Het effect van stikstof, knippen en competitie op de groei van *Elymus athericus* en *Festuca rubra*

Jacoline Dubbeld
Rijks*universiteit* Groningen
oktober 2000

D 711

Het effect van stikstof, knippen en competitie op de groei van *Elymus athericus* en *Festuca rubra*

Jacoline Dubbeld
begeleider: Dries Kuijper
laboratorium voor plantenoecologie
Rijks*universiteit* Groningen
postbus 14
9750 AA Haren
oktober 2000

foto voorpagina: opstelling planten in de kas

Inhoudsopgave

1 Summary ... 3
2 Inleiding ... 4
3 Materiaal en Methode ... 6
4 Resultaten ... 8
4.1 Biomassa ... 8
4.1.1 Totale biomassa ... 8
4.1.2 Biomassa bovengronds ... 9
4.1.3 Biomassa ondergronds ... 10
4.2 Effect van knippen en stikstof ... 11
4.2.1 Spruit/wortel-verhouding ... 11
4.2.2 Lengte geproduceerd blad ... 11
4.2.3 Blad/stengel-verhouding ... 12
4.2.4 Spruitaantal ... 12
4.3 Effect van competitie en stikstof ... 13
4.3.1 Spruit/wortel-verhouding ... 13
4.3.2 Lengte geproduceerd blad ... 14
4.3.3 Blad/stengel-verhouding ... 14
4.3.4 Spruitaantal ... 15
4.4 N-gehalte ... 15
4.5 Samenvatting ... 16
5 Discussie ... 17
5.1 Effect stikstof ... 17
5.2 Effect knippen ... 17
5.3 Effect competitie ... 18
5.4 Veldsituatie ... 19
6 Conclusies ... 21
7 Dankwoord ... 22
8 Literatuurlijst ... 23
Bijlage 1: berekening N-gehaltes ... 25
Bijlage 2: tabellen statistische toetsen ... 26
2.1 Soorteffect biomassa's ... 26
2.2 Effecten op bovengrondse biomassa *Elymus* ... 27
2.3 Effecten op bovengrondse biomassa *Festuca* ... 28
2.4 Effecten op biomassa totaal en ondergronds *Elymus* ... 28
2.5 Effecten op biomassa totaal en ondergronds *Festuca* ... 29
2.6 Soorteffect spruit/wortel- en blad/stengel-verhouding ... 29
2.7 Effecten op spruit/wortel-verhouding *Elymus* ... 31
2.8 Effecten op blad/stengel-verhouding *Elymus* ... 31
2.9 Effecten op spruit/wortel- en blad/stengel-verhouding *Festuca* ... 32
2.10 Soorteffect lengte geproduceerd blad ... 32
2.11 Effecten op lengte geproduceerd blad *Elymus* ... 33
2.12 Effecten op lengte geproduceerd blad *Festuca* ... 33
2.13 Soorteffect spruitaantal ... 34
2.14 Effecten op spruitaantal *Elymus* ... 34
2.15 Effecten op spruitaantal *Festuca* ... 35
2.16 Toets op stikstofgehalte ... 36

1 Summary

At the island of Schiermonnikoog, the Netherlands, different stages of salt marsh development can be found adjacent to each other because of the extension of the island to the east. At the higher part of the salt marsh, *Festuca rubra* is replaced by *Elymus athericus* during succession. At the young salt marsh, with little clay and little nitrogen, *Elymus* is present but not dominant. At the older salt marsh, with a thick clay layer and high nitrogen levels, *Elymus* becomes dominant. Exclosure experiments show that hares seem to be able to slow down succession at the young salt marsh, but not anymore at the older salt marsh. To get more insight in the effect of hares on *Elymus* and *Festuca*, an experiment was set up with different nitrogen levels, clipping and competition present. The main question was: what are the effects of nitrogen, clipping and competition on the growth of *Elymus athericus* and *Festuca rubra*? Nitrogen had an overall positive and clipping an overall negative effect on the growth of both species. Competition had a positive effect on growth of *Elymus* and no effect on its allocation pattern whereas competition had an overall negative effect on growth of *Festuca* and caused a different allocation pattern to occur.

2 Inleiding

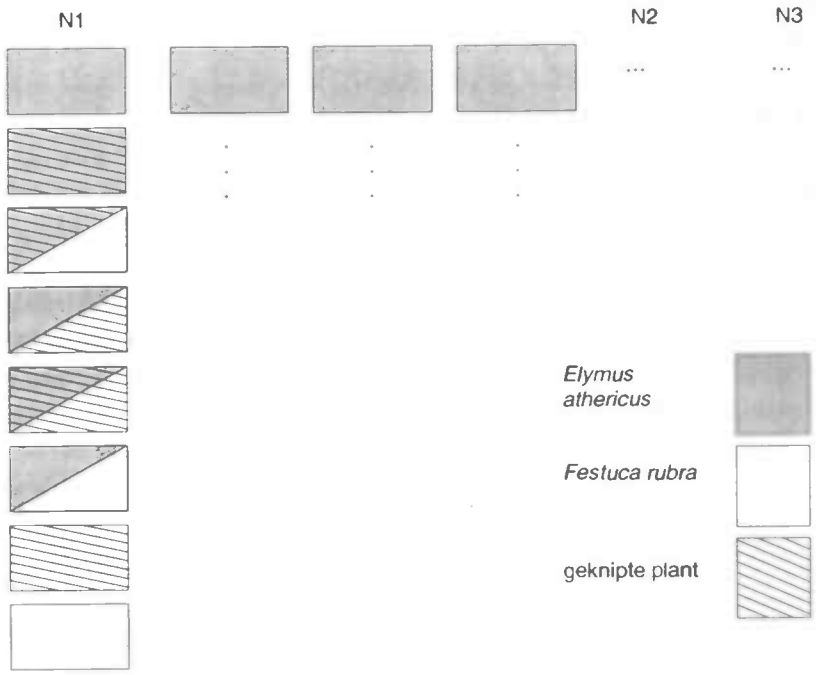
Het eiland Schiermonnikoog (Nederland, 53°30'N, 6°10'O) breidt zich uit naar het oosten door veranderende zeestromen. Deze zeestromen veroorzaken een netto zandtransport van west naar oost. Als gevolg hiervan zijn op het eiland verschillende stadia van kwelderontwikkeling naast elkaar te vinden. Aan de westkant bevindt zich de oudste kwelder en jongere stadia zijn aanwezig aan de oostkant van het eiland. Op de kale zandvlaktes ontstaan duintjes doordat planten als *Elymus farctus* het zand vasthouden. Als gevolg van deze duinontwikkeling vindt er alleen nog overspoeling plaats vanuit de Waddenzee. Hierbij vindt afzetting van slib plaats waardoor de ontwikkeling van de vegetatie begint. Hoe ouder de kwelder is, hoe langer het proces van slibafzetting heeft kunnen plaatsvinden en hoe dikker dan ook de aanwezige kleilaag. Deze verandering in kleilaagdikte gaat ook gepaard met veranderingen in de vegetatie (Olff et.al. 1997).
De hoeveelheid stikstof in de bovenste laag van de grond is sterk gerelateerd aan de dikte van de kleilaag. Hoe dikker de kleilaag, hoe meer stikstof aanwezig is (Olff et. al. 1997; van Wijnen & Bakker 1997). Het is gebleken dat in veel kwelders de hoeveelheid stikstof een limiterende factor is voor de plantengroei (Tyler 1967; Jefferies & Perkins 1977; Jensen et. al. 1986; Kiehl et.al. 1997; v.Wijnen & Bakker 1999) De hoeveelheid stikstof in de bodem blijkt ook een belangrijke sturende factor te zijn in de successie van de kweldervegetatie (van Wijnen & Bakker 1999). Bij de vergelijking van jonge met oude kwelders is er dus sprake van een sterke toename in productiviteit.
Op het hoge deel van de kwelder begint de successie met de aanwezigheid van pioniersoorten als *Salicornia sp.*, *Sueda maritima* en *Spergularia maritima*. Iets later in de successie komt *Festuca rubra* dominant voor met een beetje *Elymus athericus* en *Plantago maritima*. Ook *Artemisia maritima* komt dan in grote hoeveelheden voor. Nog later in de successie wordt *Elymus* de enige dominante soort. (Olff et. al. 1997; Bakker et. al. 1997).
Sinds 1993 staan op Schiermonnikoog exclosures waarmee het effect van ganzen en hazen op de vegetatie over de productiviteitsgradiënt wordt bekeken. Het begint erop te lijken dat vooral hazen in staat zijn de successie te remmen. Het effect van de hazen is het grootst op de jongste kwelders (persoonlijke mededeling D. Kuijper). *Elymus* weet zich te vestigen in de exclosures op de jonge kwelder, terwijl uit een experiment met geplante *Elymus* zaailingen op de jonge kwelder blijkt dat 60 procent van de onbeschermde *Elymus* zaailingen opgevreten wordt (ongepubliceerde resultaten T. Wells). *Elymus* kan zich dus wel vestigen en groeien op de jonge kwelder, maar de uitbreiding van *Elymus* lijkt behoorlijk beïnvloedt te worden door de hazen. Als het systeem stikstofrijker wordt, neemt het effect van de hazen af en uiteindelijk lijkt het geen verschil meer te maken of er wel of geen hazen aanwezig zijn. Er is dan geen verschil meer waarneembaar tussen de vegetatie binnen en buiten de exclosures (persoonlijke mededeling D. Kuijper). Dat het effect van begrazing afneemt als de kwelder ouder wordt, kan twee oorzaken hebben: 1) Op een oudere kwelder zitten minder kleine herbivoren omdat de vegetatie zo is veranderd dat deze niet meer aantrekkelijk is als fourageergebied (v.d.Koppel et. al. 1996). 2) Doordat het systeem rijker is geworden, kunnen planten makkelijker compenseren voor hun verliezen en is te verwachten dat het effect van begrazing minder wordt.
Om inzicht te krijgen in het effect dat de hazen hebben op de belangrijkste dominante soorten *Festuca rubra* en *Elymus athericus*, is een experiment gedaan met verschillende knipbehandelingen en met verschillende stikstofgehaltes, om zo de jonge, middel en oude kwelder na te bootsen, met en zonder begrazing van kleine herbivoren. De algemene vraag van dit experiment is wat het effect is van begrazing, competitie en het stikstofgehalte van de grond op de groei van *Festuca rubra* en *Elymus athericus* (hierna aangeduid door respectievelijk *Festuca* en *Elymus*) Hierbij wordt gekeken naar het effect van knippen op de

beide planten bij verschillende stikstofgehaltes en naar het effect van competitie op de beide planten bij verschillende stikstofgehaltes. De effecten op de totale biomassa, de lengte geproduceerd blad, de spruit/wortel-verhouding, de blad/stengel-verhouding en het aantal spruiten wordt hierbij bekeken.
Op Schiermonnikoog lijkt er een verschuiving op te treden van een competitie om nutriënten op de jonge kwelder naar een competitie om licht op de oude kwelder, waar veel meer nutriënten aanwezig zijn (Tilman 1985; Olff et. al. 1993; Huisman et.al. 1999). In dit experiment wordt dan ook verwacht dat er bij een laag stikstofgehalte competitie om nutriënten plaatsvindt en dat bij hogere stikstofgehaltes er meer en méer lichtcompetitie plaats zal vinden. Verwacht wordt dat bij een hoger stikstofgehalte zowel *Elymus athericus* als *Festuca rubra* het beter zal doen, aangezien stikstof limiterend is voor de plantengroei (Tyler 1967; Jefferies & Perkins 1977; Jensen et. al. 1986; Kiehl et.al. 1997; van Wijnen & Bakker 1999).
Elymus heeft een heel ander allocatiepatroon dan *Festuca*. *Elymus* investeert relatief veel meer in stengel dan in blad, terwijl dit bij *Festuca* net andersom is. Door zijn allocatiepatroon is *Elymus* een betere lichtconcurrent dan *Festuca* en in de gevallen dat beide planten door elkaar staan wordt dan ook verwacht dat, met name bij de hogere stikstofgehaltes, *Festuca* sterk te lijden heeft onder de lichtcompetitie van *Elymus*. Verwacht wordt ook dat, met name bij nutriëntarme condities, *Elymus* veel meer te lijden heeft van knippen dan *Festuca* doordat deze relatief meer 'duur' stengelmateriaal verliest.

3 Materiaal en Methode

De planten die bij dit experiment gebruikt zijn, werden gekweekt uit plaggen, gestoken op Schiermonnikoog op 10 september 1999. Deze plaggen werden gestoken op de middelhoge kwelder van ongeveer 30 jaar oud op plaatsen waar *Elymus* of *Festuca* vrijwel als enige groeide. Bij het steken is zoveel mogelijk van het wortelstelsel meegenomen tot een diepte van tien tot vijftien centimeter. Na het afknippen van de plaggen werden ze in bakken, gevuld met steriele potgrond om uitdrogen te voorkomen, in de kas gezet en vochtig gehouden zodat er jonge uitlopers gevormd konden worden. Deze uitlopers, die allemaal ongeveer even oud waren, werden gebruikt voor het experiment. Hiertoe werden de plantjes drie weken na het afknippen van de plaggen voorzichtig van elkaar gescheiden, er voor zorgend dat ieder plantje voldoende wortel overhield. Vervolgens werden ze per zes stuks in een pot geplant, hetzij zes planten van dezelfde soort, hetzij van elke soort drie. De potten hadden een hoogte van 10 centimeter, een bovendiameter van 13.5 centimeter en een onderdiameter van 10.5 centimeter. De inhoud bedroeg 131 cm^3. Met zes planten in een pot van dit formaat treedt er zeker competitie op.
De potten waren gevuld met een mengsel van 50 volumeprocent zand en 50 volumeprocent vermiculiet. Zand bevat van zichzelf weinig nutriënten en in elk geval veel minder dan het alternatief potgrond. Aangezien het stikstofgehalte in dit experiment een van de variabelen was, kon met zand nauwkeuriger de gewenste waardes bereikt worden dan met potgrond. Een nadeel van zand is echter dat het slecht water vasthoudt. Om dit te verbeteren werd het zand gemengd met vermiculiet: een heel licht isolatiemateriaal bestaande uit kleine snippertjes die zeer goed water vasthouden. Een nadeel hiervan was weer dat het vermiculiet in het wortelstelsel bleef hangen.
In de veldsituatie wordt de voor plantengroei beschikbare stikstof vrijwel uitsluitend bepaald door de mineralisatiesnelheid. Om stikstofwaardes te bepalen die overeenkomen met de jonge, middel en oude kwelder is dan ook gebruik gemaakt van gegevens over de mineralisatiesnelheid (van Wijnen et al 1999, figuur 6.2). Het stikstofgehalte van de jonge kwelder werd gesteld op 0.8 gram stikstof per m^2, voor een diepte van 10 cm. Deze waarde komt ongeveer overeen met een kwelder van drie jaar oud. Voor een kwelder van ongeveer honderd jaar oud werd het stikstofgehalte bepaald op 5.4 gram stikstof per m^2 en voor de middeloude kwelder werd de tussenliggende waarde van 3.1 gram stikstof per m^2 genomen (voor berekening zie bijlage 1). Deze hoeveelheden stikstof kwamen geleidelijk vrij gedurende de drie maanden dat het experiment liep en werden toegediend door middel van nutriëntkorrels (Osmocote, met NO3- en NH4+), die in de bovenlaag van het substraat werden verdeeld. De potten met daarin de planten stonden in de kas bij en temperatuur van 23° Celsius overdag en 17° Celsius 's nachts. Verder was er een licht donker behandeling van 16 uur licht en 8 uur donker. De grond werd de gedurende de hele periode van het experiment vochtig gehouden, zodat de planten hier geen gebrek aan hadden. De potten stonden in schotels, waarin het water gegeven werd, zodat het niet mogelijk was dat de aanwezige nutriënten met het water uitspoelden en zo niet meer beschikbaar zouden zijn voor de plantengroei. Om een indruk te krijgen of de stikstofgehaltes in de potten overeenkwamen met de veronderstelde waardes, zijn er tijdens het experiment een aantal grondmonsters genomen en geanalyseerd. Om te voorkomen dat er een gebrek aan andere nutriënten zou ontstaan werd regelmatig een micronutriëntenoplossing aan de planten gegeven.
Een week na het inzetten van de planten in de potten werd voor het eerst gemeten en twee weken na het inzetten van de planten in de potten werd met de knipbehandeling gestart. Er werden acht verschillende behandelingen toegepast. De knipbehandeling werd bij de

combinaties toegepast op geen van de planten in de pot, alleen op één van beide soorten of op beide soorten tegelijk. De planten die alleen met soortgenoten in de pot stonden werden of geheel geknipt of niet geknipt (zie figuur 1).



figuur 1: Schematisch overzicht van de opzet van het experiment.

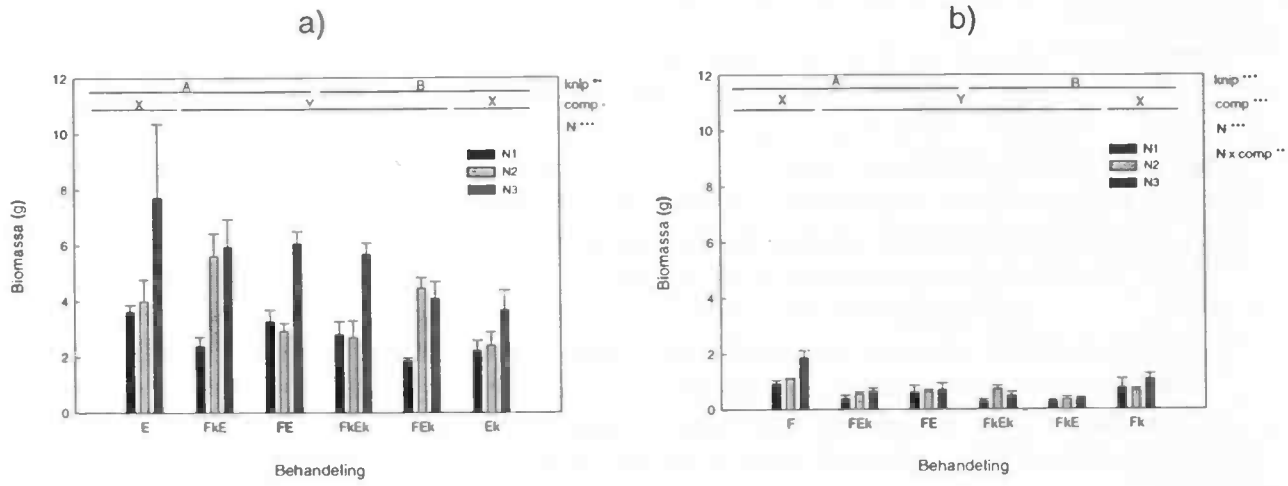
Per nutriëntgehalte waren er voor elke behandeling vier replica's. In totaal waren er 3 (stikstofgehaltes) x 8 (behandelingen) x 4 (replica's) levert 96 potten met in elk 6 planten (6 van één soort of drie van beide soorten). Observaties op Schiermonnikoog aan door de haas begraasde planten lieten zien dat de haas alleen de bovenkant van de planten eet (persoonlijke mededeling D. Kuijper). Als simulatie van deze begrazing in dit experiment werd van de planten die een knipbehandeling ondergingen een keer in de week een kwart van de totale hoogte afgeknipt. Uit gegevens over de groei van *Elymus* en *Festuca* bleek dat ze een dergelijk zware knipbehandeling zouden moeten kunnen doorstaan zonder volledig weggeknipt te worden (persoonlijke mededeling A. Bockelmann; J. Pruis, 1990). Omdat het experiment een relatief korte looptijd had, was een zware knipbehandeling gewenst om eventuele effecten van knippen te kunnen aantonen. Het afgeknipte materiaal werd gedurende minimaal 24 uur bij 70° Celsius in de droogstoof gedroogd en hierna gewogen.
Per pot per soort werd random een plant gemerkt en gedurende de loop van het experiment werd hiervan de lengte geproduceerd blad gemeten door de bladlengtes te bepalen. Elke gemerkte plant werd één dag voor en één dag na het wekelijkse knippen gemeten. Op die manier kan de bladgroei van alle planten, of ze nu een knipbehandeling ondergingen of niet, bepaald worden van de dag na een knipbehandeling tot de dag voor de volgende knipbehandeling. Wegens tijdgebrek was het niet mogelijk om op één dag de bladlengtes te meten, te knippen en opnieuw te meten om zo een nulwaarde voor de groei van de komende week te bepalen. Ook werd bijgehouden hoeveel jonge spruiten iedere plant in de pot aangemaakt had. Tien weken na de start van het experiment werden de planten per pot en per soort gescheiden in wortel, stengel, blad en dood materiaal. De wortels werden zo goed mogelijk uitgespoeld, maar de vermiculiet zat zo vast in de wortels vergroeid dat er in elk wortelstelsel wel wat achterbleef. Na een droogtijd van minimaal 24 uur in een droogstoof bij 70° Celsius werden de delen gewogen.

4 Resultaten

De verkregen gegevens uit het experiment zijn verwerkt in een spreadsheet (Excel 97) en getoetst in een statistisch programma (SPSS). Extreme waardes zijn uit de steekproef verwijderd. Bij de statistische toetsen is voor knippen getoetst (E + FkE + FE) tegen (FkEk + FEk + Ek) of (F + FEk + FE) tegen (FkEk + FkE + Fk). Voor competitie is getoetst (E + Ek) tegen (FkE, FE, FkEk, FEk) of (F + Fk) tegen (FEk, FE, FkEk, FkE). Bij het toetsen van de competitie zijn de verschillende competitieomstandigheden samengenomen indien deze onderling niet verschilden (getoetst met Tukey toets). Er is dan getoetst competitie tegen geen competitie. In de grafieken is het significantieniveau aangegeven door * = $p< 0.05$, ** = $p< 0.01$, *** = $p< 0.001$. De toetsen zijn opgenomen in bijlage 2. In de tekst staat achter de statistische resultaten een nummer dat verwijst naar de bijbehorende gegevens in de bijlage. Eerst wordt globaal de biomassa besproken. Hierna wordt specifiek gekeken naar het effect van knippen en competitie op de spruit/wortel-verhouding, de lengte geproduceerd blad, de blad/stengel-verhouding en het spruitaantal bij de verschillende stikstofgehaltes. Vervolgens wordt het stikstofgehalte nader besproken en ten slotte wordt er een samenvatting gegeven van de resultaten.

4.1 Biomassa

4.1.1 Totale biomassa

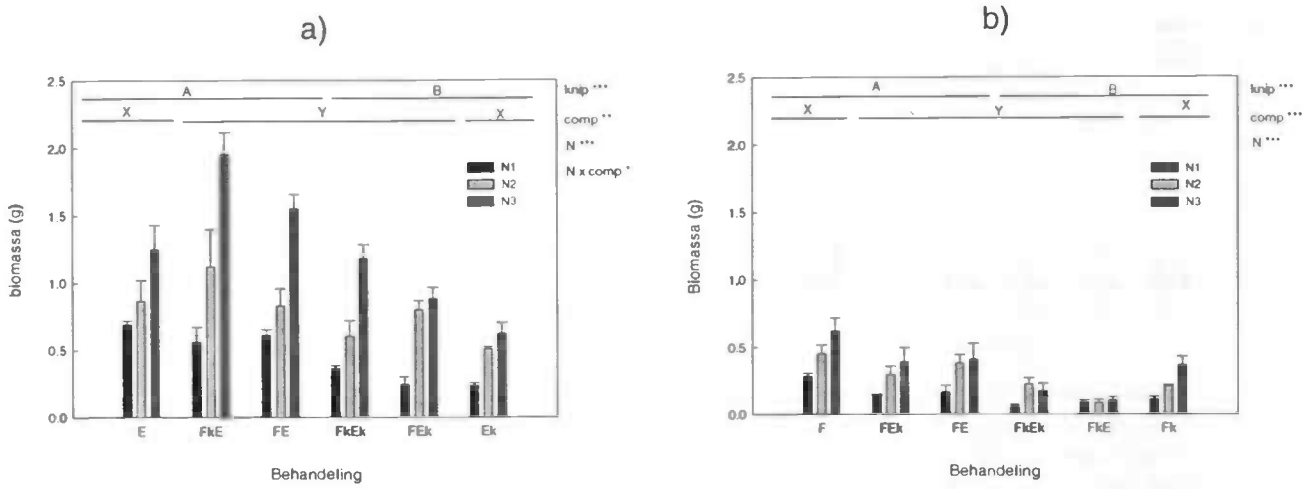


grafiek 1: Totale levende biomassa, inclusief afgekipt materiaal, in gram drooggewicht bij verschillende behandelingen en stikstofgehaltes, a) voor *Elymus athericus* en b) *voor Festuca rubra*. Weergegeven is het gemiddelde + s.e., omgerekend naar zes planten per pot. De steekproefgrootte is voor alle behandelingen en N-waardes n=4. E= alleen *Elymus athericus*, F= alleen *Festuca rubra*, FE= beide planten samen, k= geknipte plant.

De totale biomassa van *Elymus* is groter dan de totale biomassa van *Festuca* (multifactor ANOVA: df=1, F=283.844, p<0.001; bijlage 2.1) (zie grafiek 1). Bij *Elymus* is er een toename van biomassa met het N-gehalte van de grond (multifacor ANOVA: df=2, F=15.747, p<0.001; bijlage 2.4). Het knippen van *Elymus* heeft een negatief effect op de totale biomassa (multifactor ANOVA: df=1, F=13.412, p<0.01; bijlage 2.4). Er is geen effect van de competitie waarneembaar (zie grafiek 1a).
Bij *Festuca* is er, net als bij *Elymus*, een positief effect op de totale biomassa met toenemende N zichtbaar (multifactor ANOVA: df=2, F=8.797, p<0.001; bijlage 2.5). Ook is er een negatief effect van het knippen (multifactor ANOVA: df=1, F=17.794, p<0.001; bijlage 2.5). *Festuca* laat echter wel een afname in biomassa zien bij competitie met *Elymus* (multifactor ANOVA: df=1, F=52.943, p<0.001; bijlage 2.5) (zie grafiek 1b). Bovendien vindt er een

interactie plaats tussen N en competitie (multifactor ANOVA: df=2, F=5.182, p<0.01; bijlage 2.5).

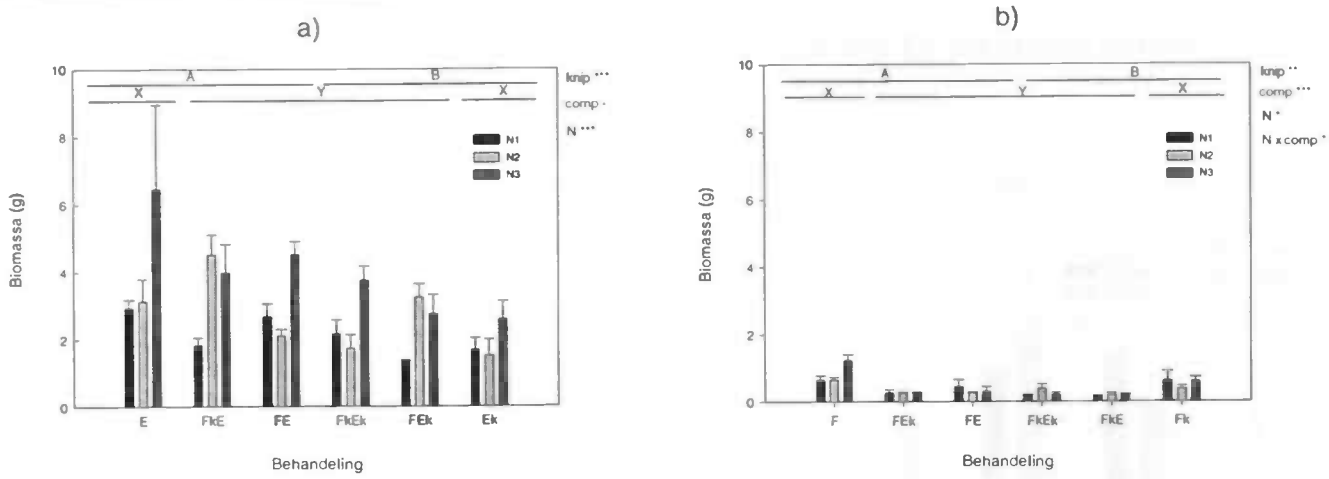
4.1.2 Biomassa bovengronds



grafiek 2: Bovengrondse levende biomassa, inclusief afgekipt materiaal, in gram drooggewicht bij verschillende behandelingen en stikstofgehaltes, a) voor *Elymus athericus* en b) *voor Festuca rubra*. Weergegeven is het gemiddelde + s.e., omgerekend naar zes planten per pot. De steekproefgrootte is voor alle behandelingen en N-waardes n=4. E= alleen *Elymus athericus*, F= alleen *Festuca rubra*, FE= beide planten samen, k= geknipte plant.

De bovengrondse biomassa bestaat uit blad, inclusief afgeknipt blad, en stengel. Voor *Elymus* is de bovengrondse biomassa groter dan voor *Festuca* (multifactor ANOVA: df=1, F=371.053, p<0.001; bijlage 2.1) (zie grafiek 2). Bij *Elymus* zorgt knippen voor een verminderde bovengrondse biomassa (multifactor ANOVA: df=1, F=25.491, p<0.001; bijlage 2.2). Competitie doet de bovengrondse biomassa toenemen (multifactor ANOVA: df=4, F=4.306, p<0.01; bijlage 2.2), net als bij een toenemend N-gehalte (multifactor ANOVA: df=2, F=73.460, p<0.001; bijlage 2.2) (zie grafiek 2a). Er is een interactie tussen N en competitie aanwezig (multifactor ANOVA: df=8, F=2.577, p<0.05; bijlage 2.2).
In grafiek 2b is te zien dat bij *Festuca* de bovengrondse biomassa toeneemt met toenemende N (multifactor ANOVA: df=2, F=17.009, p<0.001; bijlage 2.3), maar knippen en competitie beide voor een negatief effect op de spruitmassa zorgen (resp. multifactor ANOVA: df=1, F=23.803, p<0.001; bijlage 2.3 en multifactor ANOVA: df=4, F=6.001, p<0.001; bijlage 2.3).

4.1.3 Biomassa ondergronds



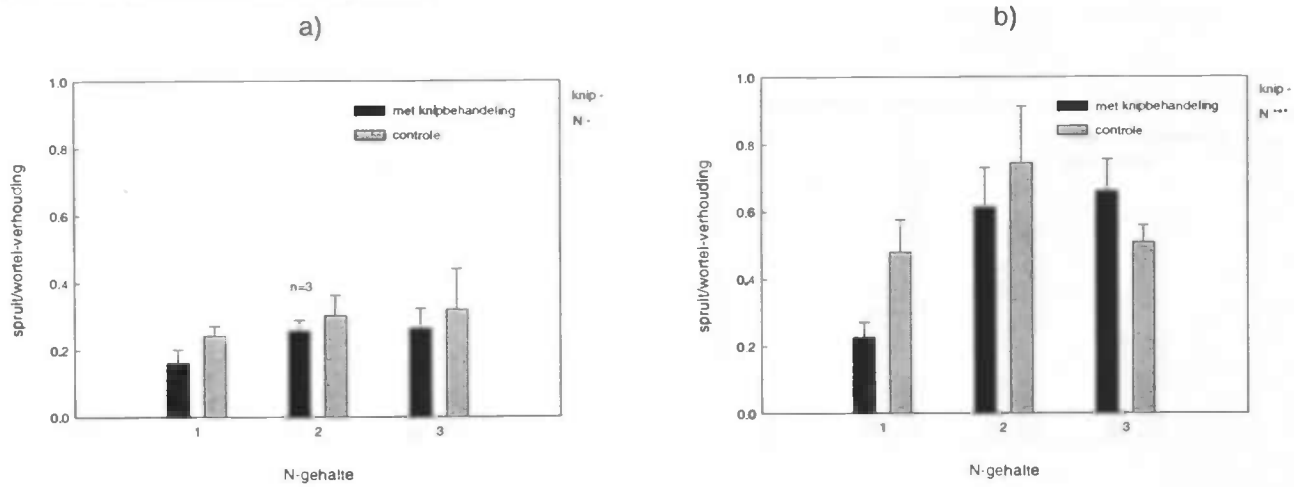
grafiek 3: Ondergrondse levende biomassa, inclusief afgekipt materiaal, in gram drooggewicht bij verschillende behandelingen en stikstofgehaltes, a) voor *Elymus athericus* en b) *voor Festuca rubra*. Weergegeven is het gemiddelde + s.e., omgerekend naar zes planten per pot. De steekproefgrootte is voor alle behandelingen en N-waardes n=4. E= alleen *Elymus athericus*, F= alleen *Festuca rubra*, FE= beide planten samen, k= geknipte plant.

Elymus heeft een grotere ondergrondse biomassa dan *Festuca* (multifactor ANOVA: df=1, F=205.460, p<0.001; bijlage 2.1) (zie grafiek 3). Stikstoftoename heeft een toename in ondergrondse biomassa tot gevolg (multifactor ANOVA: df=2, F=9.965, p<0.001; bijlage 2.4). Knippen heeft een negatief effect op de massa van het wortelstelsel (multifactor ANOVA: df=1, F=15.735, p<0.001; bijlage 2.4). Competitie heeft geen invloed hierop (zie grafiek 3a).
Festuca heeft echter wel een negatieve invloed op het wortelstelsel als gevolg van de competitie met *Elymus* (multifactor ANOVA: df=1, F=54.465, p<0.001; bijlage 2.5), en ook als gevolg van de knipbehandeling (multifactor ANOVA: df=1, F=12.464, p<0.01; bijlage 2.5). Net als bij *Elymus* neemt de ondergrondse biomassa bij *Festuca* toe met het N-gehalte (multifactor ANOVA: df=2, F=3.637, p<0.05; bijlage 2.5) (zie grafiek 3b). Er is een interactie aanwezig tussen N en competitie (multifactor ANOVA: df=2, F=4.661, p<0.05; bijlage 2.5).

4.2 Effect van knippen en stikstof

Opmerking: In de grafieken zijn alleen Ek en E of Fk en F uitgezet. De statistische toetsen zijn echter uitgevoerd op de hele dataset.

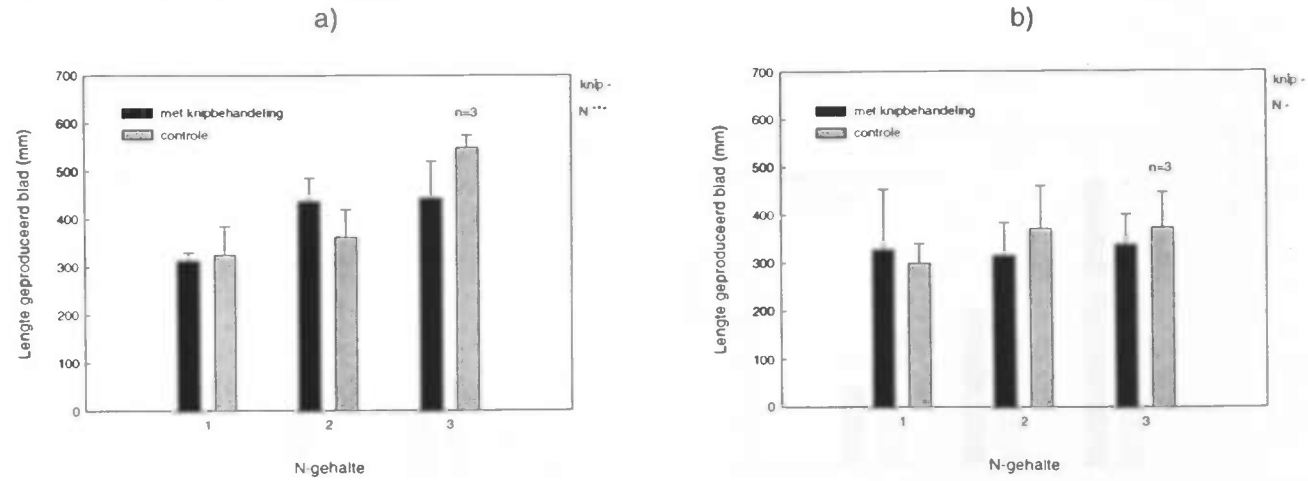
4.2.1 Spruit/wortel-verhouding



grafiek 4: Het effect van knippen op de spruit/wortel-verhouding bij verschillende N-gehaltes voor a) *Elymus athericus* en b) *Festuca rubra*. De verhouding is op basis van het drooggewicht. Weergegeven is het gemiddelde +s.e. Steekproefgroottes afwijkend van n=4 zijn aangegeven.

Elymus heeft een lagere spruit/wortel-verhouding dan *Festuca* en investeert dus relatief meer in wortel dan *Festuca* (multifactor ANOVA: df=1, F=35.084, p<0.001; bijlage 2.6) (zie grafiek 4). Voor *Elymus* heeft het stikstofgehalte geen effect op de s/w-verhouding en ook het knippen beïnvloedt deze verhouding niet (grafiek 4a).
De spruit/wortel-verhouding van *Festuca* wordt wel positief beïnvloedt door het N-gehalte (multifactor ANOVA: df=2, F=9.393, p<0.001; bijlage 2.9), maar ook hier is geen effect van de knipbehandeling te zien (grafiek 4b).

4.2.2 Lengte geproduceerd blad

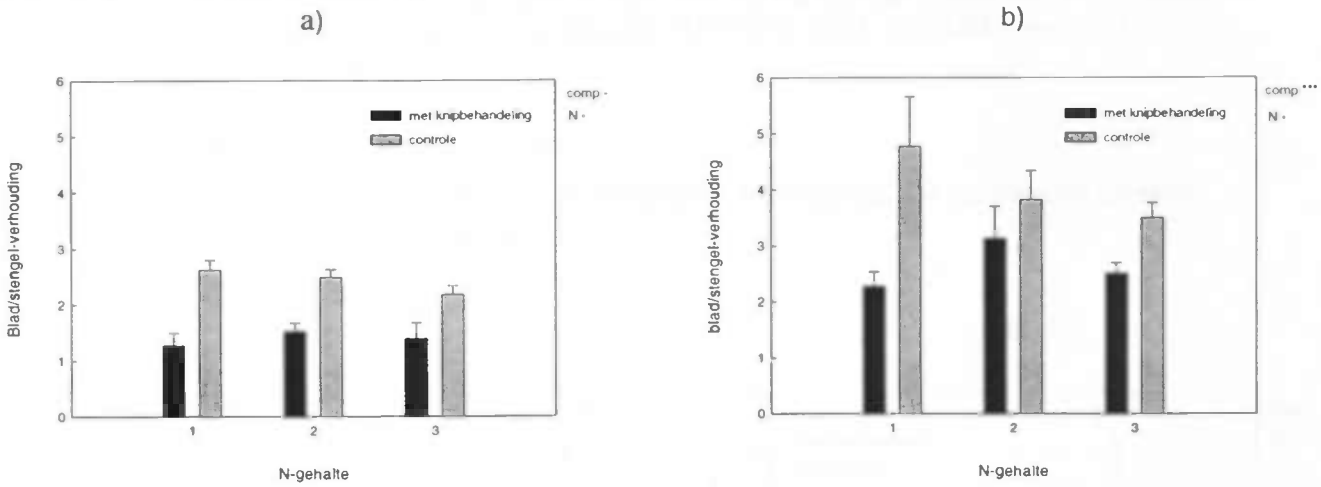


grafiek 5: Het effect van knippen op de lengte geproduceerd blad bij verschillende N-gehaltes voor a) *Elymus athericus* en b) *Festuca rubra*. De verhouding is op basis van het drooggewicht. Weergegeven is het gemiddelde +s.e. Steekproefgroottes afwijkend van n=4 zijn aangegeven.

Het aantal millimeters bladgroei van *Elymus* is groter dan de bladgroei van *Festuca* (multifactor ANOVA: df=1, F=100.077, p<0.001; bijlage 2.10) (zie grafiek 5). De bladgroei

van *Elymus* wordt positief beïnvloedt door het toenemende stikstofgehalte (multifactor ANOVA: df=2, F=19.459, p<0.001; bijlage 2.11). De knipbehandeling heeft hierop geen effect (zie grafiek 5a).
Festuca ondervindt geen effect van de knipbehandeling of het N-gehalte op het aantal millimeters blad dat geproduceerd wordt (zie grafiek 5b).

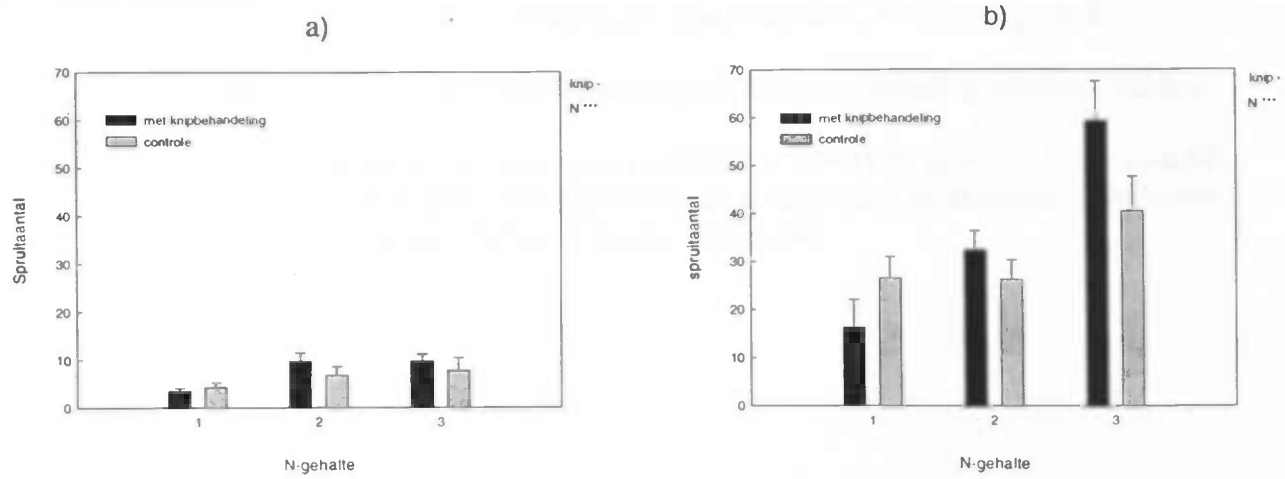
4.2.3 Blad/stengel-verhouding



grafiek 6: Het effect van knippen op de blad/stengel-verhouding bij verschillende N-gehaltes voor a) *Elymus athericus* en b) *Festuca rubra*. De verhouding is op basis van het drooggewicht. Weergegeven is het gemiddelde +s.e. De steekproefgrootte is voor alle behandelingen en N-gehaltes n=4.

De blad/stengel-verhouding is groter voor *Festuca* dan voor *Elymus* (multifactor ANOVA: df=1, F=6.164, p<0.05; bijlage 2.6). *Elymus* investeert relatief dus meer in stengel dan *Festuca* (zie grafiek 6). Bij *Elymus* heeft een toename van stikstof geen effect op de blad/stengel-verhouding terwijl grafiek 6a duidelijk een negatief effect van knippen op deze verhouding laat zien (multifactor ANOVA: df=1, F=17.078, p<0.001; bijlage 2.8).
Ook bij *Festuca* heeft de stikstof geen effect op de blad/stengel-verhouding en het knippen een negatief effect (multifactor ANOVA: df=1, F=13.111, p<0.01; bijlage 2.9) (zie grafiek 6b).

4.2.4 Spruitaantal



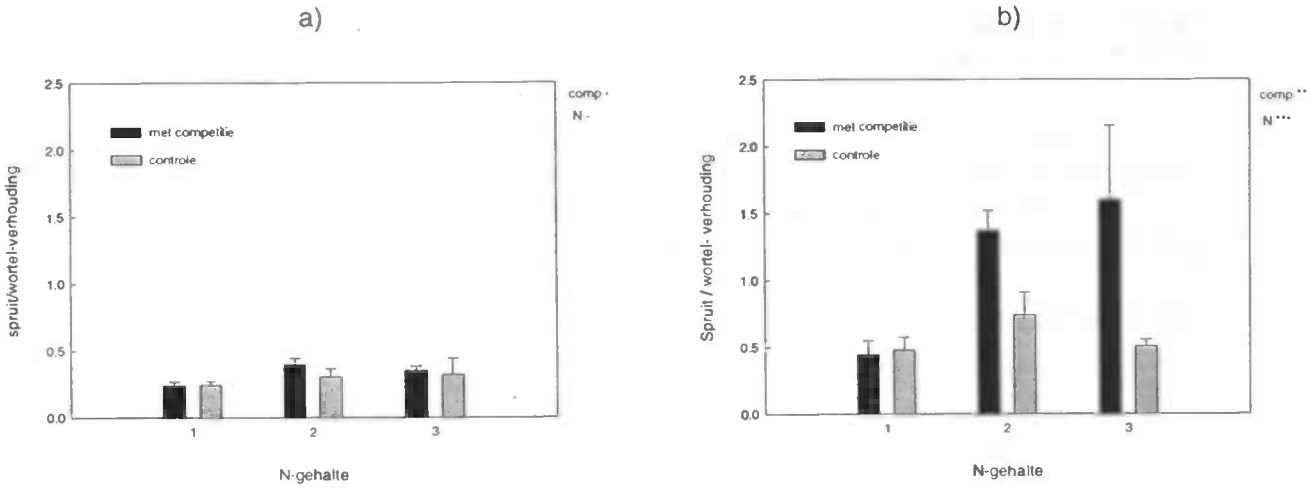
grafiek 7: Het effect van knippen op het spruitaantal bij verschillende N-gehaltes voor a) *Elymus athericus* en b) *Festuca rubra*. De verhouding is op basis van het drooggewicht. Weergegeven is het gemiddelde +s.e. De steekproefgrootte is voor alle behandelingen en N-gehaltes n=4.

Uit grafiek 7 blijkt dat *Festuca* duidelijk veel meer nieuwe spruiten maakt dan *Elymus* (multifactor ANOVA: df=1, F=87.748, p<0.001; bijlage 2.13).
Voor *Elymus* heeft de knipbehandeling geen effect op het spruitaantal, maar met toenemende N neemt ook het aantal spruiten toe (multifactor ANOVA: df=2, F=10.656, p<0.001; bijlage 2.14) (zie grafiek 7a).
Ook bij *Festuca* heeft de knipbehandeling geen effect op het spruitaantal, ook al lijkt er met name bij N3 een positief effect van knippen te zijn. Net als bij *Elymus* neemt ook bij *Festuca* het spruitaantal toe met toenemende N (multifactor ANOVA: df=2, F=19.083, p<0.001; bijlage 2.15) (zie grafiek 7b).

4.3 Effect van competitie en stikstof

Opmerking: In de grafieken zijn alleen E en FE of F en FE uitgezet. De statistische toetsen zijn echter uitgevoerd op de hele dataset.

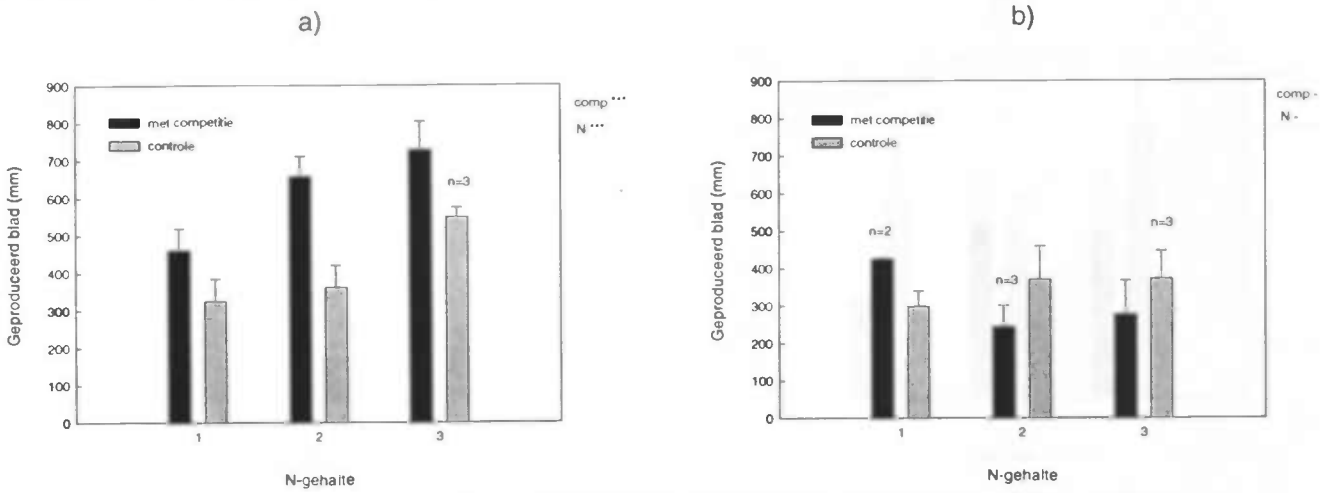
4.3.1 Spruit/wortel-verhouding



grafiek 8: Het effect van competitie op de spruit/wortel-verhouding bij verschillende N-gehaltes voor a) *Elymus athericus* en b) *Festuca rubra*. De verhouding is op basis van het drooggewicht. Weergegeven is het gemiddelde +s.e. De steekproefgrootte is voor alle behandelingen en N-gehaltes n=4.

De spruit/wortel-verhouding van *Elymus* is lager dan die verhouding van *Festuca*. *Elymus* investeert dus relatief meer in wortels (multifactor ANOVA: df=1, F=35.084, p<0.001; bijlage 2.6) (zie grafiek 8).
Voor *Elymus* heeft competitie geen invloed op de spruit/wortel-verhouding, evenmin als het stikstofgehalte (zie grafiek 8a).
Festuca investeert meer in spruit bij competitie (multifactor ANOVA: df=4, F=4.196, p<0.01; bijlage 2.9). Ook bij stikstoftoename investeert *Festuca* relatief meer in de spruit (multifactor ANOVA: df=2, F=9.393, p<0.001; bijlage 2.9) (zie grafiek 8b).

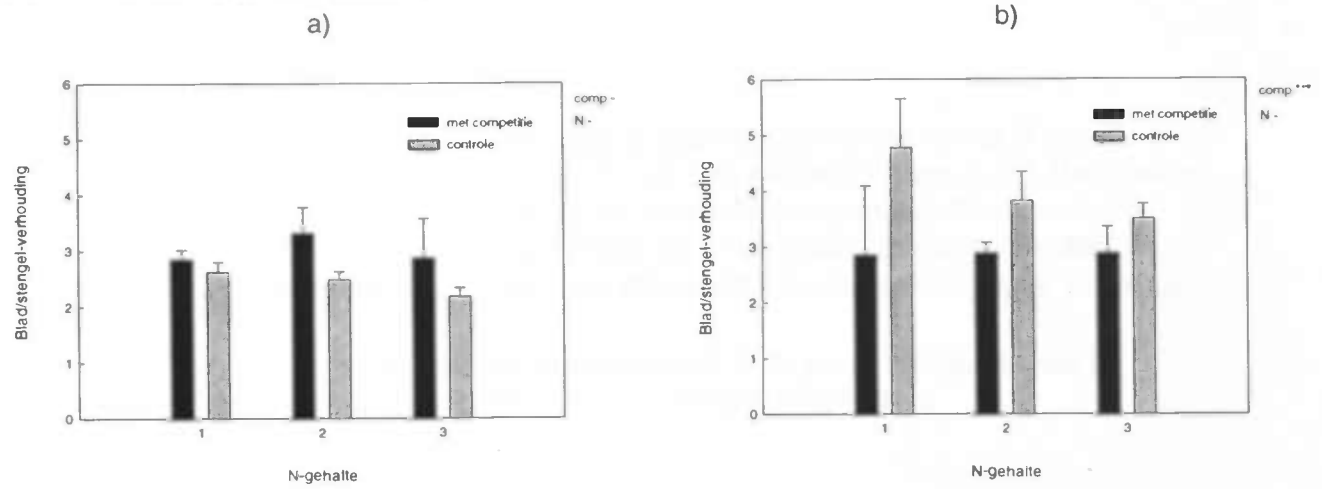
4.3.2 Lengte geproduceerd blad



Grafiek 9: Het effect van competitie op de lengte geproduceerd blad bij verschillende N-gehaltes voor a) *Elymus athericus* en b) *Festuca rubra*. De verhouding is op basis van het drooggewicht. Weergegeven is het gemiddelde +s.e. Steekproefgroottes afwijkend van n=4 zijn aangegeven.

Het aantal millimeters bladgroei van *Elymus* is groter dan de bladgroei van *Festuca* (multifactor ANOVA: df=1, F=100.077, p<0.001; bijlage 2.10) (zie grafiek 9). De bladgroei van *Elymus* wordt positief beïnvloedt door het toenemende stikstofgehalte (multifactor ANOVA: df=2, F=19.459, p<0.001; bijlage 2.11). Bij competitie neemt de bladgroei ook toe (multifactor ANOVA: df=1, F=23.049, p<0.001; bijlage 2.11) (zie grafiek 9a).
Het aantal millimeters geproduceerd blad verandert voor *Festuca* niet met toenemende N en ook competitie verandert de bladgroei niet (zie grafiek 9b).

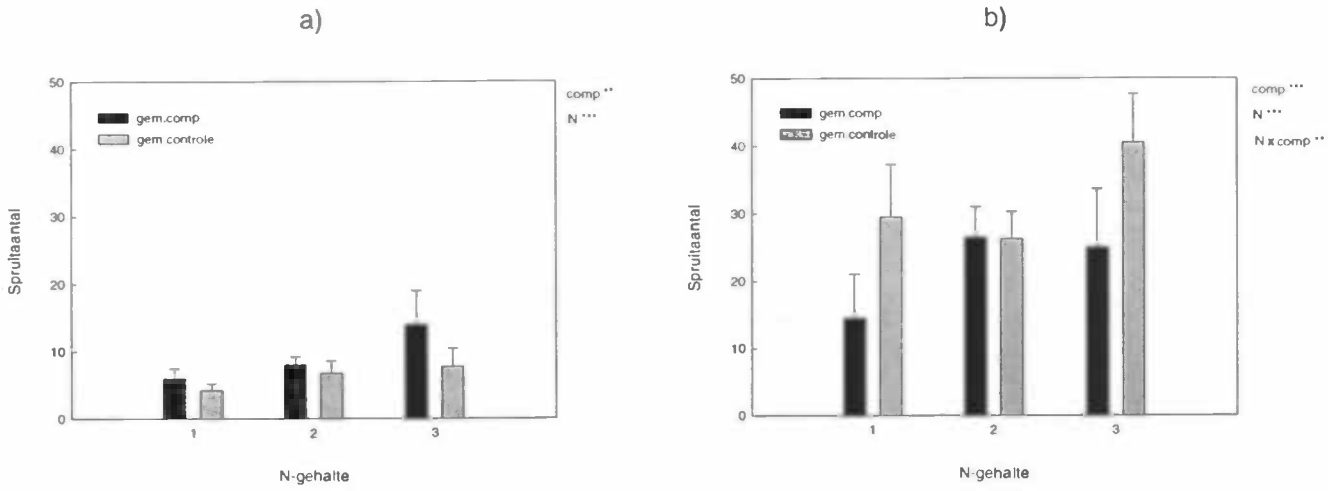
4.3.3 Blad/stengel-verhouding



Grafiek 10: Het effect van competitie op de blad/stengel-verhouding bij verschillende N-gehaltes voor a) *Elymus athericus* en b) *Festuca rubra*. De verhouding is op basis van het drooggewicht. Weergegeven is het gemiddelde +s.e. De steekproefgrootte is voor alle behandelingen en N-gehaltes n=4.

Elymus investeert relatief meer in stengel dan *Festuca* (multifactor ANOVA: df=1, F=6.164, p<0.05; bijlage 2.6) (zie grafiek 10).
De blad/stengel-verhouding van *Elymus* verandert niet bij toenemend stikstofgehalte en ook competitie heeft hierop geen invloed (zie grafiek 10a).
Ook bij *Festuca* is er geen effect zichtbaar van het stikstofgehalte, maar bij competitie gaat *Festuca* meer investeren in zijn stengel (multifactor ANOVA: df=4, F=6.172, p<0.001; bijlage 2.9) (zie grafiek 10b).

4.3.4 Spruitaantal



grafiek 11: Het effect van competitie op het spruitaantal bij verschillende N-gehaltes voor a) *Elymus athericus* en b) *Festuca rubra*. De verhouding is op basis van het drooggewicht. Weergegeven is het gemiddelde +s.e. De steekproefgrootte is voor alle behandelingen en N-gehaltes n=4.

Festuca vormt veel meer spruiten dan *Elymus* (multifactor ANOVA: df=1, F=87.748, p<0.001; bijlage 2.13), zoals uit grafiek 11 blijkt.
Elymus vormt bij toenemende N meer spruiten (multifactor ANOVA: df=2, F=10.656, p<0.001; bijlage 2.14). Ook bij competitie neemt het spruitaantal toe (multifactor ANOVA: df=1, F=7.249, p<0.01; bijlage 2.14) (zie grafiek 11a).
Voor *Festuca* neemt het spruitaantal ook toe bij toenemende N (multifactor ANOVA: df=2, F=19.083, p<0.001; bijlage 2.15), maar bij competitie neemt het spruitaantal juist af (multifactor ANOVA: df=1, F=25.316, p<0.001; bijlage 2.15). Er is wel een interactie tussen stikstof en competitie (multifactor ANOVA: df=2, F=6.601, p<0.01; bijlage 2.15) (zie grafiek 11b).

4.4 N-gehalte

Uit de analyse van de grondmonsters bleek dat er geen significant verschil in N-gehalte is tussen N1, N2 en N3 (oneway ANOVA: df=2, F=3.759, p=0.065; bijlage 2.16). Het grootste verschil tussen de gehaltes was tussen N1 en N3, maar dit was geen significant verschil (Tukey's test: p=0.074) Er zit wel een oplopende lijn in de stikstofgehaltes: gemiddelde stikstofpercentage van het drooggewicht ± s.e. N1=0.0023 ± 0.0004; N2=0.0058 ± 0.0012; N3=0.0063 ± 0.0015.
Het bleek niet mogelijk om de absolute waarden van N in de pot te meten, dan wel te berekenen, om deze te kunnen vergelijken met de beoogde N-gehaltes.

4.5 Samenvatting

Tabel 1: Samenvatting resultaten voor a) *Elymus athericus* en b) *Festuca rubra*
+ = positief effect, 0 = geen effect, - = negatief effect

a)

Elymus athericus				
effect van	N	knipbe-handeling	competitie	interacties
totale biomassa	+	-	0	
bovengrondse biomassa	+	-	+	N x comp
ondergrondse biomassa	+	-	0	
spruit/wortel-verhouding	0	0	0	
lengte geproduceerd blad	+	0	+	
blad/stengel-verhouding	0	-	0	
spruitaantal	+	0	+	

b)

Festuca rubra				
effect van	N	knipbe-handeling	competitie	interacties
totale biomassa	+	-	-	N x comp
bovengrondse biomassa	+	-	-	
ondergrondse biomassa	+	-	-	N x comp
spruit/wortel-verhouding	+	0	+	
lengte geproduceerd blad	0	0	0	
blad/stengel-verhouding	0	-	-	
spruitaantal	+	0	-	N x comp

5 Discussie

5.1 Effect stikstof

Stikstoftoename zorgt bij *Elymus* en *Festuca* voor een toename in biomassa. Dit geldt dan zowel voor totale, bovengrondse als ondergrondse biomassa. Het heeft ook een positief effect op het aantal spruiten bij beide soorten. Voor *Elymus* heeft een toename in stikstof geen effect op het allocatiepatroon, maar zorgt wel voor een toename in de geproduceerde bladlengte. Voor *Festuca* is er geen effect merkbaar op de bladgroei en ook niet op de spruit/wortel-verhouding, maar heeft wel een relatieve toename van spruit ten opzichte van wortel tot gevolg. Stikstof blijkt dus inderdaad een beperkende factor voor plantengroei te zijn, zoals verwacht werd en zoals al eerder gevonden werd door bijvoorbeeld Tyler 1967; Jefferies & Perkins 1977; Jensen et. al. 1986; Kiehl et.al. 1997 en van Wijnen & Bakker 1999. Bij meer stikstof kunnen beide soorten meer investeren in hun groei. Bij *Elymus* is dit te zien aan de toename van biomassa, bladgroei en nieuw aangemaakte spruiten. *Festuca* wordt overschaduwd door *Elymus* en het is dus te verwachten dat lichtcompetitie een belangrijke rol speelt. Voor *Festuca* is het belangrijk om zoveel mogelijk te investeren in plantdelen die zorgen voor een opwaartse groei, dus met name in de stengel. De bladgroei wordt niet beïnvloedt waardoor de blad/stengel-verhouding afneemt. *Festuca* verandert dus zijn allocatiepatroon.
Uit de analyse van de grondmonsters bleek dat er geen significant verschil was tussen de drie stikstofgehaltes, al zat er wel een opgaande lijn in. De grondmonsters zijn op een zeer provisorische manier verzameld en dan ook nog eens in een heel kleine steekproef. De grondmonsters zijn uit de bovengrond geschept en niet uit de totale (gemengde) hoeveelheid grond uit een pot en er was een steekproefgrootte van n=4 per stikstofgehalte. Hierdoor is de uitkomst van dit proefje niet heel geloofwaardig, te meer omdat er uit de grafieken en toetsen blijkt dat er wel degelijk een verschillend effect van de drie stikstofhoeveelheden op de verschillende parameters is.

5.2 Effect knippen

Knippen heeft exact hetzelfde effect op *Elymus* als op *Festuca*. Het heeft een negatief effect op alle biomassa's en ook op de blad/stengel-verhouding, ook al is al het afgeknipte materiaal bij de berekening meegeteld. Op de lengte geproduceerd blad, de spruit/wortel-verhouding en het spruitaantal heeft knippen geen effect. Knippen is blijkbaar een dusdanige stressfactor dat de planten er slechter door gaan groeien. Vreemd is echter wel dat hoewel er geen effect is op de bladlengte, de (bovengrondse) biomassa daalt en er relatief minder blad is. Mogelijk maakt de plant dezelfde lengte aan blad aan, maar dan van een mindere kwaliteit (dus minder massa) dan in de ongeknipte situatie.
Verwacht werd dat *Elymus* zwaarder zou lijden onder de knipbehandeling dan *Festuca*. Dit valt echter niet te zeggen aan de hand van de uitgevoerde berekeningen en toetsen. Uit de berekeningen blijkt alleen dat het niet zo is dat de soorten elk een effect in een andere richting hebben; ze ondervinden beide een negatief effect van het knippen. Het is dan niet te zeggen in welke mate de beide soorten een negatief effect ondervinden, zodat er geen gradatie aan te geven is. Met de gebruikte dataset is het wel mogelijk om deze verwachting te toetsen. Daarvoor zou bijvoorbeeld de verhouding tussen de geknipte en ongeknipte plant van *Elymus* vergeleken kunnen worden met dezelfde verhouding van *Festuca*. Op die manier is te bekijken of *Elymus* zwaarder lijdt onder knippen dan *Festuca*.
Ook werd er verwacht dat *Elymus* bij een hoger stikstofgehalte minder last van het knippen zou hebben dan bij een laag stikstofgehalte. Dit blijkt niet zo te zijn. Er is geen interactie

tussen stikstof en knippen aanwezig, dus heeft knippen bij elk stikstofgehalte hetzelfde effect. Op Schiermonnikoog is bij experimenten met exclosures gebleken dat op de jonge kwelder de uitbreiding van *Elymus* tegengehouden wordt door haasbegrazing. In de exclosures kan *Elymus* zich goed vestigen, maar daar buiten krijgt de plant daarvoor geen kans. Op de oudere kwelder staat *Elymus* overal en is er geen verschil meer tussen binnen en buiten de exclosure (persoonlijke mededeling D. Kuijper). Dat het effect van haasbegrazing lager is op de oudere kwelder moet dus door andere factoren bepaald worden, zoals bijvoorbeeld de veranderende vegetatiesamenstelling en/of een afname in begrazingsdruk (van de Koppel et.al. 1996).

5.3 Effect competitie

Competitie heeft geen effect op de totale en ondergrondse biomassa van *Elymus* en een positief effect op de bovengrondse biomassa. Voor *Festuca* echter nemen alle biomassa's af bij competitie met *Elymus*. Ook de geproduceerde bladlengte en het spruitaantal van *Elymus* nemen toe bij competitie, terwijl voor *Festuca* respectievelijk geen effect en een afname te zien zijn. *Elymus* gaat het over het algemeen dus beter doen terwijl *Festuca* het over het algemeen slechter doet dan zonder competitie. De oorzaak hiervan is waarschijnlijk dat de competitiedruk voor *Elymus* minder wordt in plaats van meer. In elke pot staan 6 planten. Indien in een pot 6 *Elymus* planten staan, zou je kunnen zeggen dat drie van die planten concurreren met de drie andere planten. Bij de competietiebehandelingen stonden drie *Elymus* planten samen in een pot met drie *Festuca* planten. Je zou dan kunnen zeggen dat drie *Elymus* planten concurreren met drie *Festuca* planten. Aangezien planten van *Festuca* veel kleiner zijn dan de planten van *Elymus*, is het te verwachten dat de bovengrondse competitiedruk van die drie *Festuca* planten kleiner is dan de bovengrondse competitiedruk van drie *Elymus* planten als buren. *Elymus* ondervindt bovengronds dus geen nadeel van de competitiebehandeling, maar juist een voordeel en gaat dus beter groeien dan zijn controle (de zes *Elymus* planten in een pot). Voor *Festuca* geldt dit juist andersom: de competitiedruk van drie soortgenoten is kleiner dan de competitiedruk van drie *Elymus* planten. De competitiedruk neemt dus toe voor *Festuca* en deze gaat bovengronds dan ook slechter groeien. Ondergrondse competitie is competitie om nutriënten. Je zou kunnen verwachten dat *Festuca* een veel betere nutriënten-competitor is dan *Elymus* en op die manier in staat is om de groei van *Elymus* te beïnvloeden. Dit blijkt echter niet zo te zijn. Ondergronds ondervindt *Elymus* totaal geen effect van competitie terwijl de ondergrondse biomassa van *Festuca* minder wordt.

Met deze opzet van het experiment, waarbij de planten groeien met of zonder competitors, is alleen aan te geven of er competitie plaatsvindt en is niet goed aan te geven of er bijvoorbeeld verschil in competitiedruk is bij de verschillende stikstofgehaltes. Verder worden de resultaten sterk beïnvloedt door de dichtheid van de planten. Dit zijn de twee belangrijkste punten van commentaar op deze experiment-opzet van Freckleton en Watkinson 1997a, b, 1999. In dit onderzoek vormen deze punten niet echt een probleem. Het was alleen de bedoeling om het algemene effect van competitie over de drie stikstofgehaltes aan te geven, en niet om onderscheid te maken tussen de effecten van competitie bij de drie stikstofgehaltes. Dat de resultaten sterk beïnvloedt worden door de dichtheid van de planten is vrij logisch; hoe minder ruimte, hoe meer competitie, hoe sterker het effect van competitie. Alle beschikbare voedingsstoffen en het licht moet worden gedeeld met meer individuen. Aangezien alle planten in dit experiment in dezelfde dichtheden stonden en de conclusies gebaseerd zijn op onderlinge vergelijkingen vormt ook dit punt hier geen probleem. Het was hier alleen de bedoeling het effect van competitie op de verschillende parameters te bekijken. Dat er sprake was van competitie is zeker. Bij grotere dichtheden is alleen te verwachten dat het aangetoonde effect sterker wordt. Verder is het bij deze opzet mogelijk dat metingen van competitie simpelweg het gevolg zijn van de relatieve grootte van de concurrerende soorten

(Freckleton & Watkinson 2000). Dit punt lijkt wel een rol te spelen. *Elymus* is een veel grotere plant dan *Festuca*. Om de competitie goed te kunnen bekijken zou de controle voor de potten met een combinatie van *Elymus* en *Festuca* eigenlijk moeten bestaan uit potten met een dichtheid van drie planten *Elymus* of *Festuca* per pot. Dan kan een vergelijking worden gemaakt tussen zonder en met competitie, in plaats van een vergelijking tussen intra- en interspecifieke competitie

Het allocatiepatroon van *Elymus* verandert totaal niet bij competitie. *Elymus* groeit dus gewoon zoals altijd. *Festuca* gaat bij competitie echter heel anders groeien dan onder normale omstandigheden. De spruit/wortel-verhouding wordt groter en de blad/stengel-verhouding neemt af. *Festuca* gaat dus relatief meer investeren in bovengrondse biomassa en in stengelmateriaal. Hoe groter het bovengrondse deel, hoe meer licht *Festuca* op kan vangen. Hieruit kan geconcludeerd worden dat *Festuca* inderdaad lijdt onder lichtcompetitie van *Elymus*, zoals verwacht werd.

Verder is er nog sprake van interacties tussen stikstof en competitie bij de bovengrondse biomassa van *Elymus* en ook bij de totale en ondergrondse biomassa van *Festuca*, evenals bij diens spruitaantal. Dit geeft aan dat bij deze parameters het effect van competitie bij toenemend stikstofgehalte groter wordt en is dus een aanwijzing voor een verschuiving van competitie om nutriënten naar een competitie om licht.

5.4 Veldsituatie

Dit experiment werd uitgevoerd om enig inzicht te krijgen in het effect dat hazen hebben op *Elymus* en *Festuca* op de kwelder van Schiermonnikoog. Hiervoor werd een knipbehandeling gebruikt waarvan aangenomen werd dat deze overeenkwam met de haasbegrazing. In het veld eet de haas echter alleen *Festuca* en de jonge spruiten van *Elymus* en niet allebei de soorten van alle groottes, zoals die in het experiment zijn geknipt. Bij zo'n selectieve herbivoor kunnen heel andere patronen in het veld ontstaan dan bij een niet selectieve grazer (Huisman et. al. 1999). *Festuca* is waarschijnlijk de belangrijkste voedselplant voor hazen gedurende het grootste gedeelte van het jaar (van der Wal et. al. 1998a, van der Wal et. al. 1998b). Op deze manier lijdt Fesuca onder lichtcompetitie doordat de plant overschaduwd wordt door *Elymus* en blijkbaar ook nog eens onder de begrazing van de haas. Dit kan leiden tot twee mogelijke stabiele toestanden: de eerste waarbij de vegetatie gedomineerd wordt door een dichte en hoge *Elymus* vegetatie als gevolg van de negatieve invloeden op *Festuca*, of een toestand waarbij een korte *Festuca*-vegetatie domineert die een grote hazenpopulatie kan ondersteunen die op hun beurt de vestiging van de grote en kwalitatief mindere *Elymus* voorkomt (Huisman et. al. 1999)

De toegepaste knipbehandeling komt in de praktijk meer overeen met koe-begrazing, waarbij niet echt selectief gegeten wordt, zoals die op Schiermonnikoog plaatsvindt op de oudste kwelders. De koeien hebben wel een voorkeur voor *Festuca*, maar ze eten ook *Elymus* als er niets anders is, waardoor *Elymus* op die plaatsen verdwijnt. De koebegrazing is echter wel veel sterker dan het geknipte kwartdeel van de planthoogte (observaties D. Kuijper). Door het niet-selectief grazen van de koe ondervindt *Festuca* geen hinder meer van overschaduwing door *Elymus*. *Festuca* kan bij deze hoge nutriëntgehaltes blijkbaar het snelst groeien en zich daardoor het best handhaven en daardoor wordt *Elymus* weggeconcurreerd (Huisman et. al. 1999).

De hazen komen het meest voor op het intermediaire deel van de kwelder. Bij toenemende productiviteit neemt de begrazingsdruk af (van de Koppel et. al. 1996). Dan neemt ook de hoeveelheid *Elymus* toe (Olff et. al. 1997; Bakker et. al. 1997). Op die plaatsen waar door koe-begrazing de *Elymus* verdwijnt, komen de hazen weer terug (observaties D. Kuijper). Het is hierbij de vraag of *Elymus* toeneemt door de afname van hazen door een bepaalde reden of dat er minder hazen komen als gevolg van de toename in groei van *Elymus*.

De conclusie dat knippen een negatief effect op de groei van beide soorten heeft blijft waar. Alleen wanneer naar de (niet-beweide) veldsituatie gekeken wordt, moet rekening worden gehouden met de selectieve begrazingsdruk van de haas. Ten opzichte van het experiment wordt *Elymus* minder begraasd en het negatieve effect van knippen zoals in het experiment aangetoond is, zal in het veld minder zijn. Hierdoor is het negatieve effect van begrazing van *Festuca* in het veld relatief groter dan in het experiment. Het lijkt erop dat op de kwelder van Schiermonnikoog de stabiele situatie zich voordoet met een dominante *Elymus*-vegetatie als gevolg van de negatieve invloeden van overschaduwing en begrazing van *Festuca*. Dit zou dan betekenen dat de aanwezigheid van de hazen afneemt als gevolg van de toename in groei van *Elymus* op de nutriëntrijkere kwelder en niet andersom.
Een belangrijke factor in het veld is het zoutgehalte van de bodem. Deze factor is in het experiment niet meegenomen. Uit experimenten is gebleken dat de groei van *Festuca* sterk afneemt bij de aanwezigheid van zout (Cooper 1982). Ook de groei van *Elymus* neemt sterk af bij de aanwezigheid van zout (Rozema & van Diggelen 1991). Verder is gebleken dat over het algemeen de tolerantie van soorten voor zout overeenkomt met hun verdeling op de kwelder. Hoe lager op de kwelder, hoe beter de planten tegen zout kunnen (Cooper 1982, Rozema & van Diggelen 1991). Het is dus aannemelijk dat *Festuca* een hogere zouttolerantie heeft dan *Elymus*. De zouttolerantie is afhankelijk van het stikstofgehalte in de bodem. Met toenemend stikstofgehalte neemt de zouttolerantie toe (persoonlijke mededeling A. Bockelmann). *Festuca* is beter bestand tegen zout dan *Elymus*, met name op de jonge kwelder. De groei van *Elymus* zal in de veldsituatie dus meer belemmerd worden op de jonge kwelder. In combinatie met begrazing zal *Elymus* het nog slechter doen en de successie zal nog meer vertraagd worden. Bij de hogere stikstofgehaltes neemt de tolerantie van *Elymus* toe en zal er niet meer een groot verschil zijn tussen het effect van zout op *Elymus* en ditzelfde effect op *Festuca*, met als gevolg dat de successie doorgaat richting *Elymus*. Er moet dus een bepaald punt zijn in de leeftijd van de kwelder waarop de combinatie van stikstofgehalte met daardoor een sterkere groei en een hogere zouttolerantie zwaarder gaat wegen dan de (afnemende) begrazingsdruk van de haas, waardoor de successie doorslaat richting *Elymus*.

6 Conclusies

- Stikstof heeft over het algemeen een positief effect op de groei van *Elymus* en *Festuca*.
- Knippen heeft over het algemeen een negatief effect op de groei van *Elymus* en *Festuca*.
- Competitie heeft een positief effect op de groei van *Elymus* en geen effect op het allocatiepatroon.
- Competitie heeft over het algemeen een negatief effect op de groei van *Festuca* en veroorzaakt een verandering in het allocatiepatroon.

7 Dankwoord

Als eerste wil ik Dries Kuijper bedanken voor zijn goede begeleiding, zijn tijd en zijn geduld. Verder heb ik veel nut gehad van de informatie van Daan Bos, Anna Bockelmann en Michael McDonnell. Zonder de goede zorgen en het advies van Jacob Hogendorf zouden mijn plantjes de duur van het experiment waarschijnlijk niet overleefd hebben. Voor vragen en ook voor de uitvoering van de stikstoftest kon ik terecht bij Willem van Hal. En ten slotte wil ik Dennis van der Laan bedanken, mijn grote steun en toeverlaat, zonder wie ik dit alles nooit voor elkaar gekregen zou hebben en die met liefde zijn tijd afstond om mij te helpen elke keer als ik tijd te kort kwam. Allemaal heel erg bedankt!

8 Literatuurlijst

Bakker, J.P.; Esselink, P.; van der Wal, R.& Dijkema, K.S. (1997). *Options for restoration management of coastal salt marshes in Europe* In: Urbanska et. al. (Eds). Restoration ecology and sustainable development pp. 286-322. Cambridge University Press

Cooper, A. (1982). *The effects of salinity and waterlogging on the growth and cation uptake of salt marsh plants* New Phytologist **90**: 263-275

Freckleton, R.P.& Watkinson, A.R. (1997a). *Measuring plant neighbour effects* Functional Ecology **11**: 532-534

Freckleton, R.P.& Watkinson, A.R. (1997b). *Response to Markham* Functional Ecology **11**: 536

Freckleton, R.P.& Watkinson, A.R. (1999). *The mis-measurement of plant competition* Functional Ecology **13**: 285-287

Freckleton, R.P.& Watkinson, A.R. (2000). *Designs for greenhouse studies of interactions between plants: an analytical perspective* Journal of Ecology 88: 386-391

Huisman, J.; Grover, J.P.; van der Wal, R.& van Andel, J. (1999). *Competition for light, plant species replacement and herbivore abundance along productivity gradients* In: Olff, H.; Brown, V.K.& Drent, R.H. Herbivores between plants and predators Blackwell Science

Jefferies, R.L.& Perkins, N. (1977). *The effects on the vegetation of the additions of inorganic nutrients to salt marsh soils at Stiffkey, Norfolk* Journal of Ecology **65**: 867-882

Jensen, A.; Bilcher, G.; Og, M.& Skovhus, K. (1986). *Kunstgodning marsk-og strandeng* Tekniker-rapport nr. 30 Århus universitet, Botanisk institut for skov-og naturstyrelsen

Kiehl, K.; Esselink, P.& Bakker, J.P. (1997). *Nutrient limitation and plant species composition in temperate salt marshes* Oecologica **111**: 325-330

van de Koppel, J.; Huisman, J.; van der Wal, R.& Olff, H. (1996). *Patterns of herbivory along a productivity gradient: an empirical and theoretical investigation* Ecology **77** (3): 736-745

Olff, H.; de Leeuw, J.; Bakker, J.P.; Platerink, R.J.; van Wijnen, H.J.& de Munck, W. (1997). *Vegetation succession and herbivory in a salt marsh: changes induced by sea level rise and silt deposition along an elevational gradient* Journal of Ecology **85**: 799-814

Olff, H.; Huisman, H.& van Tooren, B.F. (1993). *Species dynamics and nutrient accumulation during early primary succession in coastal sand dunes* Journal of Ecology **81**: 693-704

Pruis, J. (1990). *Effecten van begrazing op Festuca rubra.* doctoraal verslag

Rozema, J.& van Diggelen, J. (1991). *A comparative study of growth and photosynthesis of four halophytes in response to salinity* Acta Œcologica **12** (5): 673-681

Tilman, D. (1985). *The resource-ratio hypothesis of plant succession* The American Naturalist **125**: 827-852

Tyler, G. (1967) *On the effect of phosphorus and nitrogen supplied to Baltic shore-meadow vegetation* Botaniska Notiser **120**: 433-477

van der Wal, R.; Kunst, P.& Drent, R. (1998a). *Interactions between hare and Brent Goose in a salt-marsh system. Evidence for food competition?* In: van der Wal, R. Defending the marsh, PhD thesis

van der Wal, R.; van Wijnen, H.; van Wieren, S.; Beucher, O.& Bos, D. (1998b). *On facilitation between herbivores. How Brent Geese profit from brown hares.* In: van der Wal, R. Defending the marsh, PhD thesis

van Wijnen, H.J.& Bakker J.P. (1997). *Nitrogen accumulation and plant species replacement in three salt-marsh systems in the Wadden Sea* Journal of Coastal Conservation **3**: 19-26

van Wijnen, H.J.& Bakker J.P. (1999). *Nitrogen and phosphorus limitation in a coastal barrier salt marsh: the implication for vegetation succession.* In: van Wijnen, H. Nitrogen dynamics and vegetation succession in salt marshes, PhD thesis

van Wijnen, H.J.; van der Wal, R.& Bakker, J.P. (1999) *The impact of small herbivores on soil net nitrogen mineralisation rate. Consequences for salt-marsh succession.* In: van Wijnen, H. Nitrogen dynamics and vegetation succession in salt marshes, PhD thesis

Bijlage 1: berekening N-gehaltes

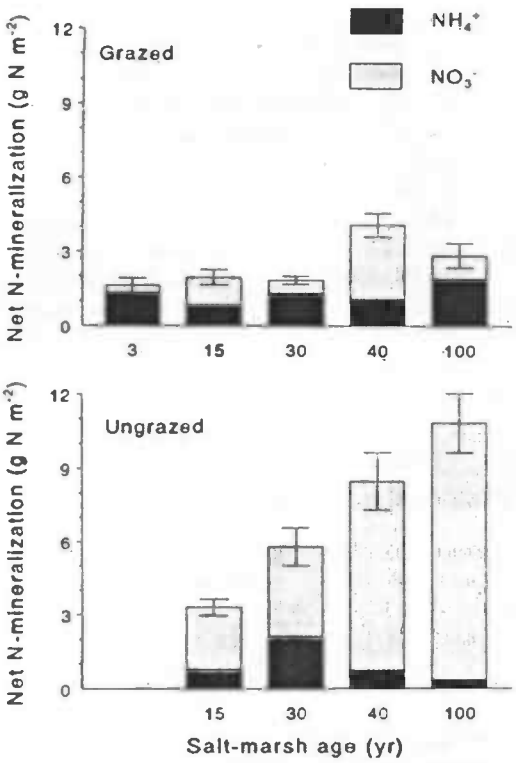


fig 6.2 uit van Wijnen et. al. 1999
De gegevens uit de grafieken zijn berekend voor de bovenste 10 cm van de bodem. Voor een jonge kwelder zijn gegevens gebruikt van een kwelder van 3 jaar, voor een oude kwelder gegevens van een 100 jaar oude kwelder en voor een middeloude kwelder is de tussenliggende waarde genomen.
3 jaar grazed: 1.6 g N m^{-2} $season^{-1}$
100 jaar ungrazed: 10.8 g N m^{-2} $season^{-1}$

Inhoud pot

hoogte: 10 cm
bovendiameter: 13.5 cm
onderdiameter: 10.5 cm
gemiddelde diameter: (13.5 + 10.5) / 2 = 12 cm
gemiddelde straal: 12 / 2 = 6 cm
inhoud: πr^2 * hoogte = $\pi * 6^2 * 10 = 1131$ cm^3

N-gehaltes

berekening voor een jonge kwelder
3 jaar grazed: 1.6 g N m^{-2} in 6 maanden
experiment loopt +/- 3 maanden, dus 1.6 / 2 = 0.8 g N m^{-2} in 3 maanden
0.8 g N m^{-2}
= 0.8 g N per 10000 cm^2
= $0.8 \cdot 10^{-4}$ g N cm^{-2}, dit in laag van 10 cm
= $0.8 \cdot 10^{-5}$ g N cm^{-3}
in de pot dus $1131 * 0.8 \cdot 10^{-4} = 9.05 \cdot 10^{-3}$ g N

Osmocote

berekening voor een jonge kwelder
osmocote bevat 13 % N
$x * 13/100 = 9.05 \cdot 10^{-3}$
$x = (9.05 \cdot 10^{-3} / 13) * 100 = 0.07$ g osmocote per pot

Bijlage 2: tabellen statistische toetsen

2.1 Soorteffect biomassa's

(met *Elymus* en *Festuca*, competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Source	Dependent Variable	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	TOTBIOMA	579.048	35	16.544	12.115	.000
	BOVENGR	27.246	35	.778	22.891	.000
	ONDERGR	355.260	35	10.150	9.119	.000
Intercept	TOTBIOMA	747.883	1	747.883	547.662	.000
	BOVENGR	40.931	1	40.931	1203.597	.000
	ONDERGR	379.155	1	379.155	340.615	.000
SOORT	TOTBIOMA	387.615	1	387.615	283.844	.000
	BOVENGR	12.619	1	12.619	371.053	.000
	ONDERGR	228.707	1	228.707	205.460	.000
N	TOTBIOMA	57.385	2	28.692	21.011	.000
	BOVENGR	6.062	2	3.031	89.131	.000
	ONDERGR	22.431	2	11.216	10.076	.000
COMP	TOTBIOMA	9.973	4	2.493	1.826	.129
	BOVENGR	.203	4	5.077E-02	1.493	.209
	ONDERGR	8.924	4	2.231	2.004	.099
KNIP	TOTBIOMA	23.419	1	23.419	17.150	.000
	BOVENGR	1.519	1	1.519	44.675	.000
	ONDERGR	19.717	1	19.717	17.712	.000
SOORT * N	TOTBIOMA	39.233	2	19.616	14.365	.000
	BOVENGR	2.434	2	1.217	35.788	.000
	ONDERGR	19.232	2	9.616	8.638	.000
SOORT * COMP	TOTBIOMA	7.794	4	1.949	1.427	.230
	BOVENGR	1.058	4	.265	7.780	.000
	ONDERGR	4.231	4	1.058	.950	.438
N * COMP	TOTBIOMA	18.945	8	2.368	1.734	.099
	BOVENGR	.388	8	4.852E-02	1.427	.193
	ONDERGR	17.581	8	2.198	1.974	.056
SOORT * N * COMP	TOTBIOMA	16.941	8	2.118	1.551	.148
	BOVENGR	.856	8	.107	3.146	.003
	ONDERGR	12.957	8	1.620	1.455	.182
	ONDERGR	12.957	8	1.620	1.455	.182
SOORT * KNIP	TOTBIOMA	10.433	1	10.433	7.640	.007
SOORT * KNIP	TOTBIOMA	10.433	1	10.433	7.640	.007
	BOVENGR	.192	1	.192	5.648	.019
	BOVENGR	.192	1	.192	5.648	.019
	ONDERGR	11.099	1	11.099	9.971	.002
	ONDERGR	11.099	1	11.099	9.971	.002
N * KNIP	TOTBIOMA	6.186	2	3.093	2.265	.109
N * KNIP	TOTBIOMA	6.186	2	3.093	2.265	.109
	BOVENGR	4.937E-02	2	2.469E-02	.726	.486
	BOVENGR	4.937E-02	2	2.469E-02	.726	.486
	ONDERGR	5.934	2	2.967	2.665	.074
	ONDERGR	5.934	2	2.967	2.665	.074
SOORT * N * KNIP	TOTBIOMA	2.731	2	1.366	1.000	.371
SOORT * N * KNIP	TOTBIOMA	2.731	2	1.366	1.000	.371
	BOVENGR	3.334E-02	2	1.667E-02	.490	.614
	BOVENGR	3.334E-02	2	1.667E-02	.490	.614
	ONDERGR	2.585	2	1.293	1.161	.317
	ONDERGR	2.585	2	1.293	1.161	.317
COMP * KNIP	TOTBIOMA	.000	0	.	.	.
COMP * KNIP	TOTBIOMA	.000	0	.	.	.
	BOVENGR	.000	0	.	.	.
	BOVENGR	.000	0	.	.	.
	ONDERGR	.000	0	.	.	.
	ONDERGR	.000	0	.	.	.
SOORT * COMP * KNIP	TOTBIOMA	.000	0	.	.	.

	BOVENGR	.000	0	.	.	.
	ONDERGR	.000	0	.	.	.
N * COMP * KNIP	TOTBIOMA	.000	0	.	.	.
	BOVENGR	.000	0	.	.	.
	ONDERGR	.000	0	.	.	.
SOORT * N * COMP * KNIP	TOTBIOMA	.000	0	.	.	.
	BOVENGR	.000	0	.	.	.
	ONDERGR	.000	0	.	.	.
Error	TOTBIOMA	147.484	108	1.366		
	BOVENGR	3.673	108	3.401E-02		
	ONDERGR	120.220	108	1.113		
Total	TOTBIOMA	1512.191	144			
	BOVENGR	72.701	144			
	ONDERGR	878.340	144			
Corrected Total	TOTBIOMA	726.532	143			
	BOVENGR	30.919	143			
	ONDERGR	475.480	143			

a R Squared = .797 (Adjusted R Squared = .731)
b R Squared = .881 (Adjusted R Squared = .843)
c R Squared = .747 (Adjusted R Squared = .665)

2.2 Effecten op bovengrondse biomassa *Elymus*

(met *Elymus*, competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Source	Dependent Variable	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	BOVENGR	13.698	17	.806	14.714	.000
Intercept	BOVENGR	49.502	1	49.502	903.965	.000
N	BOVENGR	8.045	2	4.023	73.460	.000
COMP	BOVENGR	.943	4	.236	4.306	.004
KNIP	BOVENGR	1.396	1	1.396	25.491	.000
N * COMP	BOVENGR	1.129	8	.141	2.577	.018
N * COMP	BOVENGR	1.129	8	.141	2.577	.018
N * KNIP	BOVENGR	7.475E-02	2	3.738E-02	.683	.510
N * KNIP	BOVENGR	7.475E-02	2	3.738E-02	.683	.510
COMP * KNIP	BOVENGR	.000	0	.	.	.
COMP * KNIP	BOVENGR	.000	0	.	.	.
N * COMP * KNIP	BOVENGR	.000	0	.	.	.
N * COMP * KNIP	BOVENGR	.000	0	.	.	.
Error	BOVENGR	2.957	54	5.476E-02		
Error	BOVENGR	2.957	54	5.476E-02		
Total	BOVENGR	65.731	72			
Total	BOVENGR	65.731	72			
Corrected Total	BOVENGR	16.655	71			
Corrected Total	BOVENGR	16.655	71			

b R Squared = .822 (Adjusted R Squared = .767)

2.3 Effecten op bovengrondse biomassa *Festuca*

(met *Festuca*, competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Source	Dependent Variable	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	BOVENGR	1.692	17	9.951E-02	7.508	.000
Intercept	BOVENGR	4.048	1	4.048	305.435	.000
N	BOVENGR	.451	2	.225	17.009	.000
KNIP	BOVENGR	.315	1	.315	23.803	.000
COMP	BOVENGR	.318	4	7.954E-02	6.001	.000
N * KNIP	BOVENGR	7.966E-03	2	3.983E-03	.300	.742
N * COMP	BOVENGR	.115	8	1.438E-02	1.085	.388
KNIP * COMP	BOVENGR	.000	0	.	.	.
N * KNIP * COMP	BOVENGR	.000	0	.	.	.
Error	BOVENGR	.716	54	1.325E-02		
Total	BOVENGR	6.969	72			
Corrected Total	BOVENGR	2.407	71			

b R Squared = .703 (Adjusted R Squared = .609)

2.4 Effecten op biomassa totaal en ondergronds *Elymus*

(met *Elymus*, simpele competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Source	Dependent Variable	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	TOTBIOMA	152.101	11	13.827	4.836	.000
	ONDERGR	96.952	11	8.814	3.815	.000
	ONDERGR	96.952	11	8.814	3.815	.000
Intercept	TOTBIOMA	1007.753	1	1007.753	352.429	.000
Intercept	TOTBIOMA	1007.753	1	1007.753	352.429	.000
	ONDERGR	564.086	1	564.086	244.152	.000
	ONDERGR	564.086	1	564.086	244.152	.000
N	TOTBIOMA	90.056	2	45.028	15.747	.000
N	TOTBIOMA	90.056	2	45.028	15.747	.000
	ONDERGR	46.046	2	23.023	9.965	.000
	ONDERGR	46.046	2	23.023	9.965	.000
KNIP	TOTBIOMA	38.350	1	38.350	13.412	.001
KNIP	TOTBIOMA	38.350	1	38.350	13.412	.001
	ONDERGR	36.353	1	36.353	15.735	.000
	ONDERGR	36.353	1	36.353	15.735	.000
COMPSIMP	TOTBIOMA	3.840E-02	1	3.840E-02	.013	.908
COMPSIMP	TOTBIOMA	3.840E-02	1	3.840E-02	.013	.908
	ONDERGR	.435	1	.435	.188	.666
	ONDERGR	.435	1	.435	.188	.666
N * KNIP	TOTBIOMA	8.367	2	4.184	1.463	.240
N * KNIP	TOTBIOMA	8.367	2	4.184	1.463	.240
	ONDERGR	7.308	2	3.654	1.582	.214
	ONDERGR	7.308	2	3.654	1.582	.214
N * COMPSIMP	TOTBIOMA	3.763	2	1.882	.658	.522
N * COMPSIMP	TOTBIOMA	3.763	2	1.882	.658	.522
	ONDERGR	4.953	2	2.477	1.072	.349

						349
KNIP * COMPSIMP	TOTBIOMA	9.765	1	9.765	3.415	.070
	ONDERGR	8.672	1	8.672	3.754	.057
N * KNIP * COMPSIMP	TOTBIOMA	3.524	2	1.762	.616	.543
	ONDERGR	3.913	2	1.956	.847	.434
Error	TOTBIOMA	171.567	60	2.859		
	ONDERGR	138.624	60	2.310		
Total	TOTBIOMA	1462.062	72			
	ONDERGR	858.485	72			
Corrected Total	TOTBIOMA	323.668	71			
	ONDERGR	235.576	71			

a R Squared = .470 (Adjusted R Squared = .373)
c R Squared = .412 (Adjusted R Squared = .304)

2.5 Effecten op biomassa totaal en ondergronds *Festuca*

(met *Festuca*, simpele competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Source	Dependent Variable	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	TOTBIOMA	9.528	11	.866	8.970	.000
	ONDERGRO	4.846	11	.441	8.097	.000
Intercept	TOTBIOMA	39.892	1	39.892	413.128	.000
	ONDERGRO	14.477	1	14.477	266.094	.000
N	TOTBIOMA	1.699	2	.849	8.797	.000
	ONDERGRO	.396	2	.198	3.637	.032
KNIP	TOTBIOMA	1.718	1	1.718	17.794	.000
	ONDERGRO	.678	1	.678	12.464	.001
COMPSIMP	TOTBIOMA	5.112	1	5.112	52.943	.000
	ONDERGRO	2.963	1	2.963	54.465	.000
N * KNIP	TOTBIOMA	.334	2	.167	1.729	.186
	ONDERGRO	.198	2	9.910E-02	1.821	.171
N * COMPSIMP	TOTBIOMA	1.001	2	.500	5.182	.008
	ONDERGRO	.507	2	.254	4.661	.013
KNIP * COMPSIMP	TOTBIOMA	.300	1	.300	3.105	.083
	ONDERGRO	.209	1	.209	3.835	.055
N * KNIP * COMPSIMP	TOTBIOMA	.274	2	.137	1.418	.250
	ONDERGRO	.374	2	.187	3.433	.039
	ONDERGRO	.374	2	.187	3.433	.039
Error	TOTBIOMA	5.794	60	9.656E-02		
Error	TOTBIOMA	5.794	60	9.656E-02		
	ONDERGRO	3.264	60	5.441E-02		
	ONDERGRO	3.264	60	5.441E-02		
Total	TOTBIOMA	50.129	72			
Total	TOTBIOMA	50.129	72			
	ONDERGRO	19.855	72			
	ONDERGRO	19.855	72			
Corrected Total	TOTBIOMA	15.322	71			
Corrected Total	TOTBIOMA	15.322	71			
	ONDERGRO	8.110	71			
	ONDERGRO	8.110	71			

a R Squared = .622 (Adjusted R Squared = .553)
c R Squared = .597 (Adjusted R Squared = .524)

2.6 Soorteffect spruit/wortel- en blad/stengel-verhouding

(met *Elymus* en *Festuca*, competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Source	Dependent Variable	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	SW	20.570	35	.588	3.004	.000
Corrected Model	SW	20.570	35	.588	3.004	.000
	BS	105.619	35	3.018	4.790	.000

						000
Intercept	SW	44.282	1	44.282	226.360	.000
	BS	751.946	1	751.946	1193.458	.000
N	SW	2.743	2	1.372	7.012	.001
	BS	.419	2	.209	.332	.718
KNIP	SW	.127	1	.127	.647	.423
	BS	17.631	1	17.631	27.984	.000
COMP	SW	1.517	4	.379	1.939	.109
	BS	6.150	4	1.537	2.440	.051
SOORT	SW	6.863	1	6.863	35.084	.000
	BS	3.884	1	3.884	6.164	.015
N * KNIP	SW	.723	2	.361	1.848	.163
	BS	3.037	2	1.518	2.410	.095
N * COMP	SW	2.685	8	.336	1.716	.103
	BS	3.367	8	.421	.668	.719
KNIP * COMP	SW	.000	0	.	.	.
	BS	.000	0	.	.	.
N * KNIP * COMP	SW	.000	0	.	.	.
	BS	.000	0	.	.	.
N * SOORT	SW	.563	2	.281	1.439	.242
	BS	.205	2	.103	.163	.850
KNIP * SOORT	SW	.387	1	.387	1.976	.163
	BS	.380	1	.380	.604	.439
N * KNIP * SOORT	SW	.927	2	.463	2.368	.098
	BS	1.035	2	.518	.822	.442
COMP * SOORT	SW	1.626	4	.407	2.078	.089
	BS	18.735	4	4.684	7.434	.000
N * COMP * SOORT	SW	1.747	8	.218	1.116	.358
	BS	4.167	8	.521	.827	.581
KNIP * COMP * SOORT	SW	.000	0	.	.	.
	BS	.000	0	.	.	.
N * KNIP * COMP * SOORT	SW	.000	0	.	.	.
	BS	.000	0	.	.	.
	BS	.000	0	.	.	.
Error	SW	21.128	108	.196		
Error	SW	21.128	108	.196		
	BS	68.046	108	.630		
	BS	68.046	108	.630		
Total	SW	85.960	144			
Total	SW	85.960	144			
	BS	971.939	144			
	BS	971.939	144			
Corrected Total	SW	41.698	143			
Corrected Total	SW	41.698	143			
	BS	173.665	143			
	BS	173.665	143			

a R Squared = .493 (Adjusted R Squared = .329)
b R Squared = .608 (Adjusted R Squared = .481)

2.7 Effecten op spruit/wortel-verhouding *Elymus*

(met *Elymus*, simpele competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Source	Dependent Variable	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	SW	4.106	11	.373	1.663	.104
Intercept	SW	8.810	1	8.810	39.258	.000
N	SW	1.289	2	.645	2.873	.064
KNIP	SW	.191	1	.191	.852	.360
COMPSIMP	SW	.224	1	.224	.998	.322
N * KNIP	SW	1.166	2	.583	2.599	.083
N * COMPSIMP	SW	1.034	2	.517	2.304	.109
KNIP * COMPSIMP	SW	.478	1	.478	2.131	.150
N * KNIP * COMPSIMP	SW	.817	2	.409	1.821	.171
Error	SW	13.464	60	.224		
Total	SW	26.455	72			
Corrected Total	SW	17.570	71			

a R Squared = .234 (Adjusted R Squared = .093)

2.8 Effecten op blad/stengel-verhouding *Elymus*

(met *Elymus*, competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Source	Dependent Variable	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	BS	30.147	17	1.773	4.720	.000
Intercept	BS	323.876	1	323.876	862.088	.000
Intercept	BS	323.876	1	323.876	862.088	.000
N	BS	.604	2	.302	.804	.453
N	BS	.604	2	.302	.804	.453
KNIP	BS	6.416	1	6.416	17.078	.000
KNIP	BS	6.416	1	6.416	17.078	.000
COMP	BS	3.051	4	.763	2.031	.103
COMP	BS	3.051	4	.763	2.031	.103
N * KNIP	BS	.335	2	.167	.445	.643
N * KNIP	BS	.335	2	.167	.445	.643
N * COMP	BS	3.679	8	.460	1.224	.303
N * COMP	BS	3.679	8	.460	1.224	.303
KNIP * COMP	BS	.000	0	.	.	.

N * KNIP * COMP	BS	.000	0	.	.	.
Error	BS	20.287	54	.376		
Total	BS	376.242	72			
Corrected Total	BS	50.434	71			

b R Squared = .598 (Adjusted R Squared = .471)

2.9 Effecten op spruit/wortel- en blad/stengel-verhouding *Festuca*

(met *Festuca*, competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Source	Dependent Variable	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	SW	10.369	17	.610	4.213	.000
	BS	68.036	17	4.002	4.525	.000
Intercept	SW	43.006	1	43.006	297.056	.000
	BS	431.954	1	431.954	488.400	.000
N	SW	2.720	2	1.360	9.393	.000
	BS	2.006E-02	2	1.003E-02	.011	.989
KNIP	SW	3.534E-02	1	3.534E-02	.244	.623
	BS	11.595	1	11.595	13.111	.001
COMP	SW	2.430	4	.607	4.196	.005
	BS	21.834	4	5.458	6.172	.000
N * KNIP	SW	.174	2	8.684E-02	.600	.553
	BS	3.738	2	1.869	2.113	.131
N * COMP	SW	2.438	8	.305	2.105	.051
	BS	3.855	8	.482	.545	.817
KNIP * COMP	SW	.000	0	.	.	.
	BS	.000	0	.	.	.
N * KNIP * COMP	SW	.000	0	.	.	.
	BS	.000	0	.	.	.
Error	SW	7.818	54	.145		
	BS	47.759	54	.884		
Total	SW	59.505	72			
	BS	595.697	72			
Corrected Total	SW	18.187	71			
	BS	115.795	71			

a R Squared = .570 (Adjusted R Squared = .435)
b R Squared = .588 (Adjusted R Squared = .458)

2.10 Soorteffect lengte geproduceerd blad

(met *Elymus* en *Festuca*, competitie)

Tests of Between-Subjects Effects
Dependent Variable: BLADGROE

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	2804507.520	35	80128.786	5.829	.000
Intercept	20332622.584	1	20332622.584	1479.032	.000
SOORT	1375789.104	1	1375789.104	100.077	.000
N	445675.593	2	222837.797	16.210	.000
KNIP	2945.792	1	2945.792	.214	.644
COMP	112454.252	4	28113.563	2.045	.094
SOORT * N	171657.228	2	85828.614	6.243	.003
SOORT * KNIP	131.634	1	131.634	.010	.922
SOORT * KNIP	131.634	1	131.634	.010	.922
N * KNIP	15066.957	2	7533.479	.548	.580
N * KNIP	15066.957	2	7533.479	.548	.580
SOORT * N * KNIP	22507.032	2	11253.516	.819	.444
SOORT * N * KNIP	22507.032	2	11253.516	.819	.444
SOORT * COMP	309952.516	4	77488.129	5.637	.000

N * COMP	112418.639	8	14052.330	1.022	.425
SOORT * N * COMP	199733.328	8	24966.666	1.816	.083
KNIP * COMP	.000	0	.	.	.
SOORT * KNIP * COMP	.000	0	.	.	.
N * KNIP * COMP	.000	0	.	.	.
SOORT * N * KNIP * COMP	.000	0	.	.	.
Error	1360977.917	99	13747.252		
Total	26041562.000	135			
Corrected Total	4165485.437	134			

a R Squared = .673 (Adjusted R Squared = .558)

2.11 Effecten op lengte geproduceerd blad *Elymus*

(met *Elymus*, simpele competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: GROEI

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	1016923.425	11	92447.584	7.570	.000
Intercept	13829583.003	1	13829583.003	1132.472	.000
N	475252.013	2	237626.006	19.459	.000
KNIP	9750.298	1	9750.298	.798	.375
COMPSIMP	281475.074	1	281475.074	23.049	.000
N * KNIP	44748.875	2	22374.437	1.832	.169
N * COMPSIMP	26386.915	2	13193.458	1.080	.346
KNIP * COMPSIMP	2389.333	1	2389.333	.196	.660
N * KNIP * COMPSIMP	7237.134	2	3618.567	.296	.745
Error	720499.167	59	12211.850		
Total	19144099.000	71			
Corrected Total	1737422.592	70			

a R Squared = .585 (Adjusted R Squared = .508)

2.12 Effecten op lengte geproduceerd blad *Festuca*

(met *Festuca*, competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: GROEI

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	363941.109	17	21408.301	1.262	.259
Intercept	5096628.249	1	5096628.249	300.524	.000
N	29439.832	2	14719.916	.868	.427
KNIP	2161.421	1	2161.421	.127	.723
KNIP	2161.421	1	2161.421	.127	.723
COMP	80364.355	4	20091.089	1.185	.330
COMP	80364.355	4	20091.089	1.185	.330
N * KNIP	7707.925	2	3853.962	.227	.798
N * KNIP	7707.925	2	3853.962	.227	.798
N * COMP	211039.248	8	26379.906	1.555	.165
N * COMP	211039.248	8	26379.906	1.555	.165
KNIP * COMP	.000	0	.	.	.
KNIP * COMP	.000	0	.	.	.
N * KNIP * COMP	.000	0	.	.	.
N * KNIP * COMP	.000	0	.	.	.
Error	780120.000	46	16959.130		
Error	780120.000	46	16959.130		
Total	6897463.000	64			
Total	6897463.000	64			
Corrected Total	1144061.109	63			
Corrected Total	1144061.109	63			

a R Squared = .318 (Adjusted R Squared = .066)

2.13 Soorteffect spruitaantal

(met *Elymus* en *Festuca*, competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: NOSPRUIT

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	19412.576	35	554.645	7.308	.000
Intercept	37968.015	1	37968.015	500.234	.000
SOORT	6660.136	1	6660.136	87.748	.000
KNIP	123.521	1	123.521	1.627	.205
COMP	959.194	4	239.799	3.159	.017
N	3810.735	2	1905.367	25.104	.000
SOORT * KNIP	38.521	1	38.521	.508	.478
SOORT * COMP	2504.861	4	626.215	8.250	.000
KNIP * COMP	.000	0	.	.	.
SOORT * KNIP * COMP	.000	0	.	.	.
SOORT * N	476.068	2	238.034	3.136	.047
KNIP * N	524.042	2	262.021	3.452	.035
SOORT * KNIP * N	351.292	2	175.646	2.314	.104
COMP * N	878.222	8	109.778	1.446	.186
SOORT * COMP * N	1676.556	8	209.569	2.761	.008
KNIP * COMP * N	.000	0	.	.	.
SOORT * KNIP * COMP * N	.000	0	.	.	.
Error	8197.250	108	75.900		
Total	68785.000	144			
Corrected Total	27609.826	143			

a R Squared = .703 (Adjusted R Squared = .607)

2.14 Effecten op spruitaantal *Elymus*

(met *Elymus*, simpele competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: NOSPRUIT

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	1098.625	11	99.875	3.694	.000
Intercept	4853.444	1	4853.444	179.508	.000
KNIP	25.000	1	25.000	.925	.340
N	576.222	2	288.111	10.656	.000
COMPSIMP	196.000	1	196.000	7.249	.009
KNIP * N	32.667	2	16.333	.604	.550
KNIP * N	32.667	2	16.333	.604	.550
KNIP * COMPSIMP	.444	1	.444	.016	.898
KNIP * COMPSIMP	.444	1	.444	.016	.898
N * COMPSIMP	56.000	2	28.000	1.036	.361
N * COMPSIMP	56.000	2	28.000	1.036	.361
KNIP * N * COMPSIMP	6.222	2	3.111	.115	.892
KNIP * N * COMPSIMP	6.222	2	3.111	.115	.892
Error	1622.250	60	27.038		
Error	1622.250	60	27.038		
Total	8937.000	72			
Total	8937.000	72			
Corrected Total	2720.875	71			
Corrected Total	2720.875	71			

a R Squared = .404 (Adjusted R Squared = .294)

2.15 Effecten op spruitaantal *Festuca*

(met *Festuca*, simpele competitie)

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: NOSPRUIT

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.

Corrected Model	9535.444	11	866.859	7.434	.000
Intercept	45938.778	1	45938.778	393.958	.000
KNIP	25.000	1	25.000	.214	.645
N	4450.389	2	2225.194	19.083	.000
COMPSIM	2952.111	1	2952.111	25.316	.000
KNIP * N	527.167	2	263.583	2.260	.113
KNIP * COMPSIM	225.000	1	225.000	1.930	.170
N * COMPSIM	1539.389	2	769.694	6.601	.003
KNIP * N * COMPSIM	622.167	2	311.083	2.668	.078
Error	6996.500	60	116.608		
Total	59848.000	72			
Corrected Total	16531.944	71			

a R Squared = .577 (Adjusted R Squared = .499)

2.16 Toets op stikstofgehalte

ANOVA
NAANWEZI

	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	3.741E-05	2	1.871E-05	3.759	.065
Within Groups	4.479E-05	9	4.976E-06		
Total	8.220E-05	11			

Multiple Comparisons
Dependent Variable: NAANWEZI
Tukey HSD

		Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
(I) NGEHALTE	(J) NGEHALTE				Lower Bound	Upper Bound
1.00	2.00	-3.4250E-03	1.577E-03	.130	-7.8290E-03	9.790E-04
	3.00	-4.0000E-03	1.577E-03	.074	-8.4040E-03	4.040E-04
2.00	1.00	3.425E-03	1.577E-03	.130	-9.7902E-04	7.829E-03
	3.00	-5.7500E-04	1.577E-03	.930	-4.9790E-03	3.829E-03
3.00	1.00	4.000E-03	1.577E-03	.074	-4.0402E-04	8.404E-03
	2.00	5.750E-04	1.577E-03	.930	-3.8290E-03	4.979E-03