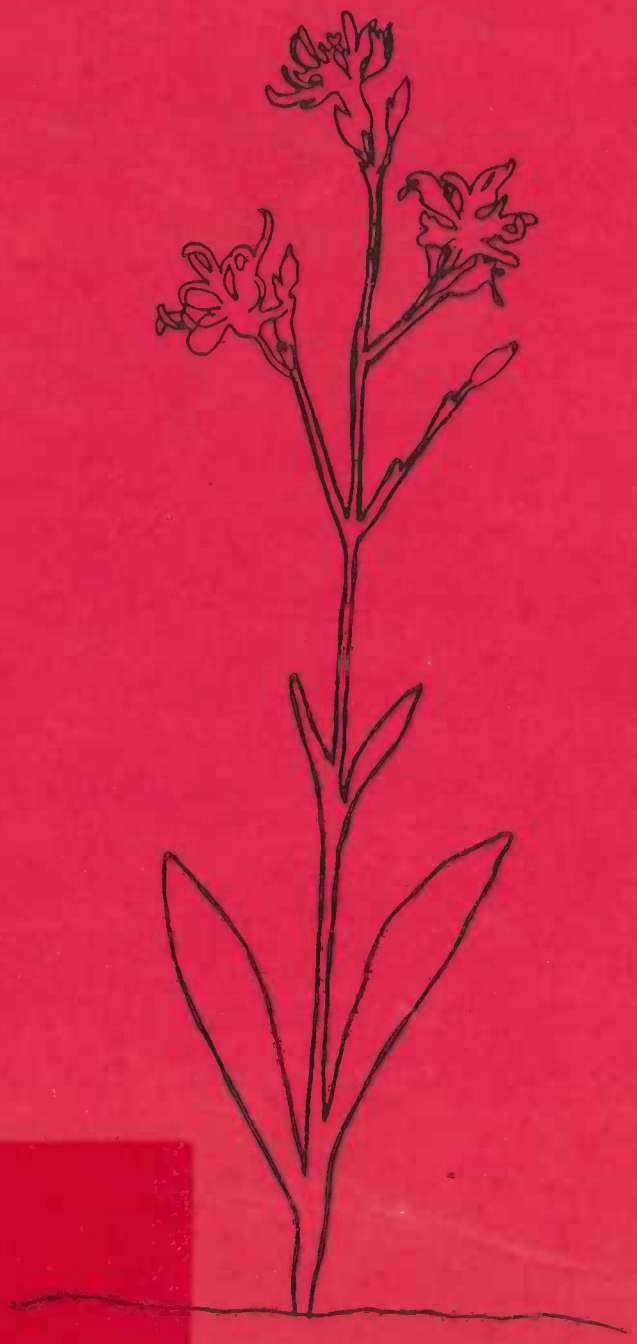
DE VERANDERING IN GROOTTE-VERDELINGEN VAN LYCHNIS FLOS-CUCULI POPULATIES ONDER INVLOED VAN INTRA- EN INTER-SPECIFIEKE INTERFERENTIE.



Rob Lindeboom

D 364

D 364

De verandering in grootte-verdelingen van Lychnis flos-cuculi populaties onder invloed van intra- en interspecifieke interferentie.

door Rob Lindeboom

Dit is het verslag van een doktoraalonderwerp plantenoecologie. Het onderzoek werd verricht in de periode februari- mei 1985 (viermaands onderwerp) bij de vakgroep plantenoecologie te Haren en werd begeleid door drs. A. Biere.

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

Doktoraalverslag

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

Doktoraalverslagen van de Vakgroep Plantenoecologie zijn interne rapporten, dus geen officiële publicaties.
De inhoud varieert van een eenvoudige bespreking van onderzoeksresultaten tot een konkluderende diskussie 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.

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

Inhoudsopgave.

	pag.
Voorwoord.	5
1. - Samenvatting.	6
2. - Inleiding.	7- 8
3. - Materiaal en methode.	9-13
- 3.1. Kieming.	9
- 3.2. Voorkweek.	9
- 3.3. Inzet in de interferentie-experimenten.	10-12
- 3.3.1. Algemeen.	10
- 3.3.2. Grootte-ongelijkheid (1e vraagstelling).	10
- 3.3.3. Opbrengst (2e vraagstelling).	11
- 3.4. Data-verwerking.	12-13
- 3.4.1. Inzet van proeven.	12-13
- 3.4.2. Oogst.	13
4. - Resultaten.	14
- 4.1. Algemeen.	14
- 4.1.1. Groei tijdens de voorkweek.	14
- 4.1.2. De regressielijn van Lychnis flos-cuculi.	14
- 4.2. Grootte-ongelijkheid (1e vraagstelling).	14-15
- 4.2.1. Voorwaarde.	14
- 4.2.2. De grootte-ongelijkheden bij de oogst.	14-15
- 4.2.3. Opbrengst van de 4 behandelingen.	15
- 4.3. Opbrengst (2e vraagstelling).	15-16
- 4.3.1. Voorwaarden.	15
- 4.3.2. Opbrengstresultaten.	16
- 4.3.3. Ongelijkheidstoename van de variabele behandelingen.	16
- 4.4. Overige resultaten.	16-17
Grafieken en tabel van resultaten.	18-26

pag.

5. - Diskussie. 27-32
- 5.1. Groei tijdens de voorkweek. 27
- 5.2. Voorwaarden voor beantwoording van beide vraagstellingen. 27-28
- 5.3. Grootte-ongelijkheid (1e vraagstelling). 28-29
- 5.4. Opbrengsten (1e vraagstelling). 29-30
- 5.5. Opbrengst (2e vraagstelling). 30
- 5.6. Grootte-ongelijkheid (2e vraagstelling). 30-31
- 5.7. Maat van ongelijkheid. 32

6. - Literatuurlijst. 33-34

7. - Bijlagen. 35-41

Voorwoord.

In het kader van een biologiestudie aan de Rijksuniversiteit van Groningen is dit onderzoek verricht bij de vakgroep plantenoecologie te Haren. Het onderzoek, waarvan het praktische gedeelte in de periode februari- mei 1985 is gedaan, werd begeleid door drs. A. Biere. Het betrof een onderzoek naar de verandering van de grootte-verdeling binnen Lychnis flos-cuculi (koekoeksbloem)-populaties o.i.v. intra- en interspecifieke interferentie en naar de invloed van een ingreep in de grootte-verdeling op de opbrengst van een populatie onder verschillende condities.

Mijn dank gaat allereerst uit naar drs. A. Biere voor zijn uitstekende en geduldige begeleiding en voor zijn hulp bij arbeidsintensieve proefonderdelen (tot in de late uurtjes). De heren Franke, Hogendorf en Nijdam ben ik dank verschuldigd voor het "bewateren" van de plantenbakken, voor de aanwijzingen over de vindplaatsen van bepaalde materialen, voor de hulp bij enkele praktische zaken en voor de gezelligheid. Koen Albers, Jenna Bottema, Wibo Drenth en Marjo Oosterbaan hebben mij bij de inzet c.q. oogst van de planten geholpen. Tenslotte wil ik drs. C. Kik danken voor zijn statistische adviezen.

1. Samenvatting.

In een 4-maands onderzoek is gekeken naar de verandering in ongelijkheid (van spruitdrooggewichten) binnen Lychnis flos-cuculi-(koekoeksbloem)-populaties o.i.v. intra- en interspecifieke (met Anthoxanthum Odoratum) interferentie. Ook de invloed van een ingreep in ongelijkheid binnen Lychnis-populaties op de totale opbrengst van de populatie onder verschillende condities (n.l. intraspecifiek - interspecifieke interferentie en rijke - arme grond) is onderzocht.

Uit de proeven, die werden uitgevoerd in een kas, bleek dat in zowel de Lychnis- als de Anthoxanthum-monocultures de ongelijkheid in de loop van de tijd (significant) toenam o.i.v. intraspecifieke interferentie op rijke grond. Interspecifieke interferentie op rijke grond leidde bij Lychnis tot een hogere ongelijkheid (niet significant), dan bij intraspecifieke interferentie het geval was. De ongelijkheid van Anthoxanthum in monocultuur en mengsel was praktisch gelijk.

Het aanbrengen van een grotere inzetongelijkheid in de spruitdrooggewichten van Lychnis leidde tot een geringe (niet significante) toename in de opbrengst van Lychnis in de monocultuur en mengsels (op rijke en arme grond).

2. Inleiding.

In elke plantenpopulatie komt variatie in de grootte van de populatie-individuen voor. Deze variatie kan men bestuderen m.b.v. de grootte-verdeling van de populatie. Nu zijn er verschillende vormen van grootte-verdeling, maar wanneer een populatie een verdeling bezit, die aan de volgende voorwaarden (Weiner & Solbrig, 1984) voldoet;

a/ de populatie bevat grote variatie in de individuele groottes.
b/ er zijn relatief weinig grote en veel kleine individuen.
c/ de weinige grote individuen dragen een groot gedeelte aan de populatiebiomassa bij.

dan spreekt men ook wel van een grootte-hierarchie. De meeste populaties voldoen aan deze voorwaarden. Een grootte-hierarchie is zowel van oecologisch als van evolutionair belang voor een populatie (Weiner, 1985). Zo zijn het de kleinste planten in een populatie, die de grootste kans hebben op dichtheids afhankelijke sterfte (Silvertown, 1982). Van evolutionair belang is de gevonden relatie tussen de grootte van een individu en de kans op bloei en het produceren van nakomelingen. Het zijn de grote individuen in een populatie, die een grotere kans hierop hebben, waardoor ze een grotere bijdrage leveren aan de genenpool van de volgende generatie (Solbrig, 1981; Werner & Caswell, 1977).

De verschillen in plantgrootte in populaties kunnen volgens Weiner & Solbrig (1984) direkt of indirekt (via variatie in groeisnelheden) veroorzaakt worden door:

a/ leeftijdsverschillen.
b/ genetische variatie.
c/ heterogeniteit van voedingsbronnen of andere omgevingsfaktoren.
d/ effekten van herbivoren, parasieten of pathogenen.
e/ interferentie.

Het is echter niet bekend wat de relatieve bijdrage van ieder van deze faktoren aan het tot stand komen van een grootte-verdeling in een natuurlijke populatie is.

Uit onderzoek aan experimentele populaties is wel bekend, wat de invloed van intra- en interspecifieke interferentie op de verandering in grootte-verdeling in de tijd is, waarbij een grootte-verdeling gekarakteriseerd wordt m.b.v. de grootte-ongelijkheid. Bij individueel

opgekweekte planten van één soort neemt de grootte-ongelijkheid in de loop van de tijd af (van Andel et al., 1984; Edmeades & Daynard, 1979), alleen Turner & Rabinowitz (1983) beweren dat de ongelijkheid toeneemt. Binnen een populatie van één soort waarin intraspecifieke interferentie optreedt, neemt de ongelijkheid in de loop van de tijd toe o.i.v. een toename in de interferentie (Harper, 1977; Werner & Caswell, 1977; Weiner, 1985; van Andel et al., 1984). In een mengsel van twee soorten wordt volgens het dominantie-suppressie-model (Weiner, 1985) voorspeld, dat de ongelijkheid van de dominante soort in het mengsel minder is dan de ongelijkheid van die soort in een monocultuur. De ongelijkheid van de onderdrukte soort zou juist groter zijn, dan die van de monocultuur.

Hieruit volgt de eerste vraagstelling van dit onderzoek, die luidt:
- Hoe verandert de grootte-ongelijkheid van een populatie o.i.v. intra- en interspecifieke interferentie ?

In het voorafgaande werd er gekeken naar de verandering in grootte-ongelijkheid o.i.v. interferentie. Maar wat is nu de invloed van het aanbrengen van een grote mate van ongelijkheid op de opbrengst van een populatie en wat is de invloed van interspecifieke interferentie en het nutriëntenaanbod hierop ? Het enige wat in de literatuur hierover bekend is, is dat in monocultures van mais geldt, dat het aanbrengen van een grotere beginongelijkheid(in grootte)leidt tot opbrengstreduktie (Glenn & Daynard, 1974).

De tweede vraagstelling luidt:
- Wat is de invloed van een ingreep in de grootte-verdeling (ongelijkheid) op de opbrengst van een populatie onder verschillende condities (n.l. intra- en interspecifieke interferentie, op rijke èn arme grond).

Enkele maten die in de literatuur worden gebruikt om de ongelijkheid in een getal uit te drukken zijn; de scheefheid of asymmetrie van een grootte-verdeling, de Gini-coëfficient, de coëfficient van variatie en Theil's ongelijkheids index. De correlatie tussen de laatste drie is hoog (Weiner & Thomas, manus.). De scheefheid is volgens Weiner & Solbrig (1984) geen goede maat, omdat deze alleen aan de 2^{e} van de in het begin van de inleiding genoemde drie voorwaarden voor een grootte-hierarchie voldoet. In dit onderzoek wordt de Gini-coëfficient (Weiner & Solbrig, 1984) gebruikt, terwijl er indien mogelijk een vergelijk tussen de Gini-coëfficient en de scheefheid van een verdeling gemaakt zal worden.

3. Materiaal en methode.

De interferentieproeven werden uitgevoerd in de vorm van een vervangingsreeks (de Wit, 1960), waarbij Lychnis flos-cuculi (koekoeksbloem, in verslag L.f.) het hoofdobjekt van onderzoek was, terwijl Anthoxanthum odoratum of reukgras (A.o.) als concurrent diende.

3.1. Kieming.

L.f.-zaden (verzameld op 2-7-1981 in het Drentse A-gebied) werden op drie verschillende tijdstippen (12-2, 15-2 en 19-2) tot kieming gebracht. De kieming geschiedde op vochtig filtreerpapier in petrischalen ($\pm$ 300 zaden per schaal), die in een kiemkast (12 uur donker en 15°C, 12 uur licht en 25°C) geplaatst waren. De verschillende kiemtijdstippen in deze serie dienden om beginvariatie in de spruitdrooggewichten (s.d.g.'s) van de L.f.-planten ten tijde van de inzet in de interferentieexperimenten te krijgen. De A.o.-zaden (verzameld op 12-7-1977 in de Burgvollen) werden op 15-2 in de kiemkast gezet.

De gehele procedure werd op de data 22-2, 25-2 (ook A.o.) en 1-3 herhaald met een 2^{e}serie L.f.-zaden.

3.2. Voorkweek.

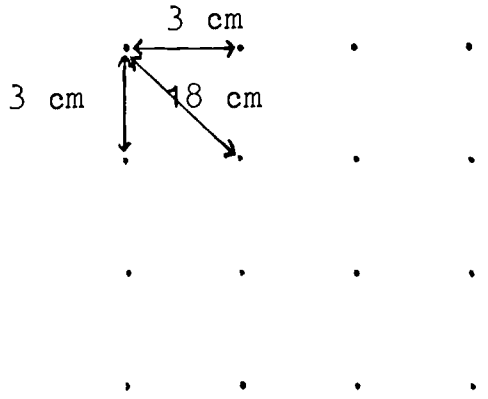
De kiemplantjes werden, 14 dagen na inzet van de zaden in de kiemkast, overgezet in een mengsel van potgrond en zand (= 2:1, wordt in verslag "rijke grond" genoemd). De tijdsintervallen, die voor de kieming golden, bleven bij dit overzetten gehandhaafd. De planten werden in dit rijke mengsel 29 dagen voorgekweekt (voor inzetpatroon zie 3.3.1.). Gedurende de voorkweekperiode werd voor L.f. de groei tegen de tijd uitgezet. Na 29 dagen voorkweek (van de eerst ingezette groep) was het gemiddelde s.d.g. van de eerst ingezette L.f.-groep ca. 20 mg, van de 2^{e} ca. 13 mg en van de 3^{e} ca. 6 mg,terwijl de A.o.-planten ca. 24 mg waren (waarden werden bepaald m.b.v. groeicurves). Op dat moment werden de L.f.- en A.o.-planten in de interferentie-experimenten ingezet.

Deze procedure werd voor de 2^{e} kiemserie herhaald, deze serie werd echter in een ander mengsel van potgrond en zand (= 1:2, wordt in verslag "arme grond" genoemd) voorgekweekt en werd in de interferentieproeven ingezet toen de L.f.-groepen een gemiddeld s.d.g. van respectievelijk 40, 26 en 12 mg hadden (A.o. was ca. 42 mg).

3.3. Inzet in de interferentie-experimenten.

3.3.1. Algemeen.

De planten werden in een grondmengsel en platte bakken (43X38X8 cm) gezet, die overeenkwamen met die van de voorkweek. Het patroon werd met dezelfde stempelplaat, als die bij de voorkweek gebruikt was, in de grond gedrukt (zie fig. 1) en per bak stonden in totaal 168 planten (14 rijen in de lengte en 12 in de breedte), waarvan 88 individuen tot de randrijen behoorden. Voor de inzet van de planten in de bakken werden de plantewortels goed uitgespoeld, de planten met vloeipapier afgedroogd en vervolgens het natgewicht (= totaal natgewicht = t.n.g.) van elke plant plus zijn standplaats in de bak genoteerd.



Figuur 1.

3.3.2. Grootte-ongelijkheid (1e vraagstelling).

Voor beantwoording van de 1e vraagstelling werden op de rijke grond twee interferentie-vormen opgezet n.l. intraspecifieke (monocultures van L.f. en van A.o.) en interspecifieke (mengsels van beide soorten met 84 A.o.-planten en 84 L.f.-planten om en om ingezet). Al deze drie behandelingen werden 3X (3 replica's) uitgevoerd. De L.f.-planten, die in de behandelingen werden ingezet, waren allemaal afkomstig uit de spruitdrooggewichtsgroep van 13 mg, terwijl de A.o.-planten allemaal ca. 24 mg waren. Hierdoor zou de ongelijkheid in de s.d.g.'s van zowel L.f. als A.o. bij inzet in deze behandelingen zo laag mogelijk zijn en voor L.f. in mengsel en monocultuur overeenkomen (voor A.o. idem). Dit is belangrijk, omdat anders de ongelijkheidsverandering bij intra- en interspecifieke interferentie niet met elkaar vergeleken zou kunnen worden.

Op arme grond werd eenzelfde mengsel als op de rijke grond (ook 3 replica's) opgezet. De bedoeling hiervan was na te gaan of het nutrientenaanbod ook invloed had op de ongelijkheidsverandering van

beide mengselcomponenten.

3.3.3. Opbrengst (2e vraagstelling).

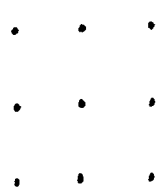
Voor beantwoording van de 2e vraagstelling moesten behandelingen worden opgezet, waarin de ongelijkheid in de s.d.g.'s van L.f. bij inzet veel hoger zou zijn als bij de hiervoor genoemde behandelingen. Zo werd een monocultuur van L.f. opgezet met een grote ongelijkheid (invloed van aanbrengen van een grote ongelijkheid bij intraspecifieke interferentie op rijke grond) in de s.d.g.'s, een mengsel met een grote ongelijkheid in L.f. op rijke grond (invloed van aanbrengen van ongelijkheid bij interspecifieke interferentie op rijke grond) en een zelfde mengsel op arme grond (invloed van aanbrengen van ongelijkheid bij interspecifieke interferentie op arme grond). De opbrengsten van deze behandelingen (steeds 3 replica's) zouden vergeleken kunnen worden met die van de overeenkomstige behandelingen met een geringe ongelijkheid (zie 3.3.2.), mits de beginbiomassa's overeenkwamen. Hiervoor werd als volgt gezorgd: Voor het aanbrengen van de extra ongelijkheid werden L.f.-planten genomen uit de drie gewichtsgroepen (20, 13 en 6 mg) en A.o. uit de 24 mg groep. Door in de mengsels en monocultures evenveel L.f.-planten van elke groep in te zetten, werd bereikt dat het gemiddelde s.d.g. van L.f. bij inzet ca. 13 mg was en dit komt overeen met dat van L.f. in de behandelingen met geringe ongelijkheid (zie 3.3.2.). Het gemiddeld s.d.g. van A.o. was steeds 24 mg. De beginbiomassa's van de behandelingen die met elkaar vergeleken moesten worden, kwamen op deze manier praktisch overeen.
De volgorde van de planten uit de verschillende groepen in de bakken staat in figuur 2.

De 7 verschillende behandelingen (behandelingen van 3.3.2. en 3.3.3. samengevoegd) staan afgebeeld in figuur 2. In deze figuur staan de plantvolgorde per behandeling en de afkortingen die in het vervolg van het verslag gebruikt zullen worden.

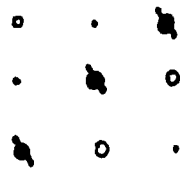
De plantenbakken werden in een glazen kas onder H.P.L.-lampen van 400 Watt geplaatst, die tussen 06.00 en 21.00 uur alleen brandden als de lichtintensiteit buiten beneden een bepaalde waarde zakte. De temperatuur in de kas bedroeg 22°C tussen 06.00 en 21.00 uur en 17°C tussen 21.00 en 06.00 uur.

Figuur 2.

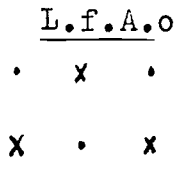
L.f. mono gelijk rijk.



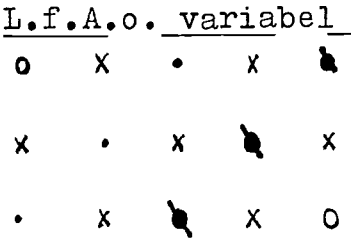
L.f. mono variabel rijk.



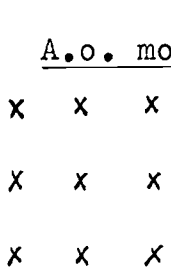
L.f.A.o. gelijk rijk.



L.f.A.o. variabel rijk.



A.o. mono rijk



• = L.f. uit middelste gewichtsgroep
o = L.f. uit zwaarste gewichtsgroep
◥ = L.f. uit lichtste gewichtsgroep
x = A.o.

L.f.A.o. gelijk arm. L.f.A.o. variabel arm.
Voor patroon van deze beide behandelingen zie overeenkomstige rijke behandelingen.

3.4. Data-verwerking.

3.4.1. Inzet van proeven.

Tegelijk met het starten van de interferentie-experimenten werden ca. 20 L.f.- en 20 A.o.-planten van verschillende grootte gemonsterd. Per plant werd het t.n.g. en het s.d.g. (na drogen in een droogstoof bij ca. 75°C) bepaald. Per soort werd van deze waarden een regressielijn (plus correlatie-coëfficient) opgesteld. Met behulp van deze lijn werd voor elk begingewicht (t.n.g.) van de ingezette planten een schatting gemaakt van het s.d.g. om naderhand de relatieve groeisnelheid (r.g.r) van de spruit te kunnen bepalen.

Per populatie werd het gemiddelde s.d.g. bij de inzet (in verslag afgekort als W_i) en de Gini-coëfficient bij de inzet (= G_u^i) bepaald. De Gini-coëfficient (G_u) werd berekend m.b.v. de vergelijking $G_u = \frac{\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}|x_i - x_j|}{2n^2\bar{x}}$ en is een maat voor de ongelijkheid in de s.d.g.'s van een populatie (Weiner & Solbrig, 1984). Voor L.f. werd per populatie ook de coëfficient van variatie (= $C.V.^i$) bij de inzet bepaald volgens $C.V. = \frac{s.d.}{\bar{x}}$ Van de bovengenoemde waarden werd per plantensoort ook het gemiddelde uit de 3 replica's per behandeling berekend.

Van de s.d.g.'s is per behandeling per soort een frequentie-verdeling gemaakt. Deze verdelingen zijn getoetst op normaliteit m.b.v. de coëfficienten van skewness (= g_1) en van kurtosis (= g_2)(Snedecor, 1950). Een verdeling is normaal, indien g_1 èn g_2 niet significant van 0 afwijken. Bij een positieve g_1 is de verdeling asymmetrisch met het merendeel van de items kleiner dan het gemiddelde. Bij een negatieve g_1 liggen de meeste items rechts van het gemiddelde. Een positieve g_2 wil zeggen dat er teveel items rond het gemiddelde liggen, terwijl een negatieve waarde juist een te platte verdeling geeft.

3.4.2. Oogst.

Na 69 dagen werden de bakken geoogst en werd per individu (2 randrijen uitgezonderd) het t.n.g. en s.d.g. bepaald. Bij de oogst werden per populatie en per behandeling dezelfde bepalingen als bij de inzet gedaan (W_o = gemiddelde s.d.g. van een populatie bij de oogst, G_u^o = de Gini-coëfficient bij de oogst), plus het berekenen van de gemiddelde relatieve groeisnelheid van een populatie volgens: r.g.r. = $\frac{\ln W_o - \ln W_i}{t}$. Verder werd de opbrengst per bak berekend (= $Y = W_o \times n$).

Per behandeling werd van de 3 replica-waarden het gemiddelde bepaald (in de resultaten aangegeven met een streepje boven de afkorting b.v. $\bar{W}_o$).

Er is getoetst op significante verschillen m.b.v. de Mann-Whitney-U-test (Siegel, 1956), waarbij de drie replica-waarden gebruikt werden.

Een voorwaarde bij de oogst was, dat er geoogst moest worden voordat er dichtheids afhankelijke sterfte in de bakken (Silvertown, 1982) kon optreden, omdat dit invloed op de oogstongelijkheid (Weiner, 1984) zou hebben. Aan deze voorwaarde was voldaan, want op het moment van oogsten was nog geen enkele plant gestorven.

4. Resultaten.

4.1. Algemeen.

4.1.1. Groei tijdens de voorkweek.

De L.f.-planten op de arme grond groeiden tijdens de voorkweek sneller, dan hun soortgenoten op het rijke medium (zie fig. 3, blz 18). Op de 27^e dag van de voorkweek komen de lijnen echter samen. Bij verdere groei (na de 27^e dag) lijkt het erop, dat de planten op rijke grond sneller gaan groeien (waarden in bijlage 1, blz 35).

4.1.2. De regressielijn van Lychnis flos-cuculi.

De regressielijn, gemaakt van de t.n.g.'s en s.d.g.'s van 19 L.f.-planten, bezit een correlatie-coëfficient van 0,98. De lijn en vergelijking staan afgebeeld in figuur 4 (blz 19), terwijl de waarden in bijlage 2 (blz 36) vermeldt staan. De regressielijnvergelijking van A.o. (ij=0,0019x) is afkomstig van A. Biere.

4.2. Grootte-ongelijkheid (1^e vraagstelling).

4.2.1. Voorwaarde.

Voorwaarde voor beantwoording van de 1^e vraagstelling was, dat de beginongelijkheid van L.f. in mengsels en monocultuur moesten overeenkomen (hetzelfde gold voor A.o.). De kolom met beginongelijkheden (G_u^i's) in tabel 1a (blz 20) laat zien, dat de G_u^i's van zowel L.f. als van A.o. in de 4 behandelingen niet veel van elkaar verschilden. Wel waren enkele verschillen significant, zoals tussen de G_u^i's van L.f. in L.f. gelijk rijk en L.f.A.o. gelijk rijk en tussen de G_u^i's van A.o. in de monocultuur en het rijke mengsel. (Voor afzonderlijke waarden per behandeling, zie bijlage 3 blz 37).

4.2.2. De grootte-ongelijkheden bij de oogst.

De kolommen met G_u^i's en G_u^o's in tabel 1a laten zien, dat zowel bij L.f. als bij A.o. onder invloed van intraspecifieke interferentie een aanzienlijke toename van ongelijkheid in de loop van het experiment heeft plaatsgevonden. De toename van L.f. is significant groter, dan die van A.o.. Bij vergelijking van de invloed van intra- en interspecifieke interferentie op de ongelijkheid blijkt dat de oogstongelijkheid (G_u^o) van L.f. in het mengsel groter is (niet significant; $p < 0,05$). De G_u^o van A.o. in mengsel en monocultuur komen overeen, maar de ongelijkheidstoename (kolom met G_u^o/G_u^i) van A.o. in het mengsel

is aanzienlijk, maar niet significant groter. De ongelijkheidstoename (zie tabel 1a) van zowel L.f. als van A.o. is op de arme grond geringer (maar niet sign.; $p < 0,05$), dan in het overeenkomstig mengsel op rijke grond.

4.2.3. Opbrengst van de 4 behandelingen.

De kolom met de gemiddelde totale opbrengsten ($\bar{Y}$) in tabel 1a en figuur 5 tonen, dat op rijke grond de A.o.-monocultuur een grotere opbrengst heeft dan het mengsel en de L.f.-monocultuur. De opbrengst van de L.f.-monocultuur, die het kleinst is, verschilt significant ($p < 0,05$) van die van de andere 2 behandelingen op rijke grond (tab. 1a). In het mengsel op de rijke grond is de opbrengst van A.o. significant ($p < 0,05$) groter, dan die van L.f..

De totale opbrengst van het mengsel op arme grond verschilt niet significant van die van het mengsel op rijke grond, maar de gemiddelde relatieve groeisnelheid (zie kolom met r.g.r. in tab. 1a) op arme grond is zowel voor L.f. als voor A.o. significant lager. De L.f. geeft in het arme mengsel een geringere en A.o. juist een grotere opbrengst, dan respectievelijk L.f. en A.o. in het rijke mengsel (geen sign. verschillen).

4.3. Opbrengst (2^e vraagstelling).

4.3.1. Voorwaarden.

De resultaten in tabel 1 (blz 20) laten zien, dat aan de voorwaarden voor beantwoording van de 2^e vraagstelling zoveel mogelijk is voldaan. Zo was het belangrijk dat de beginongelijkheid (G_u^i) van L.f. in de drie variabele behandelingen (zie tab. 1b) veel hoger zou moeten zijn, dan die van L.f. in de overeenkomstige niet-variabele (met geringe G_u^i) behandelingen (zie tab. 1a). In alle drie de variabele behandelingen is de G_u^i van L.f. significant (ca $2^1/_2$ X) groter, dan die van L.f. in de overeenkomstige niet-variabele behandeling. De tweede voorwaarde was, wilden we de opbrengsten van niet-var. en var. behandelingen kunnen vergelijken, dat dan de beginbiomassa's ($\bar{W}_i$) van overeenkomstige behandelingen zoveel mogelijk overeen moesten komen. Uit de resultaten blijkt dat er slechts één significant verschil ($p < 0,05$) is n.l. tussen de $\bar{W}_i$'s van L.f. in het var. (tab. 1b) en het niet-var. (tab. 1a) mengsel op rijke grond. Tussen de $\bar{W}_i$'s van A.o. van overeenkomstige behandelingen zijn geen significante verschillen. De G_u^i's van A.o. in overeenkomstige var. en niet-var. behandelingen vertonen ook geen significante verschillen.

4.3.2. Opbrengstresultaten.

De opbrengsten ($\bar{Y}$'s) van L.f. in overeenkomstige var. en niet-var. behandelingen (tab. 1a en 1b) verschillen niet significant ($p < 0,05$) van elkaar. Wel zijn de opbrengsten van L.f. in de var. mengsels op zowel arme als rijke grond (tab. 1b) hoger als die van de overeenkomstige niet-var. mengsels (tab. 1a). De A.o. heeft in de var. mengsels (net als in de niet-var. mengsels, zie 4.2.3.) een significant hogere opbrengst dan L.f..

4.3.3. Ongelijkheidstoename van de variabele behandelingen.

De ongelijkheidstoename ($\bar{G}_u^o / \bar{G}_u^i$) van L.f. is in de var. behandelingen (tab. 1b) significant lager ($p < 0,05$), dan die van de overeenkomstige niet-var. behandelingen (tab. 1a), daarbij moet echter vermeld worden dat L.f. in de var. behandelingen met een veel hogere $\bar{G}_u^i$ start. De ongelijkheidstoenames van A.o. komen voor de var. en niet-var. behandelingen overeen.

4.4. Overige resultaten.

De $\bar{W}_i$'s van zowel L.f. als van A.o. (tab. 1) zijn voor beide arme behandelingen ca 2X zo groot als die van de mengsels op rijke grond. Oorzaak hiervan is, dat de planten op de arme grond een langere voorkweekperiode hadden en daardoor hogere begingewichten bij de inzet.

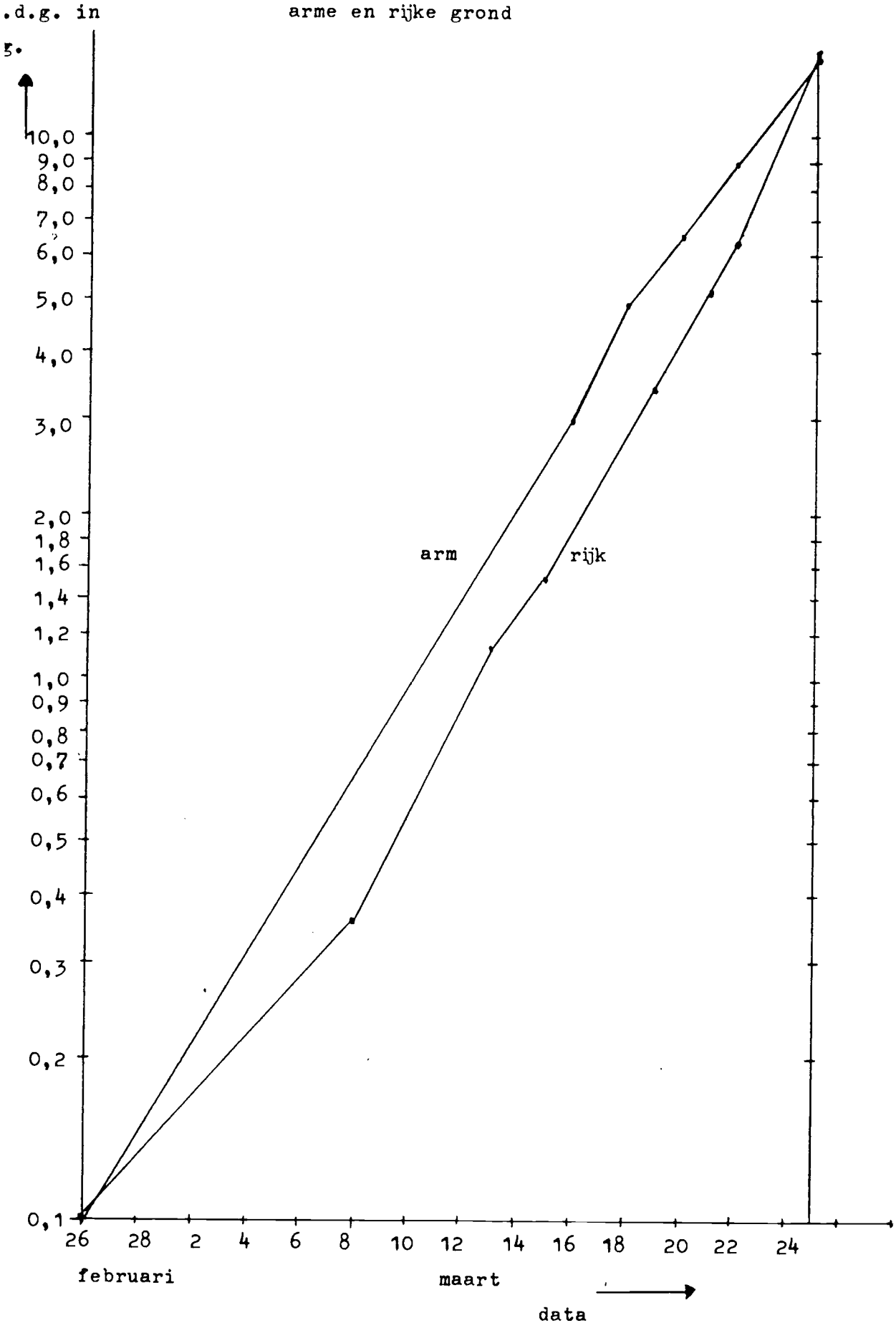
De frequentieverdelingen, g_1's, g_2's en G_u's (van zowel inzet als oogst) van de s.d.g.'s van L.f. staan per behandeling in figuur 6, terwijl die van A.o. per behandeling in figuur 7 staan. De verwachting was, dat alle inzetverdelingen van A.o. en die van L.f. in de niet-var. behandelingen of normaal verdeeld zouden zijn of een significant positieve g_2 zouden hebben, terwijl al deze verdelingen bij de oogst in ieder geval een positieve g_1 zouden hebben door vorming van een grootte-hierarchie. De resultaten (figuren 6 en 7) laten zien, dat deze verwachting in enkele gevallen opgaat, maar lang niet alle. De afwijkingen van de verwachting bij de inzet worden veroorzaakt, doordat het in praktijk moeilijk is a.d.h.v. het t.n.g. van een plant het bijbehorende s.d.g. te bepalen.

De inzetverdelingen van L.f. in de var. behandelingen zou door de keuze van de planten uit drie gewichtsgroepen te plat zijn d.w.z. met een significant negatieve g_2. Van de drie verdelingen is er slechts een, die hieraan voldoet. Bij deze inzetverdelingen doet zich hetzelfde probleem als bij de vorigen voor. Van deze oogstverdelingen werd ook verwacht dat ze in ieder geval positief scheef zouden zijn (ont-

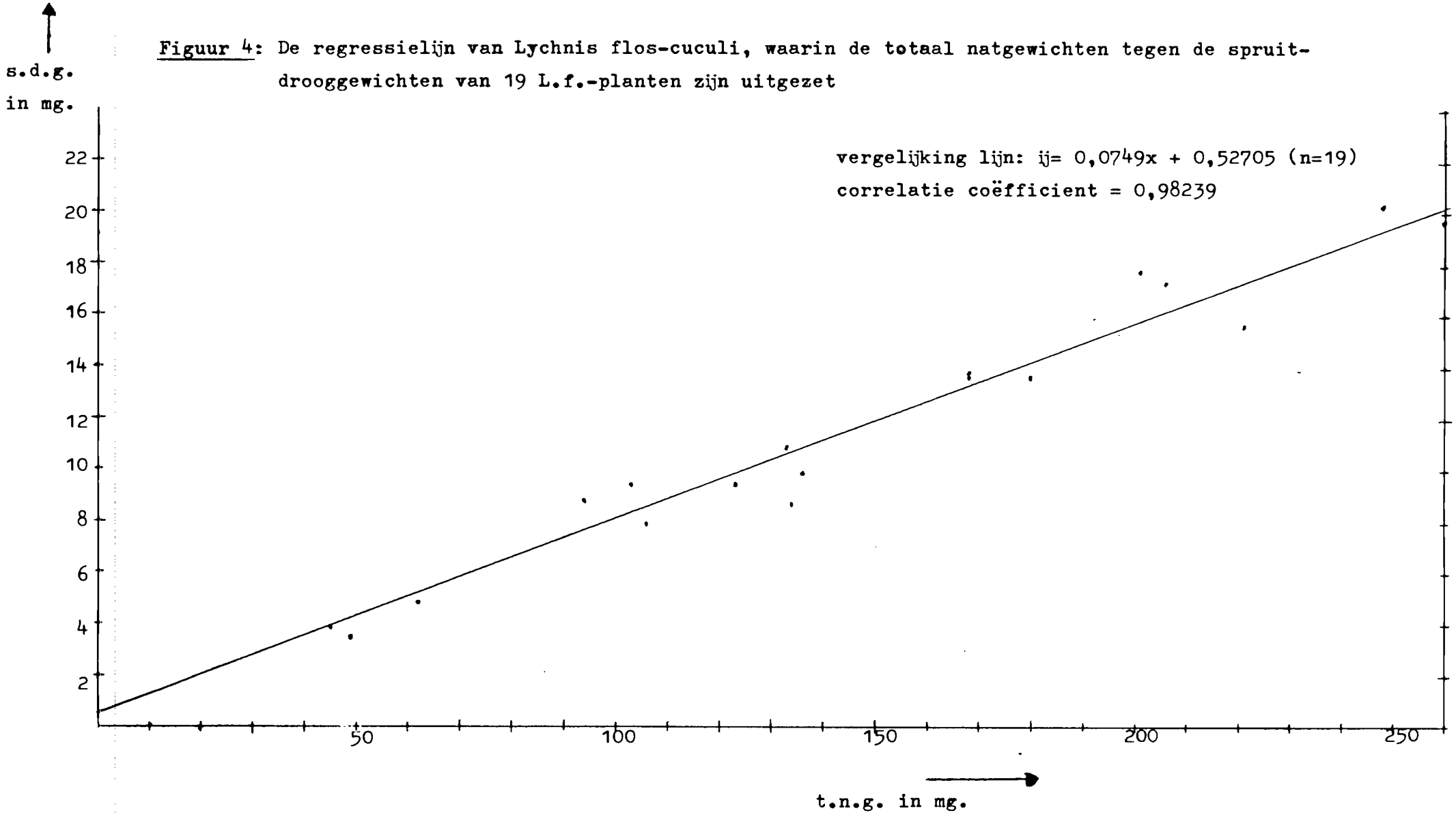
wikkeling van een grootte-hierarchie), dat blijkt ook in alle drie de gevallen waar te zijn. (De figuren 6 en 7 staan op de blz's 22 - 26). Uit de bijlages 6 en 7 (blz 40 en41) blijkt, dat de correlatie tussen de Gini-coëfficient en de coëfficient van variatie voor L.f. zeer hoog (+0,9985; n = 12) is. De correlatie tussen de Gini-coëfficient en coëfficient van skewness (scheefheid) is slechts +0,6765 (n = 12).

Uit bijlage 5 (blz 39) volgt, dat voor een var. behandeling geldt, dat het percentage dat een bepaalde L.f.-gewichtsgroep van de totale L.f.-biomassa (hier s.d.g.) inneemt voor inzet èn oogst sterk overeenkomen.

Figuur 3: Groei van Lychnis flos-cuculi tijdens de voorkweek op arme en rijke grond



Figuur 4: De regressielijn van Lychnis flos-cuculi, waarin de totaal natgewichten tegen de spruit-drooggewichten van 19 L.f.-planten zijn uitgezet

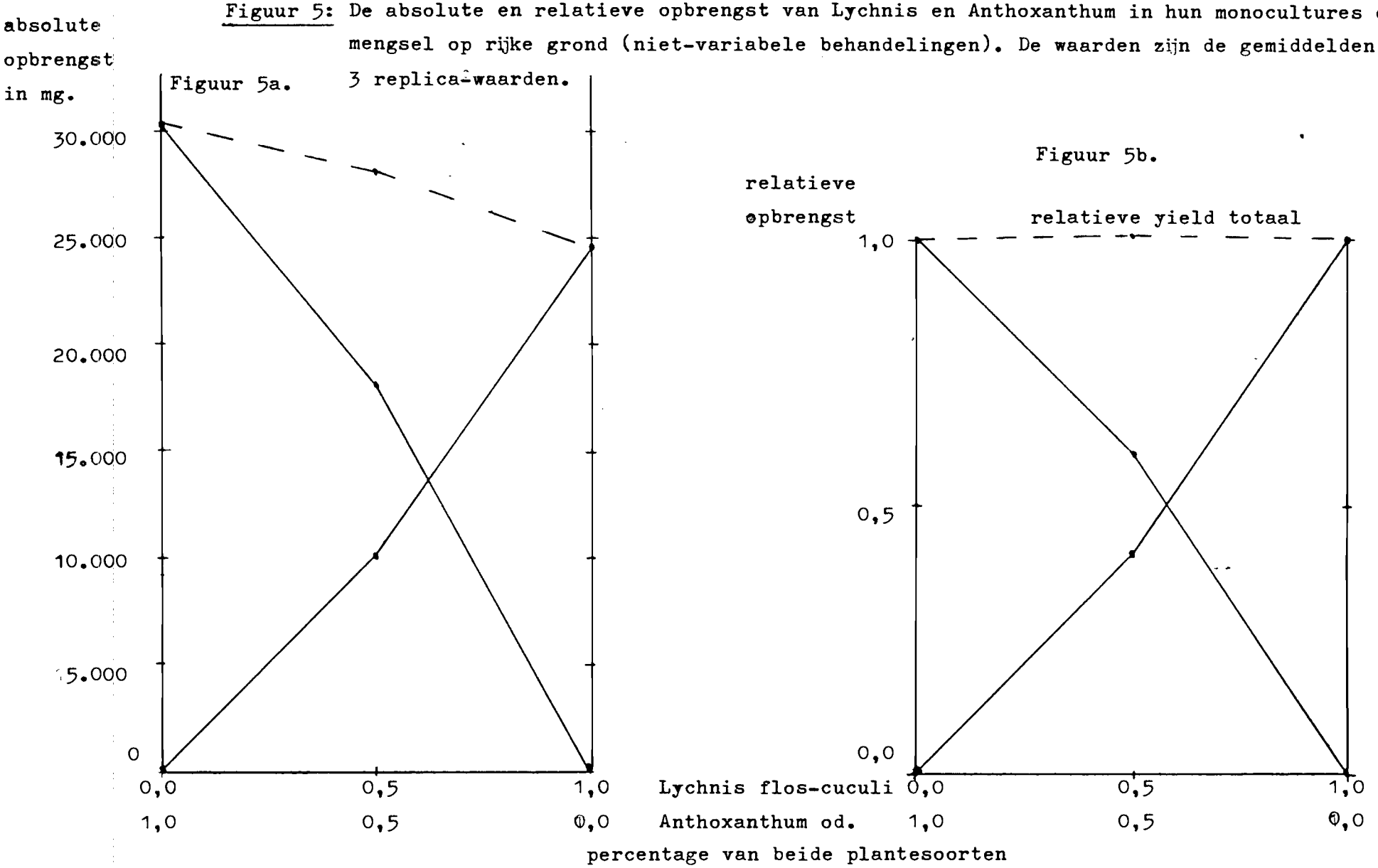


Tabel 1A | Tabel 1B

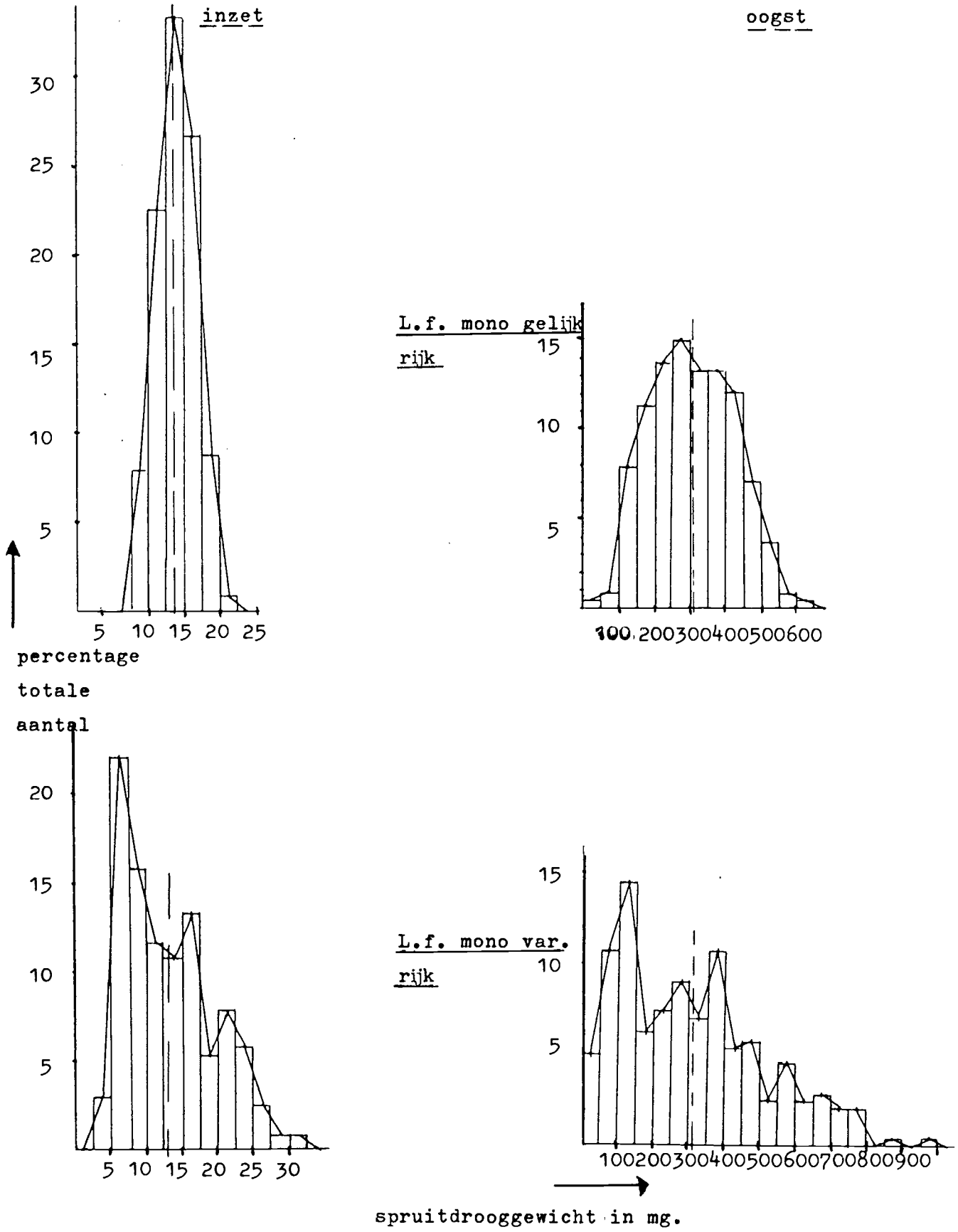
			niet-variabel							variabel							
			n	$\bar{W}_i$	$\bar{W}_o$	$\bar{r.g.r.}$	$\bar{G}^i_u$	$\bar{G}^o_u$	$\bar{G}^o_u/\bar{G}^i_u$	$\bar{Y}$	n	$\bar{W}_i$	$\bar{W}_o$	$\bar{r.g.r.}$	$\bar{G}^i_u$	$\bar{G}^o_u$	$\bar{G}^o_u/\bar{G}^i_u$	$\bar{Y}$
rijke grond	mono	L.	240	14,00	307,5	.515	.110**	.214	1.95*•	24600	240	13,17	308,7	.526	.271•	.374	1,39••	24696
				(0,32)	(18,53)	(.0064)	(.0021)	(.0124)	(.140)	(1482,7)		(1.08)	(8.91)	(.0185)	(.0328)	(.0282)	(.069)	(712.9)
		A.	237	27,80	380,0	.436	.131**	.194	1,47*	29872								
				(1,12)	(27,14)	(.0052)	(.0055)	(.0197)	(.095)	(1809,3)								
	mix	L.	120	14,36•••	252,2	.477***	.126*•	.257	2,04••	10088*	120	13,02•••	285,3	.512***	.252•	.310	1,26••	11443
				(0,26)	(24,14)	(.0176)	(.0066)	(.0491)	(.288)	(965,4)		(0,71)	(62,33)	(.0286)	(.0282)	(.0214)	(.211)	(2475,6)
										28243								28963
		A.	117	23,08	452,2	.496**	.103**	.193	1,90	18155*	120	21,77	443,8	.502**	.092	.164	1,80	17520
				(2,07)	(29,71)	(.0171)	(.0151)	(.0235)	(.293)	(911,7)		(1,14)	(34,26)	(.0064)	(.0087)	(.0132)	(.302)	(1656,6)
arme grond	mix	L.	120	25,98	220,4	.342***	.129•	.238	1,88••	8813	120	26,70	250,7	.373***	.293•	.309	1,06••	10025
				(2,47)	(27,34)	(.0078)	(.0256)	(.0260)	(.280)	(1093,5)		(0,51)	(20,72)	(.0115)	(.0131)	(.0276)	(.083)	(828,7)
										27813								28296
		A.	116	40,49	473,0	.410**	.116	.153	1,32	19000	120	43,99	463,7	.393**	.126	.164	1,30	18271
				(3,81)	(36,07)	(.0269)	(.0182)	(.0432)	(.275)	(1456,5)		(1,31)	(23,98)	(.0050)	(.0154)	(.0141)	(.058)	(907,8)

Tabel 1: Hierin staat per behandeling (over 3 bakken gemiddeld) het gemiddelde spruitdrooggewicht bij inzet en oogst in mg. ($\bar{W}_i$ en $\bar{W}_o$), de gemiddelde Gini-coëfficient bij inzet en oogst ($\bar{G}^i_u$ en $\bar{G}^o_u$); het gemiddelde quotiënt van deze beide coëfficienten, de gemiddeld opbrenst per behandeling ($\bar{Y}$) in mg. en de relatieve groeisnelheid gemiddeld (r.g.r.) in mg./mg.per dag. L.= Lychnis A.= Anthoxanthum n= totaal aantal planten per behandeling. sterretjes wijzen op sign. verschillen in een kolom, rondjes wijzen op sign. verschillen in een rij. Onder de gevonden waarden staat tussen haakjes de standaard deviatie. In de $\bar{Y}$-kolom is de gemiddelde totale opbrengst in de mengsels (dus L.F. + A.o.) door een lijn omgeven.

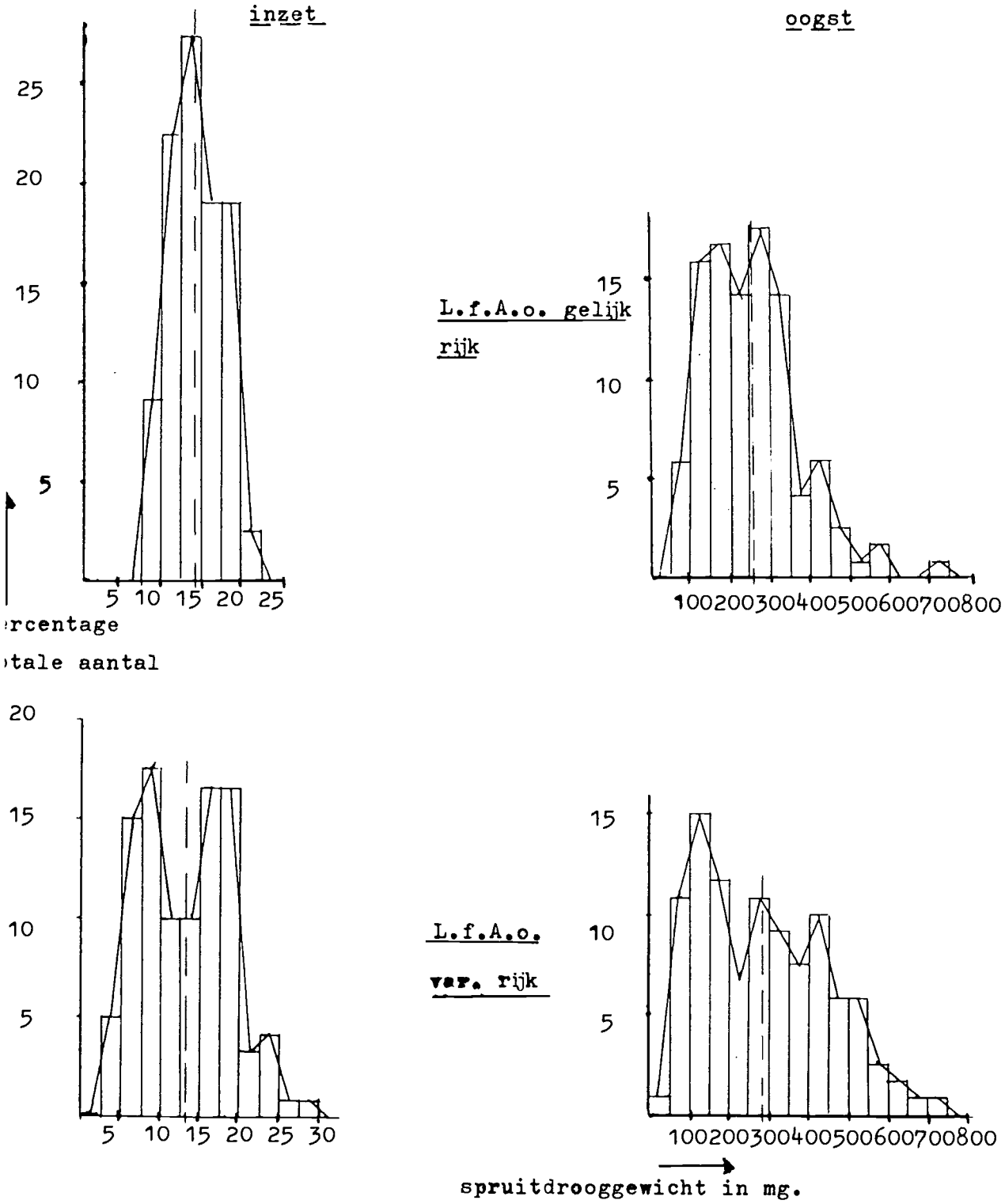
Figuur 5: De absolute en relatieve opbrengst van Lychnis en Anthoxanthum in hun monocultures en mengsel op rijke grond (niet-variabele behandelingen). De waarden zijn de gemiddelden over 3 replica-waarden.



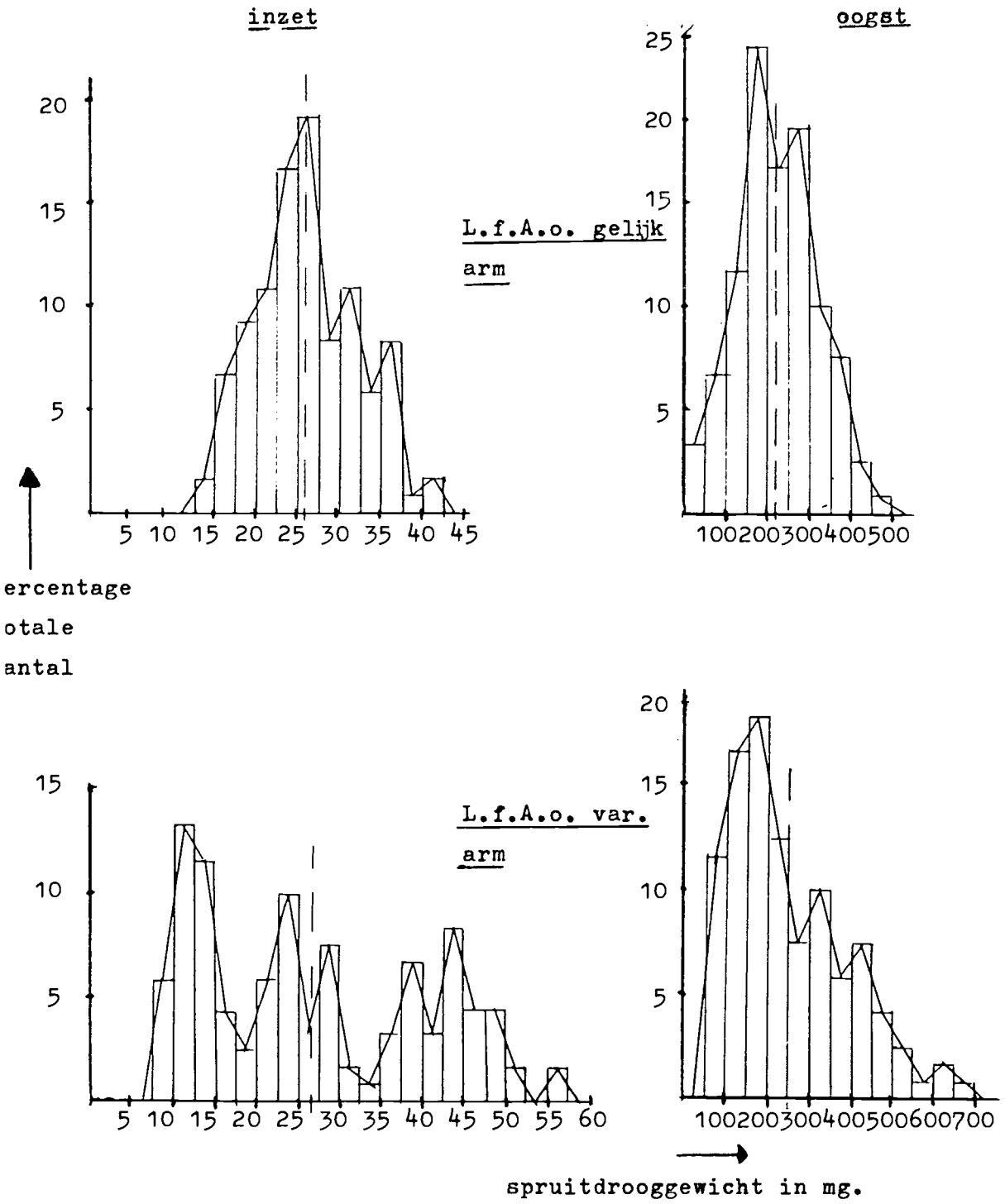
Figuur 5. Frequentie-verdelingen van de niet-var. en var. monocultuur van Lychnis op rijke grond bij inzet en oogst.



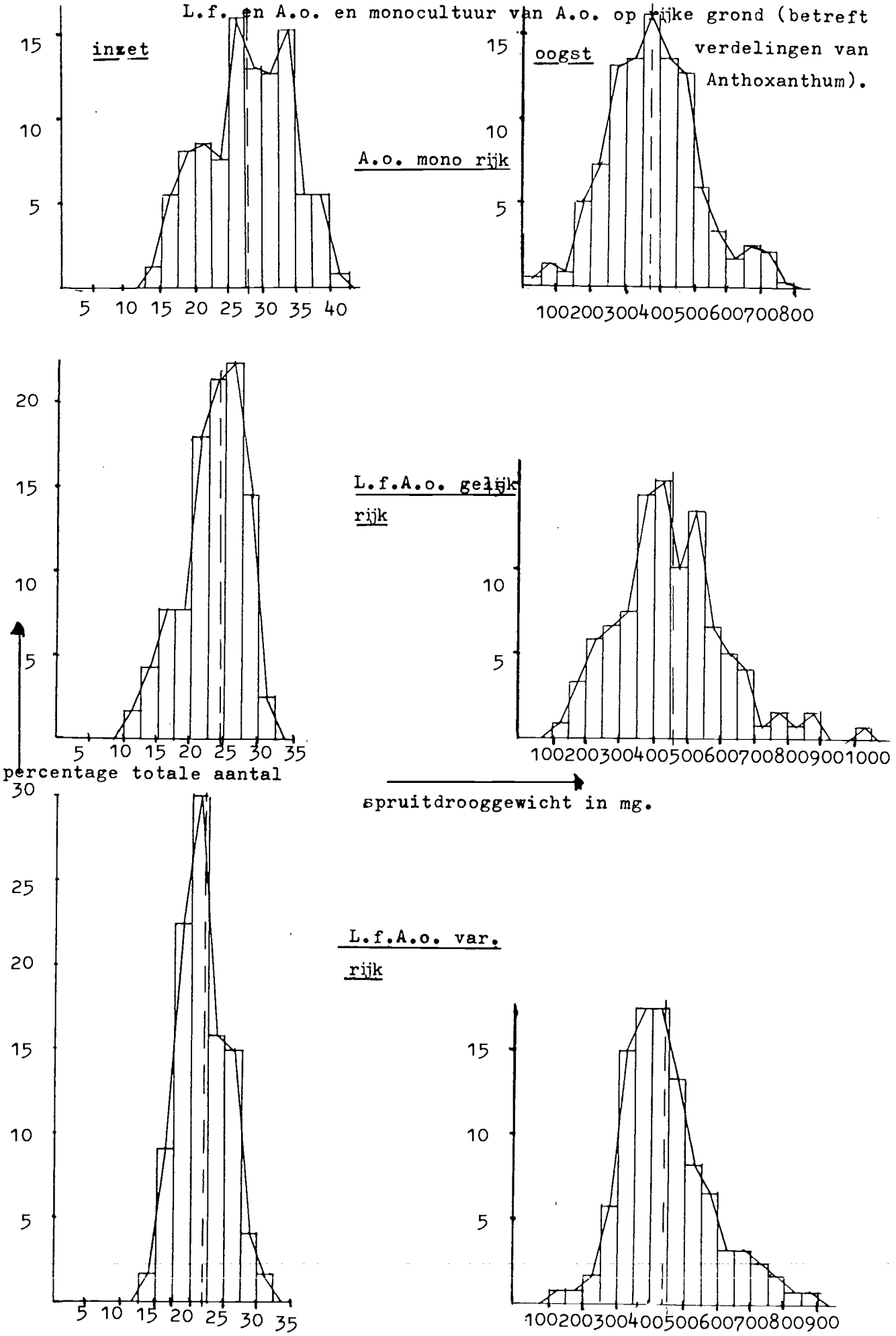
Figuur 5. Frequentie-verdelingen van het niet-var. en var. mengsel van Lychnis en Anthoxanthum op rijke grond bij inzet en oogst (betreft verdelingen van Lychnis in deze mengsels).



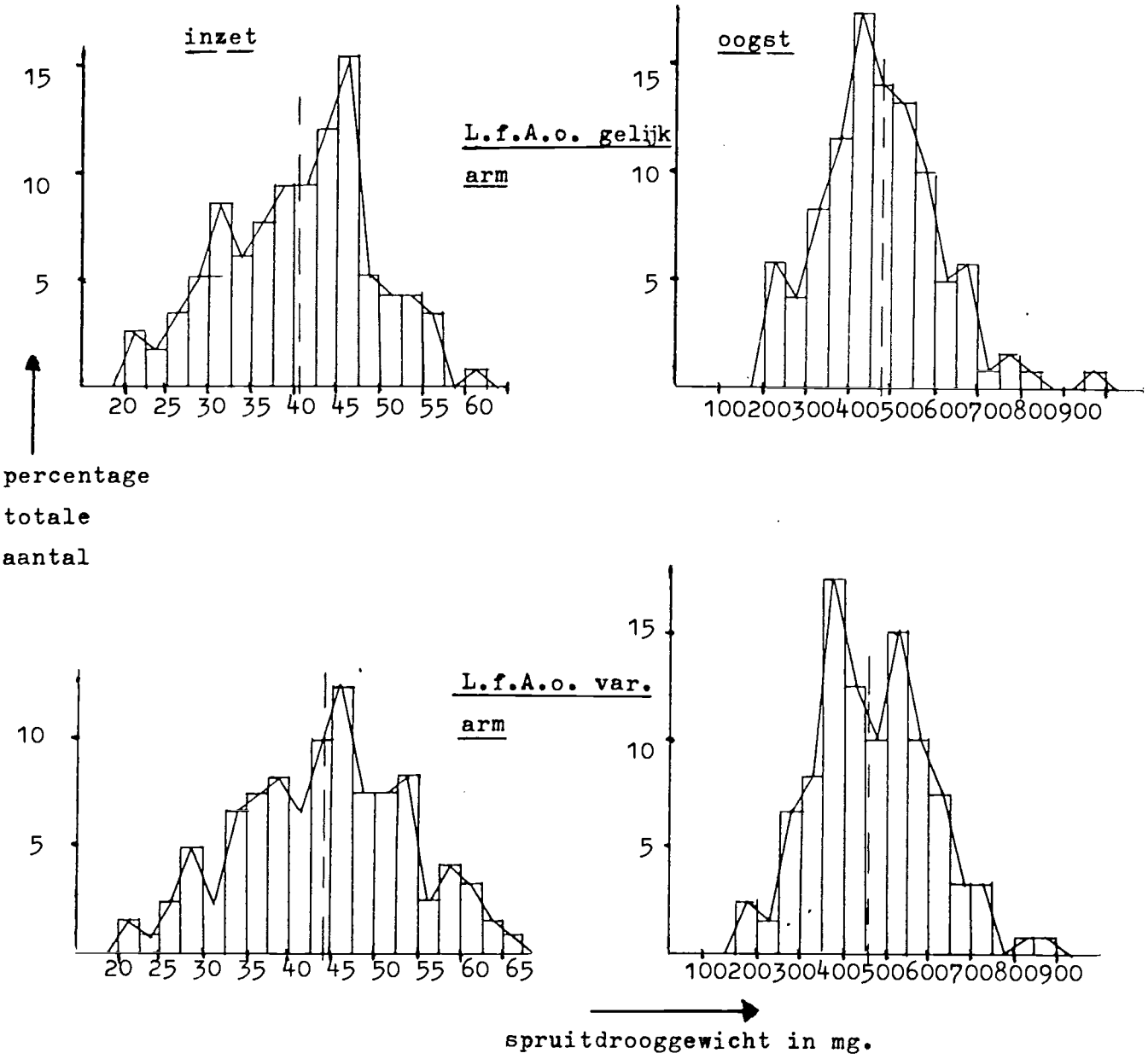
Figuur 5. Frequentie-verdelingen van het niet-var. en var. mengsel van Lychnis en Anthoxanthum op arme grond bij inzet en oogst (betreft verdelingen van Lychnis in deze mengsels).



Figuur 6. Frequentie-verdelingen van het niet-var. en var. mengsel van L.f. en A.o. en monocultuur van A.o. op rijke grond (betreft inzet en oogst verdelingen van Anthoxanthum).



Figuur 6. Frequentie-verdelingen van het niet-var. en var. mengsel van Lychnis en Anthoxanthum op arme grond bij inzet en oogst (betreft verdelingen van Anthoxanthum in deze mengsels).



5. Diskussie.

5.1. Groei tijdens de voorkweek.

Verwacht werd, dat L.f.-kiemplanten op een rijk medium sneller zouden groeien. De resultaten laten het tegendeel zien en ook in de onderzoeken van A. Biere werd gevonden, dat de kiemplanten in de exponentiële groeifase op arme grond sneller groeiden. Er van uitgaande dat de lichtomstandigheden en de hoeveelheid aangeboden vocht op beide media gelijk was, dan kan dit groeiverschil veroorzaakt zijn door:

-1- Verschil in bodemstruktuur; het rijke medium slaat, door de grote hoeveelheid humus, bij bevochtiging snel dicht. Het arme medium is, door de aanwezigheid van veel zand, luchtiger en bevat daarmee meer zuurstof voor de wortels. Bovendien zal het water in dit medium makkelijker in de grond zakken.

-2- De optimale groei van L.f. zou op schrale grond plaats kunnen vinden. De vorm van de optimum groeicurve op de verschillende media (A. Biere) en het feit dat de planten op het rijke medium na verloop van tijd (na 27 dagen) sneller groeiden, dan de planten op arme grond, spreken dit tegen.

Aanvankelijk konden de planten van het grotere voedselaanbod op het rijke medium nóg niet profiteren (b.v. door een te gering wortelopervlak). Na ca 27 dagen konden ze er echter dusdanig van profiteren, dat ze ondanks de slechtere bodemstruktuur, sneller gingen groeien, dan hun soortgenoten op arme grond.

5.2. Voorwaarden voor beantwoording van beide vraagstellingen.

Uit de resultaten blijkt dat er zoveel mogelijk aan de voorwaarden voor beantwoording van beide vraagstellingen is voldaan. Ondanks het feit dat er enkele significante verschillen tussen $\bar{G}_u^i$'s en $\bar{W}_i$'s voorkomen, die niet gepland waren, zullen deze verschillen niet hinderlijk zijn voor de interpretatie van de oogstresultaten. Door gebruik te maken van parameters als het quotiënt van oogstongelijkheid en inzetongelijkheid en als de relatieve groeisnelheid, wordt het effekt van deze significante verschillen weggewerkt.

Er is geoogst voordat er dichtheidsafhankelijke sterfte in de populaties (Silvertown, 1982) kon optreden. Deze dichtheidsafhankelijke sterfte heeft zowel invloed op de ongelijkheid (Weiner, 1985), die afneemt door een afname in de variantie van de gewichten, als op de scheefheid (skewness) van een frequentieverdeling (Turner & Rabinowitz,

1983). Zo kan de dichtheidsafhankelijke sterfte leiden tot problemen bij de interpretatie van de oogstresultaten, omdat volgens het dominantie-suppressie-model (Harper, 1977; Weiner, 1985; Werner & Caswell, 1977) de ongelijkheid toeneemt in een populatie in de loop van de tijd door een toename in interferentie (intraspecifiek b.v. voor licht), terwijl tevens de dichtheidsafhankelijke sterfte toeneemt (Weiner, 1985) en deze juist een afname in ongelijkheid geeft.

5.3. Grootte-ongelijkheid (1^{e} vraagstelling).

In de monocultures van zowel L.f. als A.o. (tab. 1a) op rijke grond neemt de ongelijkheid in de s.d.g.'s in de loop van het experiment toe door een toenemende intraspecifieke interferentie. De interferentie neemt toe, doordat de planten groeien en daarmee een groter blad- en worteloppervlak krijgen en intenser zullen gaan concurreren om licht en nutriënten. De gevonden toename in ongelijkheid komt overeen met de literatuur (Harper, 1977; Werner & Caswell, 1977; Weiner, 1985; van Andel et al, 1984). De toename in de monocultuur van L.f. is significant groter, dan die in de A.o.-monocultuur. Dit zou kunnen veroorzaakt worden, doordat in de monocultures van grassen de concurrentie om licht minder (door langgerekte bladvorm) is, dan in die van rozet- of semi-rozet-planten met dezelfde dichtheid.

Weiner (1985) beweert, dat volgens het dominantie-suppressie-model geldt, dat wanneer planten groeien in een mengsel van twee soorten, waarin de ene soort dominant is t.o.v. de andere, we kunnen verwachten dat na verloop van tijd de ongelijkheid van de dominante soort minder zal zijn dan die van de monocultuur van dezelfde soort. De ongelijkheid van de onderdrukte soort zal juist groter zijn, dan die van de mono. In dit onderzoek was L.f. op de rijke grond de onderdrukte soort (zie 5.4.) en de resultaten (tab. 1a) laten zien dat de ongelijkheid van L.f. in het mengsel (bij de oogst) inderdaad groter is (evenals de toename in ongelijkheid), dan die van de monocultuur van L.f.. Het verschil is echter niet significant. De dominante soort (A.o.) vertoont in het mengsel en de monocultuur overeenkomstige G_u^o's (tab. 1a). De toename in ongelijkheid is i.t.t. wat het dominantie-suppressie-model voorspelt in het mengsel groter. De oogstresultaten ondersteunen dus niet volledig Weiner's dominantie-suppressie-model.

Het model (Weiner, 1985) voorspelt verder, dat toenemende vruchtbaarheid van de grond in monocultures leidt tot een toename in oogstongelijkheid. Op rijke grond zullen de planten n.l. eerder de grootte

hebben bereikt, waarop interferentie begint met als gevolg een snellere ontwikkeling van de gewichtshierarchie. De meeste resultaten van zijn onderzoek (1985) bevestigen deze verwachting. Over mengsels van twee soorten doet hij geen uitspraak, maar verwacht zou kunnen worden dat in een mengsel op rijke grond de ongelijkheid van zowel L.f. als van A.o. groter zal zijn, dan die in een overeenkomstig mengsel op arme grond. De resultaten ondersteunen deze verwachting, hoewel de verschillen niet significant zijn.

5.4. Opbrengsten (1e vraagstelling).

Uit de vervangingsreeks (fig. 5, blz. 21) op rijke grond blijkt dat de opbrengst van A.o. in het mengsel groter is dan in zijn monocultuur, terwijl de opbrengst van L.f. juist lager is. Dit zou kunnen wijzen op asymmetrische interferentie (Silvertown, 1982) d.w.z. A.o. profiteert in de interspecifieke interferentie situatie van de aanwezigheid van L.f.. Toch wordt de dominantie van A.o. hierdoor niet bewezen, mede omdat de inzetgewichten (W_i's in tab. 1a) laten zien dat A.o. in de mengsels startte met een ca 2 X groter inzetgewicht dan L.f.. Onderzoek van A. Biere bevestigt echter dat A.o. in mengsels op rijke grond domineert over L.f. (Biere; pers. med.). De significant grotere opbrengst van A.o. in het mengsel (vergeleken met opbrengst van L.f. in mengsel), wordt dus veroorzaakt door de dominante positie van A.o. op rijke grond en door het hogere inzetgewicht van A.o., waardoor A.o. in staat is om ruimte te bezetten en/of voedingsstoffen (ook zonlicht) op te nemen ten koste van L.f.. De relatieve totale opbrengst (fig. 5b, blz 21) van het mengsel is praktisch gelijk aan één d.w.z. de toename in opbrengst van A.o. gaat gepaard met een gelijke afname in opbrengst van L.f. (de Wit, 1960; Silvertown, 1982). De absolute opbrengst van de monocultuur van A.o. ligt significant hoger dan die van L.f. (zie fig. 5a, blz 21). Hiervoor zijn twee mogelijke oorzaken:

1/ het starten van de A.o.-planten met een ca 2 X zo groot inzetgewicht.

2/ door de bladvorm van A.o. is de concurrentie om licht in de monocultuur in een laat stadium van de proef geringer dan in de monocultuur van L.f., die door de semi-rozetvorm van L.f. een intensere interferentie om licht kent (Turner & Rabinowitz, 1983).

Deze twee redenen kunnen ook samen verantwoordelijk zijn voor het bovengenoemde resultaat.

Door de grotere nutriëntenrijkdom van het rijke medium werd verwacht, dat de planten in het mengsel op rijke grond sneller in biomassa zouden toenemen, dan de planten in het arme mengsel. De relatieve groeisnelheden (zie kolom met $\overline{r.g.r.}$'s in tabel 1a) van beide plantesoorten zijn op rijke grond significant groter, dan die op arme grond, hetgeen de verwachting ondersteunt. De totale opbrengst van het rijke mengsel is echter niet significant groter, dan de opbrengst van het arme mengsel (tab. 1a). Dit werd veroorzaakt, doordat zowel A.o. als L.f. op arme grond met een ca 2X groter inzetgewicht startten.

5.5. Opbrengst (2e vraagstelling).

Bij vergelijking van de opbrengst van de variabele monocultuur van L.f. met die van de niet-variabele monocultuur blijkt, dat het aanbrengen van een grotere inzetongelijkheid in s.d.g.'s (var. mono, zie tab. 1b) in dit onderzoek niet leidde tot opbrengstreduktie (Glenn & Daynard, 1973). Er is zelfs een geringe, maar niet significante opbrengsttoename (zie tab. 1).

Het aanbrengen van een grotere beginongelijkheid in de L.f. in mengsels op zowel rijke als arme grond leidt in beide gevallen tot een (niet significante) opbrengsttoename van L.f.. In de literatuur is over het aanbrengen van deze ongelijkheid in één van de soorten van een mengsel niets bekend. Wel kan gekonkludeerd worden, dat wat Glenn en Daynard voor monocultures vonden voor mengsels, zowel voor de totale opbrengst als voor de opbrengst van L.f. niet opgaat. Opvallend is verder nog, dat de geringe opbrengsttoename van L.f. in de variabele mengsels gepaard gaat met een geringe opbrenstafname van A.o..

5.6. Grootte-ongelijkheid (2e vraagstelling).

Black (1958) vond dat in competitie-experimenten van Trifolium subterraneum-planten uit grote en kleine zaden, het aanvankelijke verschil in kiemplantgrootte toenam met de tijd. Ford (1975) ontdekte een positieve correlatie tussen plantgrootte en relatieve groeisnelheid en waarschijnlijk werd deze correlatie veroorzaakt door competitie. In deze voorbeelden zijn de grote planten in een monocultuur in een competitief voordeel t.o.v. de kleine (Donald, 1958; Harper, 1965, 1967) Hieruit zou kunnen afgeleid worden, dat bij het inzetten van verschillende gewichtsgroepen van één soort in interferentie-experimenten, de ongelijkheid die geschapen is nog aanzienlijk zal toenemen. Andere onderzoekers (Wilson, 1970; Newbery & Newman,1978) beweren juist dat de

kleinere planten in een competitief voordeel zijn en in staat zijn relatief sneller te groeien. Er vindt dan convergentie plaats d.w.z. de grootte-verschillen worden kleiner. Hiervoor zouden dan twee mogelijke oorzaken (Newbery & Newman, 1978) zijn nl.:

1/ een grote plant groeit minder snel dan een kleine, omdat hij zichzelf meer beschaduwt. Dit geldt vooral voor rozet- en semi-rozet-planten (L.f.) en minder voor grasachtigen (A.o.).

2/ wanneer een soort zijn eigen groei remt (Newman & Roviral, 1975), dan zal een grote plant zijn eigen groei sterker remmen dan een kleine plant.

Uit dit verhaal zou men kunnen afleiden, dat de ongelijkheid die geschapen is door verschillende gewichtsgroepen in te zetten juist zou afnemen.

In de monocultuur van L.f. met de drie gewichtsgroepen neemt de aangebrachte beginongelijkheid nog met een faktor 1,4 toe (significante toename). Dit is in tegenspraak met het werk van Newbery & Newman (1978). Opvallend is verder dat het percentage die elk van de gewichtsgroepen van de totale beginbiomassa en totale oogstbiomassa van L.f. in deze variabele monocultuur innemen voor inzet en oogst praktisch overeenkomen (zie bijlage 5). Het aanvankelijke verschil in gewicht van de drie groepen neemt toe met de tijd. De grote planten lijken in dit experiment een competitief voordeel te hebben. Aannemende dat de nutriëntenopname evenredig is met het worteloppervlak, dan zou dit voordeel veroorzaakt kunnen worden, doordat de grote planten in staat zijn licht op te nemen ten koste van de kleine.

De niet-variabele monocultuur neemt significant meer in ongelijkheid toe, maar deze start ook met een 2 1/2 X kleinere beginongelijkheid, dan de variabele monocultuur.

De ongelijkheidstoenames van L.f. in de variabele mengsels (op arme èn rijke grond) zijn ook significant lager, dan van de overeenkomstige niet-var. mengsels. Hier geldt echter hetzelfde als voor de monocultures.

De aanwezigheid van A.o. is op rijke grond niet van significante betekenis voor de ongelijkheidstoename van L.f. (vergelijk resultaten van het var. mengsel en de var. monocultuur op rijke grond in tab. 1b).

Gekonkludeerd kan worden dat de ongelijkheidstoename van L.f. in de monocultures en mengsels met een hoge inzetongelijkheid gering (in var. mengsel op arme grond is toename niet significant) is t.o.v. die van de overeenkomstige niet-var. behandelingen, terwijl de ongelijkheidstoename van A.o. in var. en niet-var. behandelingen overeenkomt.

5.7. Maat van ongelijkheid.

Volgens Weiner en Solbrig (1984) is de scheefheid geen goede maat voor de ongelijkheid, omdat deze slechts aan één van de drie voorwaarden voor een grootte-hierarchie (zie inleiding) voldoet. De correlatie-coëfficient tussen de scheefheid en de Gini-coëfficient, deze laatste is een goede maat voor ongelijkheid (Weiner & Solbrig, 1984), is vergeleken bij de correlatie-coëfficient tussen de Gini-coëfficient en coëfficient van variatie zeer gering. Ook Weiner & Thomas (manuscript) spraken al over de grote correlatie tussen de Gini-coëfficient en coëfficient van variatie. Toch is er een positief verband tussen de Gini-coëfficient en de scheefheid, waaruit niet geconcludeerd kan worden dat de scheefheid niet voldoet als ongelijkheidsmaat.

6. Literatuurlijst.

Andel, J. van, H.J.M. Nelissen, E. Wattel, T.A. van Valen & A.T. Wassenaar, 1984. Theil's inequality index applied to quantify population variation of plants with regard to dry matter allocation. Acta Bot. Neerl. 33(2): 161-175.

Black, J.N., 1958. Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover (Trifolium subterraneum L.) with particular reference to leaf area and light microclimate. Austr. J. Agric. Res. 9: 299-318.

Edmeades, G.O. & T.B. Daynard, 1979. The development of plant-to-plant variability in maize at different planting densities. Can. J. Plant. Sci. 59: 561-576.

Ford, E.D., 1975. Competition and stand structure in some even aged monocultures. J. Ecol. 63: 311-333.

Glenn, F.B. & T.B. Daynard, 1974. Effects of genotype, planting pattern, and plant density on plant-to-plant variability and grain yield of corn. Can. J. Plant. Sci. 54: 323-330.

Harper, J.L., 1965. The nature and consequence of interference among plants. Int. Congr. of Gen., The Hague. Vol. 2: 465-482. Oxford: Pergamon Press.

Harper, J.L., 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. 55: 247-270.

Harper, J.L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, England.

Newbery, D.McC. & E.I. Newman, 1978. Competition between grassland plants of different initial sizes. Oecologia, 33: 361-380.

Newman, E.I. & A. Rovira, 1975. Allelopathy among some British grassland species. J. Ecol. 63: 727-737.

Siegel, S., 1956. Non-parametric statistics for the behavioral sciences. Intern. student ed., New York: 116-119.

Silvertown, J.W., 1982. Introduction to plant population ecology. Longman, New York.

Snedecor, G.W., 1950. Statistical methods; applied to experiments in agriculture and biology. Iowa, 4th edition.

Solbrig, O.T., 1981. Studies on the population biology of the genus Viola II. The effect of plant size on fitness in Viola sororia. Ev. 35: 1080-1093.

Turner, M.D. & D.R. Rabinowitz, 1983. Factors affecting frequency distributions of plant mass: the absence of dominance and suppression in Festuca paradoxa. Ecology 64: 469-475.

Weiner, J., 1985. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. Ecology, 66(3): 743-752.

Weiner, J. & O.T. Solbrig, 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. Oecologia 61: 334-336.

Weiner, J. & S.C. Thomas, manuscript. Size variability and competition in even aged monocultures.

Werner, P.A. & H. Caswell, 1977. Population growth rates and age versus stage distribution models for teasel (Dipsacus sylvestrus Huds.). Ecology 58: 1103-1111.

Wit, C.T. de, 1960. On competition. Versl. Landbouwk. Onderz. 66: 1-82.

Bijlage 1: Groei tijdens de voorkweek van Lychnis flos-cuculi-planten op rijke rijke en arme grond (zie figuur 3).

	monsterdatum	gemiddeld spruit-drooggewicht in mg.	standaard deviatie	aantal
rijke grond	26- 2	0,100		30
	8- 3	0,357		30
	13- 3	1,125		30
	15- 3	1,520	0,28	10
	19- 3	3,410	0,99	10
	21- 3	5,190	0,95	10
	22- 3	6,390	1,43	10
	25- 3	14,230	2,88	10
arme grond	8- 3	0,100		30
	26- 3	2,960	0,94	9
	28- 3	4,905	0,60	10
	30- 3	6,520	1,86	10
	1- 4	8,977	2,61	10
	2- 4	9,420	2,23	10
	4- 4	13,970	3,55	8

Bijlage 2: De totaal natgewicht-waarden en de corresponderende spruitdrooggewicht-waarden van Lychnis flos-cuculi, uitgezet in de regressielijn in figuur 4 (n=19).

totaal natgewicht in mg.	spruitdrooggewicht in mg.
136	9,90
133	10,84
103	9,45
45	3,96
62	4,79
280	22,03
168	13,78
123	9,45
180	13,56
206	17,25
221	15,63
248	20,25
202	17,74
260	19,77
49	3,46
134	8,70
94	8,81
106	7,90

Bijlage 3: Tabel 1 is van deze bijlage afgeleid voor afkortingen en text en uitleg verwijs ik naar deze tabel. In deze bijlage staan per populatie per behandeling de waarden, waarover in tabel 1 gemiddeld is.

			niet-variabel								variabel							
			n	W_i	W_o	r.g.r.	G_u^i	G_u^o	G_u^o/G_u^i	Y	n	W_i	W_o	r.g.r.	G_u^i	G_u^o	G_u^o/G_u^i	Y
rijk	mono	L.	80	13,81	296,9	.511	.108	.228	2,11	23752	80	14,35	298,7	.506	.286	.385	1,35	23896
			80	13,81	296,7	.511	.109	.206	1,89	23736	80	12,90	311,6	.531	.293	.395	1,35	24928
			80	14,37	328,9	.522	.112	.207	1,85	26312	80	12,25	315,8	.542	.233	.342	1,47	25264
		A.	80	29,06	411,0	.442	.126	.182	1,44	31808								
			79	27,40	368,2	.433	.131	.184	1,40	29584								
			77	26,93	360,7	.433	.137	.217	1,58	28224								
	mix	L.	40	14,48	224,4	.457	.132	.310	2,35	8976	40	13,76	355,9	.542	.265	.287	1,08	14236
			40	14,06	264,4	.489	.119	.213	1,79	10576	40	12,47	264,3	.509	.272	.320	1,20	10572
			40	14,54	267,8	.486	.127	.248	1,95	10712	40	12,97	238,0	.485	.220	.327	1,49	9520
		A.	40	23,70	421,5	.480	.092	.167	1,82	17356	40	23,06	477,7	.505	.098	.149	1,52	19120
			39	24,76	480,8	.494	.096	.213	2,22	19148	40	21,28	444,5	.507	.082	.174	2,12	17628
			38	20,77	454,4	.514	.120	.198	1,65	17960	40	20,96	409,2	.495	.096	.169	1,76	15812
arm	mix	L.	40	24,79	204,7	.352	.158	.253	1,60	8188	40	26,27	247,6	.374	.295	.340	1,15	9904
			40	24,34	204,4	.355	.117	.253	2,16	8176	40	27,26	272,7	.384	.305	.303	0,99	10908
			40	28,82	251,9	.361	.111	.208	1,87	10076	40	26,55	231,6	.361	.279	.286	1,03	9264
		A.	36	40,09	502,6	.421	.126	.132	1,05	20020	40	42,64	436,2	.388	.109	.149	1,37	17332
			40	36,89	483,5	.429	.127	.203	1,60	19648	40	45,26	475,0	.392	.139	.177	1,27	19144
			40	44,49	432,8	.379	.095	.125	1,32	17332	40	44,09	480,0	.398	.130	.165	1,27	18336

Bijlage 4: De inzet- en oogst-spruitdrooggewichten van de afzonderlijke gewichtsgroepen van Lychnis in de bakken, waarin 3 Lychnis-gewichtsgroepen zijn uitgezet.

A = zwaarste gewichtsgroep, B = middelste gewichtsgroep, C = lichtste gewichtsgroep.

	bak	groep	inzet (gemiddeld)	oogst (gemiddeld)	aantal
Lychnis mono variabel rijk	1	A	22,91 mg	517,92 mg	26
		B	13,04	261,67	27
		C	7,41	124,67	27
	2	A	21,32	548,19	26
		B	11,26	283,30	27
		C	6,43	111,96	27
	3	A	17,83	421,00	26
		B	12,08	390,11	27
		C	7,05	140,26	27
mengsel variabel rijk	1	A	20,53	503,43	14
		B	13,28	385,23	13
		C	6,95	167,62	13
	2	A	17,85	363,21	14
		B	13,26	316,62	13
		C	5,87	105,54	13
	3	A	18,20	322,43	14
		B	12,51	267,15	13
		C	7,81	117,77	13

		groep	inzet (gemiddeld)	oogst (gemiddeld)	aantal
mengsel variabel arm	1	A	42,52 mg	383,93 mg	14
		B	22,81	228,54	13
		C	12,23	119,92	13
	2	A	44,34	410,43	14
		B	24,30	251,23	13
		C	11,83	145,85	13
	3	A	42,18	328,71	14
		B	24,09	228,69	13
		C	12,18	130,00	13

Bijlage 5: De gemiddelde inzet- en oogst-spruitdrooggewichten (over 3 bakken per behandeling) van de afzonderlijke gewichtsgroepen van Lychnis in de variabele behandelingen, plus het percentage dat de groepen van de totale Lychnis-biomassa (bij inzet en oogst) per behandeling uitmaken.

		inzet	inzet	oogst	oogst	n
	A	20,69 mg	52,01 %	495,70 mg	53,13 %	3
	B	12,13	30,49	311,69	33,41	3
	C	6,96	17,50	125,63	13,46	3
	tot.	39,78	100,00	933,02	100,00	
	A	18,86	48,66	396,36	46,65	3
	B	13,02	33,59	323,00	38,01	3
	C	6,88	17,75	130,31	15,34	3
	tot.	38,76	100,00	849,67	100,00	
	A	43,01	54,57	374,36	50,42	3
	B	23,73	30,11	236,15	31,81	3
	C	12,08	15,32	131,92	17,77	3
	tot.	78,82	100,00	742,43	100,00	

Bijlage 6: De Gini-coëfficienten (G_u) en coëfficienten van variatie (C.V.) van zowel inzet(i) als oogst(o) van de Lychnis flos-cuculi-populaties in de verschillende behandelingen. De gemiddelden van de 3 waarden per behandeling staan onder deze 3 waarden. Tevens is per behandeling de gemiddelde coëfficient van skewness (g_1) van Lychnis bij oogst en inzet gegeven.

	niet-variabel							variabel						
	G_u^i	$C.V.^i$	G_u^o	$C.V.^o$	G_u^o/G_u^i	$C.V.^o/C.V.^i$		G_u^i	$C.V.^i$	G_u^o	$C.V.^o$	G_u^o/G_u^i	$C.V.^o/C.V.^i$
mono Lychnis op rijke grond	.108	.188	.228	.396	2.11	2.11	mono Lychnis op rijke grond	.286	.525	.385	.692	1.35	1.32
	.109	.189	.206	.357	1.89	1.89		.293	.520	.395	.702	1.35	1.35
	.112	.195	.207	.360	1.85	1.85		.233	.405	.342	.599	1.47	1.47
	.110	.191	.214	.371	1.95	1.95		.271	.483	.374	.664	1.39	1.38
					g_1^i=-.068	g_1^o=+.130						g_1^i=+.960	g_1^o=+.671
mengsel op rijke grond	.132	.227	.310	.561	2.35	2.47	mengsel op rijke grond	.265	.459	.287	.494	1.08	1.08
	.119	.206	.213	.390	1.79	1.89		.272	.467	.327	.555	1.20	1.19
	.127	.219	.248	.467	1.95	2.13		.220	.380	.327	.584	1.49	1.54
	.126	.218	.257	.473	2.04	2.17		.252	.435	.314	.544	1.26	1.25
					g_1^i=+.114	g_1^o=+1.007						g_1^i=+.293	g_1^o=+.466
mengsel op arme grond	.158	.278	.253	.441	1.60	1.59	mengsel op arme grond	.295	.517	.340	.610	1.15	1.18
	.117	.208	.253	.444	2.16	2.14		.305	.531	.303	.531	0.99	1.00
	.107	.193	.208	.366	1.94	1.90		.279	.486	.286	.512	1.03	1.05
	.129	.226	.238	.417	1.90	1.88		.293	.511	.309	.551	1.06	1.08
					g_1^i=+.231	g_1^o=+.290						g_1^i=+.386	g_1^o=+.820

Bijlage 7.

Tabel waarin de waarden van de $\bar{G}_u^o$'s, $\bar{G}_u^i$'s, de coëfficient van variatie (C.V.) bij de oogst en inzet en de coëfficient van skewness (g_1) bij de oogst en inzet van L.f. voor de verschillende behandelingen staan. Uit deze waarden zijn de correlatie-coëfficienten van de Gini-coëfficient met de coëfficient ven variatie en van de Gini-coëfficient met de coëfficient van skewness berekent.

	$\bar{G}_u$	C.V.	g_1
1	.110	.191	-.068
2	.126	.218	+.114
3	.129	.226	+.231
4	.214	.371	+.130
5	.238	.417	+.290
6	.252	.435	+.293
7	.257	.473	+1.007
8	.271	.483	+.960
9	.293	.511	+.386
10	.309	.551	+.820
11	.314	.544	+.466
12	.374	.664	+.671

correlatie-coëfficient tussen Gini-coëffiecient en coëfficient van variatie is: +0,9985 (n=12).

correlatie-coëfficient tussen Gini-coëfficient en coëfficient van skewness is: +0,6765 (n=12).