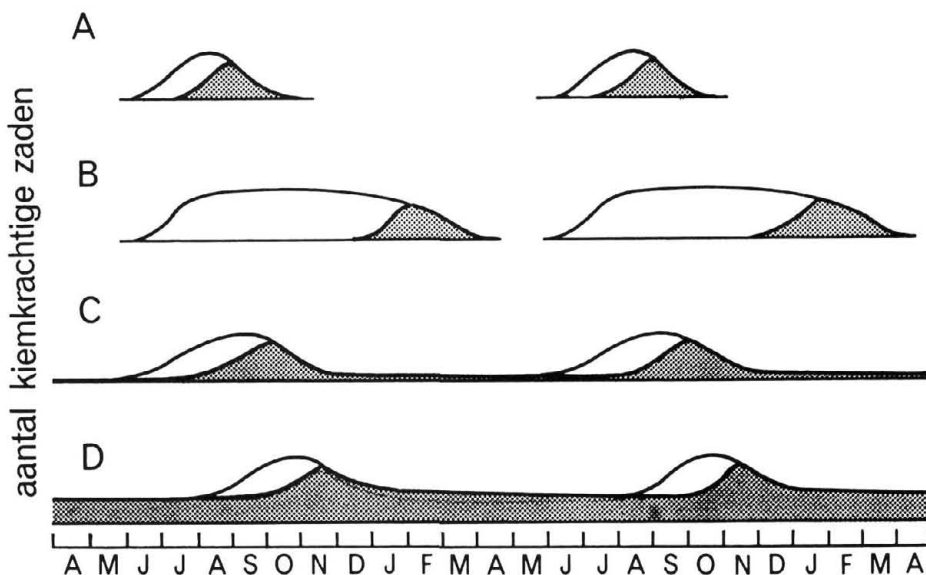
Werkwijze

Om het type zaad van de verschillende plantesoorten (fig. 1) te kunnen bepalen, werden zowel na de zaadval (voor de meeste plantesoorten is dat juli) als na de winter grondmonsters gestoken.

Dit gebeurde met een steekboor (doorsnede 7 cm) van de bovenste 6 cm van de bodem. In het hooiland werden 10 monsters gestoken en eveneens in het begraasde grasland, zowel in de weinig, als in de zwaar begraasde plekken elk tien. Dit vond zowel in februari als in juli plaats. Van elk monster werd de vegetatie afgeknijpt. Vervolgens werd elk monster gescheiden in 3 plakjes van 2 cm dik, en over 3 verschillende potten (doorsnede 15 cm) met steriele aarde verspreid. Wortelstokken werden uit de monsters verwijderd en schoongespoeld.

Van de potten uit elk terreingedeelte en van elke bodemdikte werd de helft in de kas (temperatuur 20-25°C) en de helft buiten gezet (afgeschermd door hokken met zeer fijn gaas, om inwaaien van ander zaad te voorkomen). De plaatsing buiten gebeurde omdat een aantal soorten dan wellicht beter zou kiemen (Oomes & Ham, 1983). Deze potten werden na 6 weken ook in de kas gezet. Eens in de 14 dagen werden de opgekomen planten gedetermineerd en verwijderd. Wanneer er vrijwel geen zaad meer kiemde, kregen de potten ge-

urende twee weken geen water zodat het opgekomen mos en de grond uitdroogden. Vervolgens werd de grond verkruid, waarna de potten weer werden begoten. Meestal verschenen er dan weer nieuwe kiemplanten. De totale waarnemingsperiode bedroeg 6 maanden. Het totaal aantal opgekomen planten is een maat voor de hoeveelheid kiemkrachtig zaad in de bodem. De meeste kiemkrachtige zaden bevinden zich in de bovenste laag van de bodem.



De zaden van de verschillende plantesoorten werden naar zaadvoorraadtype (fig. 1) ingedeeld. Hierbij werd uitgegaan van een minimum van 10 zaden (Grime, 1979). Plantesoorten werden tot de categorie met kortlevend zaad gerekend, wanneer in de diepste bodemlaag (4-6 cm) minder dan 2% van het totale aantal zaden van de betreffende soort werd aangetroffen. Plantesoorten werden tot de groep met langlevend zaad gerekend, wanneer in de diepste bodemlaag (4-6 cm) meer dan 3% van het totale aantal zaden (van de betreffende soort) werd aangetroffen. Soorten met kortlevend zaad werden bij zaadvoorraad type A ingedeeld (zie fig. 1), als minimaal 75% van het totale aantal gekiemde zaden van de betreffende soort werd aangetroffen in de bodemmonsters van juli; ze werden bij zaadvoorraadtype B ingedeeld (fig. 1), als minimaal 75% van het totale aantal gekiemde zaden werd aangetroffen in de bodemmonsters van februari. Soorten met lang levend zaad hebben dan de koude prikkel nodig voor ontkieming al gekregen en kiemen zowel in de bodemmonsters van juli als in die van februari.

Fig. 1. Schema met vier zaadvoorraadtypen volgens Grime (1979); gestippeld: zaden die onmiddellijk kiemen onder kasomstandigheden; wit: zaden die niet onmiddellijk kiemen onder kasomstandigheden, nadat het monster uit de bodem verzameld is.

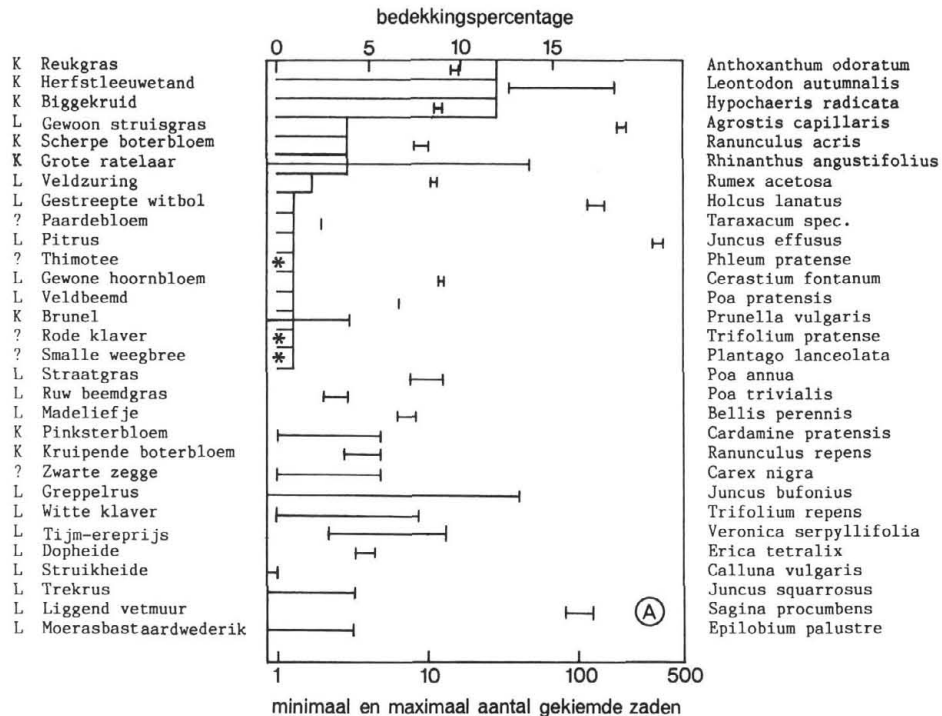
Type A: kortlevend zaad, kiemt direct na de zaadval; type B: kortlevend zaad, kiemt na een koude periode; type C: langlevend zaad met geringe voorraad; type D: langlevend zaad met grote voorraad.

Fig. 1. Schema describing four types of seed banks; dotted: seeds capable of germinating immediately after removal for suitable glass-house conditions; white seeds viable but not capable of immediate germination.

Tabel 1: Indeling in zaadvoorraadtypen van plantesoorten. De kiemkracht van het zaad in de bodemmonsters werd in de kas getest. De soorten zijn ingedeeld naar oecologische groepen.

Table 1. Seedbank categories (transient and persistent) of plant species with readily germinable seeds in glass-house conditions recovered from soil samples. The species have been assigned to the ecological groups fertilized grasslands, pioneer species, weeds and heathland, respectively, according to Arnolds & Van der Maarel (1979).

kort levend zaad	lang levend zaad
Reukgras (<i>Anthoxanthum odoratum</i>)	bemeste graslanden
Brunel (<i>Prunella vulgaris</i>)	Madeliefje (<i>Bellis perennis</i>)
Pinksterbloem (<i>Cardamine pratensis</i>)	Gewone hoornbloem (<i>Cerastium fontanum</i>)
Scherpe boterbloem (<i>Ranunculus acris</i>)	Gestreepte witbol (<i>Holcus lanatus</i>)
Grote Ratelaar (<i>Rhinanthus angustifolius</i>)	Veldzuring (<i>Rumex acetosa</i>)
Moerasrolklaver (<i>Lotus uliginosus</i>)	Veldbeemdgras (<i>Poa pratensis</i>)
Biggekruid (<i>Hypochaeris radicata</i>)	Gewoon struisgras (<i>Agrostis capillaris</i>)
	Kale jonker (<i>Cirsium palustre</i>)
	storings- en natte pionierplanten
Herfstleeuwetand (<i>Leontodon autumnalis</i>)	Fioringras (<i>Agrostis stolonifera</i>)
Kruipende boterbloem (<i>Ranunculus repens</i>)	Greppelrus (<i>Juncus bufonius</i>)
	Pitrus (<i>Juncus effusus</i>)
	Ruw beemdgras (<i>Poa trivialis</i>)
	Witte klaver (<i>Trifolium repens</i>)
	Tijm-ereprijs (<i>Veronica serpyllifolia</i>)
	onkruiden
	Straatgras (<i>Poa annua</i>)
	Liggende vetmuur (<i>Sagina procumbens</i>)
	Perzikkruid (<i>Polygonum persicaria</i>)
	Grote weegbree (<i>Plantago major</i>)
	bosranden en struwelen
	Grote brandnetel (<i>Urtica dioica</i>)
	heide- en veenplanten
	Dopheide (<i>Erica tetralix</i>)
	Struikheide (<i>Calluna vulgaris</i>)
	Trekrus (<i>Juncus squarrosus</i>)
	Moerasbastaardwederik (<i>Epilobium palustre</i>)
	Zwarte zegge (<i>Carex nigra</i>)



Zaadvoorraadtypen

Omdat Thompson & Grime (1979) alleen onder kasomstandigheden de zaadvoorraad bepaalden kunnen zij soorten die voor hun kieming een koude periode nodig hebben, gemist hebben, met alle gevolgen van dien voor de indeling in zaadvoorraadtypen. De verschillen in het onderhavige onderzoek tussen kieming in potten die steeds in de kas ston-

den en potten die eerst 6 weken buiten stonden is miniem (Brandsma, 1984). Daarom kan de gevonden indeling in zaadvoorraadtypen (Tabel 1) goed vergeleken worden met die van Thompson & Grime (1979).

Op het Westerholt komen geen plantesoorten voor waarvan het zaad grotendeels direct na de zaadval kiemt (zaadvoorraadtype A). Een aantal soorten, Herfstleeuwetand (*Leontodon au-*

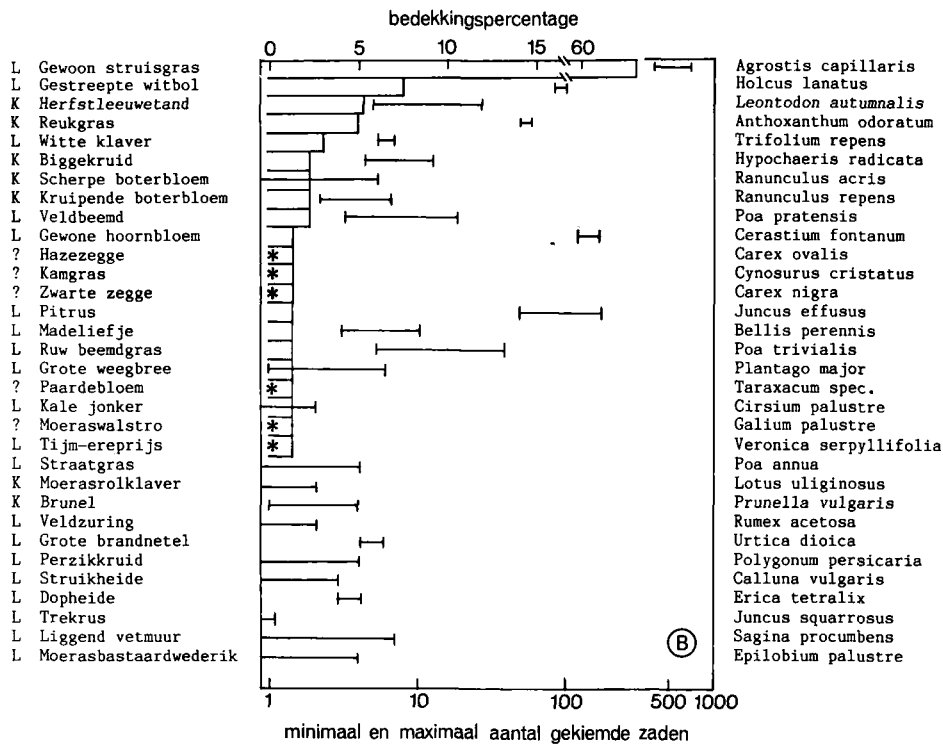
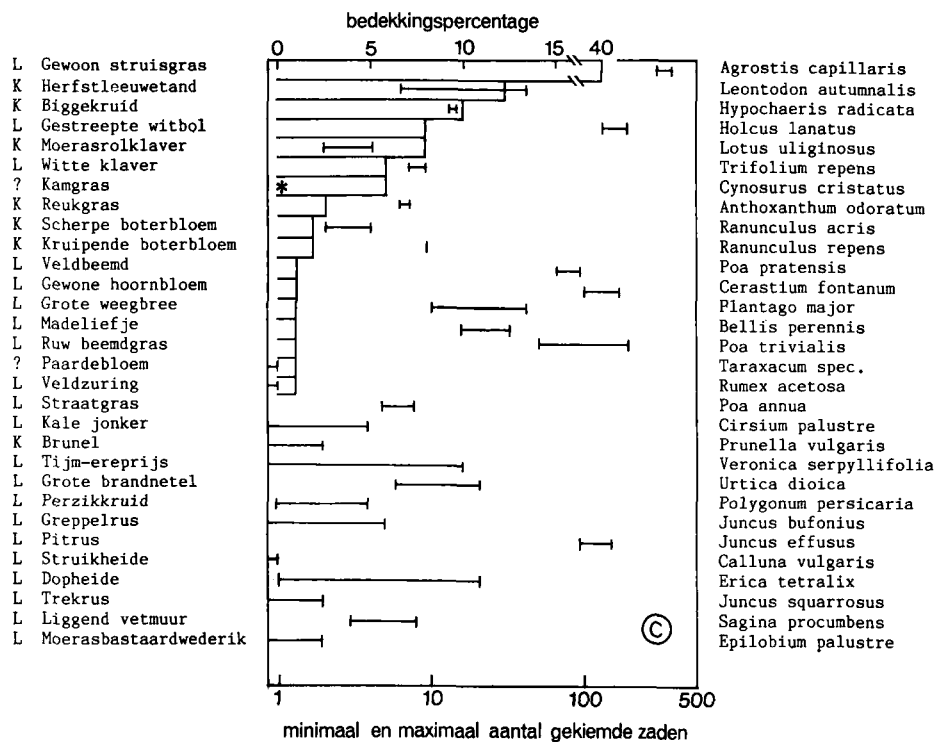


Fig. 2 (A-C). Verband tussen bedekking van in de vegetatie voorkomende soorten en aantallen kiemkrachtige zaden in zomer en winter in de bovenste 6 cm van de bodem in (A) hooiland, (B) licht begraaasd en (C) zwaar begraaasd weiland. De minimale en maximale aantallen gevonden zaden zijn aangegeven. Een sterretje betekent dat geen kiemkrachtig zaad werd gevonden. K: kortlevende zaden. L: langlevende zaden.

Fig. 2 (A-C). Relation between cover percentage and germinable seeds recovered from the top 6 cm of the soil profile in (A) hayfield, (B) lightly grazed and (C) heavily grazed pasture. The bars at the upper and lower extremities of the vertical lines indicate the maximum and minimum numbers of seeds detected by a standardized procedure of sampling and glass-house germination applied in February and in July. The histograms describe the cover percentages of established plants of the species at the sites. An asterisk means that no seeds were detected. K: transient seed bank; L: persistent seed bank.



meste graslanden op matig vochtige grond. Een tweede categorie van soorten wordt gevormd door planten van akkers en van gestoorde plaatsen. Het zijn kortom pioniersoorten die kunnen optreden na grove ingrepen in de bodem. De derde categorie van soorten valt onder planten van heiden en schraallanden. Deze laatste soorten kunnen beschouwd worden als een herinnering aan de heide die enkele tientallen jaren geleden ter plaatse ontgonnen werd waarbij veel zaad in de bodem terecht kwam tijdens het diepplougen.

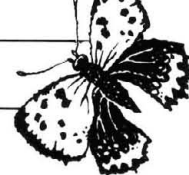
Gezien het bovenstaande is het interessant te constateren dat een jaar na afplaggen van een deel van het grasland de heidesoorten Dopheide, Struikheide, Trekrus (*Juncus squarrosus*) en de pioniersoorten Straatgras (*Poa annua*), Brede Weegbree (*Plantago major*), Pitrus (*Juncus effusus*), Greppelrus (*Juncus bufonius*), Liggende Vetmuur (*Sagina procumbens*) vaak massaal aangetroffen werden. Het is aannemelijk dat ze zich gevestigd hebben vanuit de langlevende zaadvoorraad, die door het afplaggen plotseling aan de oppervlakte kwam te liggen.

Vegetatie en zaadvoorraad

In figuur 2 A-C is weergegeven het bedekkingspercentage van de in de vegetatie aanwezige soorten in 1983 en de maximaal en minimaal gevonden aantallen kiemkrachtige zaden in zomer en winter. Duidelijk blijkt dat van vrijwel alle in de vegetatie aanwezige soorten

tumnalis), Brunel (*Prunella vulgaris*) en Grote ratelaar (*Rhinanthus angustifolius*), heeft een koude periode om te kunnen kiemen (zaadbanktype B). Daarnaast kiemt een aantal soorten met kort levend zaad zowel direct na de zaadval als na een koude periode. Deze soorten zijn niet duidelijk in te delen in zaadvoorraadtype A of B. Volgens de indeling in oecologische groepen (Arnolds & van der Maarel, (1979); Van der Meij-

den et al., 1983) horen ze bijna allemaal tot de planten van bemeste graslanden op matig vochtige grond. Deze graslanden hebben een gesloten vegetatiedek. Tijdens en na het hooien kunnen er gaten vallen in het vegetatiedek, die tot in het voorjaar aanwezig blijven en een ideaal kiembed vormen voor deze soorten (Thompson & Grime, 1979). De soorten met langlevend zaad behoren voor een deel ook tot de groep van be-



kiemkrachtig zaad in de zaadvoorraad werd aangetroffen. Soorten die met een hoge bedekking in de vegetatie voorkomen hebben meestal ook veel kiemkrachtig zaad in de zaadvoorraad. Alle soorten met kortlevend zaad komen in de vegetatie voor zoals verwacht mag worden, omdat ze van recente zaadval afhankelijk zijn. Soorten met kortlevend zaad als Reukgras (*Anthoxanthum odoratum*), Biggekruid (*Hypochaeris radicata*), Grote Ratelaar, Herfstleeuwetand, Moerasrolklaver (*Lotus uliginosus*) komen vrij veel voor in de vegetatie, maar relatief weinig in de zaadvoorraad. De soorten met kortlevend zaad Kruipende Boterbloem (*Ranunculus repens*) en Pinksterbloem (*Cardamine pratensis*) komen wel voor in de zaadvoorraad en niet in de vegetatie van het hooiland. Dit kan verklaard worden, doordat ze via de maaimachine vanuit andere percelen zijn aangevoerd. De kortlevende zaadvoorraad vormt dus een goede afspiegeling van de bestaande vegetatie. Soorten als Pitrus, Gewone Hoornbloem (*Cerastium fontanum*), Gestreepte Witbol (*Holcus lanatus*) en Ruw Beemdgras (*Poa trivialis*) worden veelvuldig aangetroffen in de zaadvoorraad, maar relatief weinig in de vegetatie. Deze soorten hebben langlevend zaad en hun zaadvoorraad vormt de afspiegeling van recent gevallen zaad plus zaad dat al langer geleden gevallen is.

De soorten die wel in de zaadvoorraad zijn aangetroffen, maar niet in de vegetatie hebben langlevend zaad zoals te verwachten was.

Toekomstige ontwikkeling van de vegetatie

Uit het bovenstaande blijkt dat de huidige vegetatie de samenstelling van de zaadvoorraad voor een belangrijk deel bepaalt. Verder wordt de samenstelling van de zaadvoorraad bepaald door de vroeger voorkomende vegetatie voorzover die zaden produceerde die lang in de bodem kiemkrachtig blijven. Voor de ontwikkeling in de richting van een heide- of heischrale vegetatie is het van belang dat Dopheide, Struikheide en Trekrus nog ongeveer 30 jaar na ontginning van de heide in de zaadvoorraad aanwezig zijn. Stieperaere & Timmerman (1983) vonden 20 jaar na heide-ontginning nog Dopheide, Struikheide, Tormentil (*Potentilla erecta*) en Dichtbloemige Veldbies (*Luzula multiflora*) in de zaadvoorraad, maar 50

jaar na ontginning werd alleen nog Dopheide aangetroffen. Kloksesgentiaan, Biezeknoppen (*Juncus conglomeratus*), Borstelgras (*Nardus stricta*), Blauwe Knoop (*Succisa pratensis*), Beenbreek (*Narthecium ossifragum*), Pijpestrootje (*Molinia caerulea*), Tormentil, Tandjesgras (*Danthonia decumbens*) die thuishoren in de gewenste vegetatie, komen niet als kiemkrachtig zaad in de zaadvoorraad voor bij de hier gevolgde methode. Het ziet er dus naar uit dat dergelijke soorten van buiten moeten worden aangevoerd.

In een volgend artikel zullen we nagaan in hoeverre aanvoer van buiten het proefterrein, kieming en vestiging in open en gesloten vegetatie beperkende factoren zijn voor de verdere ontwikkeling van grasland naar een heischrale vegetatie.

Literatuur

- Arnolds, E. & E. van der Maarel, 1979. De oecologische groepen in de Standaardlijst van de Nederlandse flora 1975. *Gorteria* 9: 303-312.
- Borg, S. J. ter, 1979. Some topics in population biology. In: The study of vegetation. (Ed. M. J. A. Werger), pp. 11-56. Junk, Den Haag.
- Brandsma, O. H., 1984. De zaadbank in relatie met de samenstelling en structuur van de vegetatie op het Westerholt. Intern rapport Vakgroep Plantenoecologie R.U. Groningen / Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Brandsma, O. H. & J. P. Bakker, 1985. Het Westerholt VII. Micro-patronen in een door schapen beweidde graslandvegetatie. In voorbereiding.
- Dallinga, J. H., P. Tjaden & J. P. Bakker, 1982. Het Westerholt IV. Veranderingen in de graslandvegetatie bij beweiden. De Levende Natuur 84: 77-86.
- Grime, J. P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.
- Harper, J. L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Meijden, R. van der, E. J. M. Arnolds, F. Adema, E. J. Weeda & C. L. Plate, 1983. Standaardlijst van de Nederlandse Flora 1983. Rijksherbarium, Leiden.
- Oomes, M. & M. Ham., 1983. Some methods of determining the seed bank. *Acta Bot. Neerl.* 32: 244.
- Stieperaere, H. & C. Timmerman, 1983. Viable seeds in the soil of some parcels of reclaimed and unreclaimed heath in the Flemish District (Northern Belgium). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 116: 62-73.
- Thompson, K. & J. P. Grime, 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. of Ecol.* 67: 893-923.

Summary

The relation between seedbank and established plants of grassland

The seedbank under previously fertilized grassland contained a transient fraction and a persistent fraction. The transient fraction was dominated by species of fertilized grassland and reflected the composition and abundance of the established vegetation. The persistent fraction revealed apart from species of fertilized grassland pioneer species, weeds and the heathland species *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris* and *Juncus squarrosus*. Many persistent species of seed banks did not emerge during the twelve years period of grazing or hay-making without fertilization. These species established after cutting sods. The species *Gentiana pneumonanthe*, *Nardus stricta*, *Succisa pratensis*, *Molinia caerulea*, *Potentilla erecta*, *Danthonia decumbens* can not establish from a seed bank. They have to invade from elsewhere. Apparently seed dispersal of these species is a limiting factor in their establishment.

Drs. O. H. Brandsma, Drs. J. P. Bakker
Vakgroep Plantenoecologie R.U. Groningen,
Postbus 14,
9750 AA Haren (Gn).