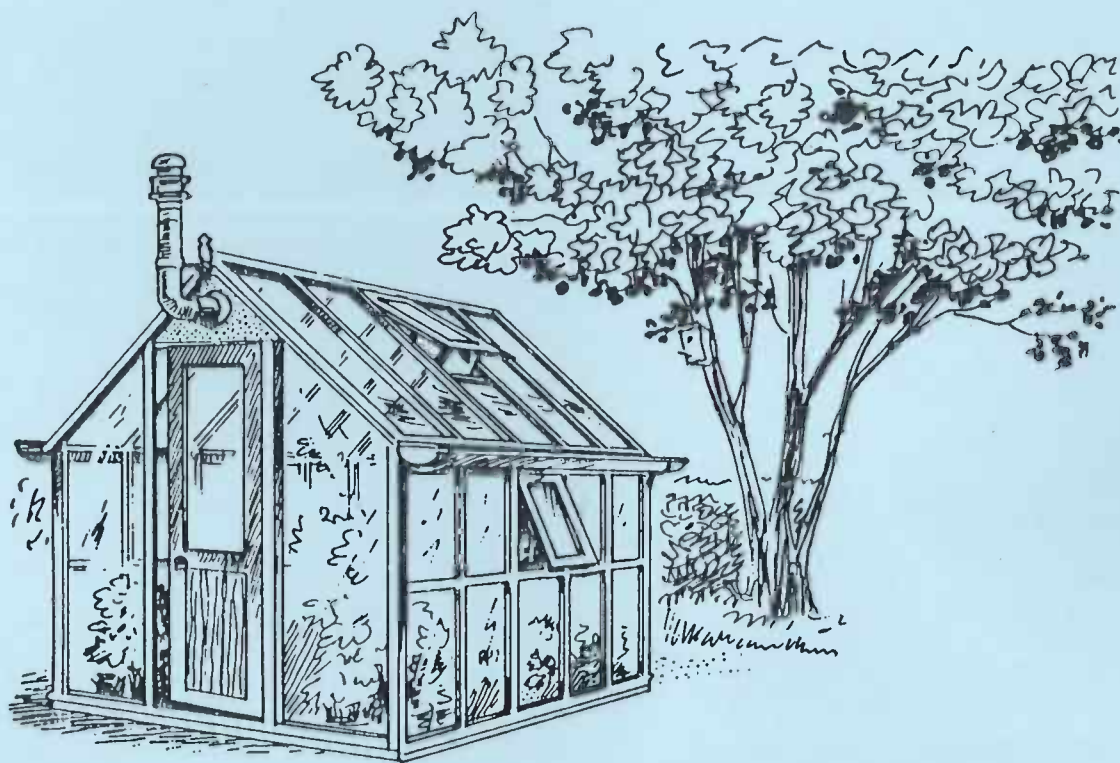


POSITIEVE RELATIE TUSSEN GEMIDDELDE PLANTGEWICHT  
EN PLANT DICHTHEID EXPERIMENTEEL BENADERD  
ONDER ZOUTE OMSTANDIGHEDEN.



Doktoraalverslag van

Marcel Heijnen

mei 1986 - mei 1987

D 422

DOCTORAALVERSLAG/SCRIPTIE

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

Doctoraalverslagen/scripties van de Vakgroep Plantenoecologie zijn interne rapporten, dus geen officiële publicaties.

De inhoud varieert van een eenvoudige bespreking van onderzoeksresultaten tot een concluderende discussie van gegevens in wijder verband.

De conclusies, veelal slechts gesteund door kortlopend onderzoek, zijn meestal van voorlopige aard en komen voor rekening van de auteur(s).

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

Voorwoord.

Dit verslag geeft de resultaten en uitwerking van een onderzoek in het kader van de derde subfase Biologie aan de Rijksuniversiteit Groningen bij de vakgroep Plantenoecologie.

Dit onderzoek heeft voor het grootste gedeelte in de kas plaats gevonden. Ik wil hierbij "de tuinmannen" dan ook hartelijk danken voor al hun adviezen en hulp, die ik tijdens dit onderzoek van hen heb mogen krijgen. Ook het personeel van het laboratorium wil ik bij deze bedanken voor hun hulp.

In het bijzonder ben ik echter mijn dank verschuldigd aan Harry Lankreijer en Carolien Kroeze, voor alle inspiratie en motivatie die ze mij gegeven hebben.

Tenslotte wil ik mijn beide begeleiders Dick Pegtel en Latzi Fresco hartelijk danken voor hun begeleiding. Zij hebben het mij mogelijk gemaakt zélf ervaring en kennis op te doen in het uitvoeren van een onderzoek en "wat daar allemaal bij komt kijken". Daarvoor mijn hartelijke dank.

Marcel Heijnen.

## Inhoud.

1	Samenvatting.....	3
2	Inleiding.....	4
3	Materiaal en methode.....	8
3.1	Selectie van plantensoorten.....	8
3.2	Kasexperimenten.....	9
3.3	Bepaling van een geschikte concentratie van de voedingsoplossing.....	9
3.4	Interferentie in monoculture.....	11
3.5	Interferentie in monoculture en mengculture van 2 soorten.....	12
3.6	Bepaling van de interferentie coëfficiënten.....	13
3.7	T-Test voor gemiddelde interferentie coëfficiënten per NaCl concentratie.....	14
3.8	Variantie-analyse.....	14
3.9	Zoutgehalte in de planten.....	15
3.10	Zoutverdeling in de potten.....	15
4	Resultaten.....	16
4.1	Concentratie van de voedingsoplossing.....	16
4.2	Drooggewichtopbrengsten.....	16
4.3	Interferentie coëfficiënten.....	20
4.4	T-test voor gemiddelde interferentie coëfficiënten per NaCl concentratie.....	22
4.5	Variantie-analyse naar significantie van effecten van de verschillende behandelingen.....	24
4.6	Zout in de planten.....	29
4.7	Zout in de potten.....	30
5	Discussie.....	31
6	Conclusies.....	34
7	Suggesties voor verder onderzoek.....	35
8	Geraadpleegde literatuur.....	36
9	Bijlagen.....	41

## 1 Samenvatting.

In enkele publicaties komt het optreden van positieve interferentie naar voren (de Wit 1960. Hall 1974. Austin and Austin 1980).

Een verklaring voor dit fenomeen is het optreden van interactie tussen het effect van een milieufactor (eventueel experimenteel ingesteld) en het effect van plantdichtheid op de opbrengst per plant (Hall 1974. Austin 1980. Fresco 1982).

In twee kasexperimenten is onderzocht of positieve interferentie onder zoute omstandigheden reproduceerbaar is. Het eerste experiment betrof de interferentie in monoculture. Hiervoor werd de intraspecifieke interferentie in monocultures van Agrostis stolonifera, Aster tripolium en Puccinellia maritima bepaald. Het tweede experiment betrof de interferentie in monoculture en mengculture van twee soorten. Voor de bepaling van zowel de intra- als interspecifieke interferentie werden mono- en mengcultures van Agrostis stolonifera en Aster tripolium gebruikt. In beide experimenten groeiden de planten 6 weken in verschillende dichtheden over een zoutreeks van 0. 1.5 en 3 % NaCl. Bij de monocultures werd per pot de spruit- en wortelbiomassa-opbrengst per soort bepaald. Bij de mengcultures werd per pot alleen de spruitbiomassa-opbrengst bepaald.

De interferentie coëfficiënten werden berekend m.b.v. het model van Fresco et al. (1984). Dit model gaat uit van een hyperbolisch verband tussen opbrengst en dichtheid (verzadigings-curve) en is vergelijkbaar met de modellen van Shinozaki en Kira (1956) en Ogawa (1961).

Uit de resultaten voor de monocultures kon worden geconcludeerd dat positieve intraspecifieke interferentie onder zoute omstandigheden reproduceerbaar is. Als verklaring voor het optreden van positieve interferentie is de interactie tussen zout en dichtheid te geven.

De resultaten voor de mengcultures gaven aan dat positieve interspecifieke interferentie onder zoute omstandigheden niet reproduceerbaar is.

## 2 Inleiding.

Als gevolg van tientallen jaren landbouwkundig en vegetatiekundig onderzoek naar de relatie tussen plantdichtheid en opbrengst zijn er vele modellen ontstaan (Willey and Heath 1969). Deze modellen geven, in mathematische vorm, de relatie weer tussen het aantal planten per oppervlakte-eenheid en de opbrengst. In de landbouw kan men daarmee bijvoorbeeld de optimale plantdichtheid bepalen voor een zo groot mogelijke opbrengst. Bij het beheren van natuurgebieden kan men m.b.v. dergelijke modellen een voorspelling doen over de mogelijke effecten die bepaalde beheersmaatregelen zouden kunnen hebben.

Een model dat veel invloed heeft gehad op het onderzoek en de ontwikkeling van andere modellen is het model dat de jappers Shinozaki en Kira in 1956 publiceerden:

$$1/w = A.N + B$$

waarin  $w$  = gemiddelde  
opbrengst  
 $N$  = plantdichtheid  
 $A, B$  = parameters

De vergelijking geeft een lineair verband weer tussen reciproke opbrengst en dichtheid. Dit model heeft betrekking op monocultures. In 1961 publiceerde Ogawa een vergelijkbaar model voor mengcultures van twee soorten:

$$1/w_1 = A_1.N_1 + q_1.A_1.N_2 + B_1$$

waarin  $w_1$  = gem. opbrengst  
soort 1  
 $N_1$  = dichtheid soort 1  
 $N_2$  = dichtheid soort 2  
 $q_1$  = conversiefactor  
 $A_1, B_1$  = parameters

Dit model voor mengcultures is een samenstelling van twee vergelijkingen voor monocultures. Vele latere modellen gelijken in sterke mate op dat van Shinozaki en Kira en op dat

van Ogawa. Enkele modellen. uitgaande van een lineair verband tussen reciproke opbrengst en dichtheid:

Bleasdale and Nelder (1960). Bleasdale (1966a/b, 1967).  
 Farazdaghi and Harris (1968). Firbank and Watkinson (1985a/b).  
 Hall (1974). Holliday (1960a/b). Joliffe, Minjas and  
 Runeckless (1984). Spitters (1983a/b). Watkinson (1980,  
 1981), de Wit (1960), de Wit and van den Bergh (1965).

Een belangrijk criterium bij de beoordeling van modellen op hun bruikbaarheid is de nauwkeurigheid waarmee een model het biologische proces beschrijft (biologische validiteit). Voor de beschrijving van intraspecifieke interferentie (binnen de soort) houdt dit in, dat het model een betrouwbare weergave geeft van het proces van interferentie/concurrentie. Voor de beschrijving van interspecifieke interferentie (tussen soorten) komt daarbij dat het model intra- en interspecifieke interferentie gescheiden beschrijft.

Fresco et al. (1984) geven de volgende vergelijkingen om intra- en interspecifieke interferentie te kunnen beschrijven, uitgaande van een lineair verband tussen reciproke opbrengst en dichtheid:

monocultures

$$X = \text{Pot} \cdot N + \alpha \cdot X \cdot (N-1)$$

waarin  $X$  = totale opbrengst  
 $\text{Pot}$  = potentiële opbrengst  
 $N$  = plantdichtheid  
 $\alpha$  = intraspec. interferentie  
 coëfficiënt

mengcultures van 2 soorten

$$X_1 = \text{Pot} \cdot N_1 + \alpha \cdot X_1 \cdot (N_1 - 1) + \beta \cdot X_2$$

waarin  $X_1$  = opbrengst soort 1  
 $X_2$  = opbrengst soort 2  
 $\text{Pot}$  = potentiële opbrengst  
 $N_1$  = dichtheid soort 1  
 $\alpha$  = intraspec. interferentie  
 coëfficiënt  
 $\beta$  = interspec. interferentie  
 coëfficiënt

Een belangrijk verschil met andere modellen is, dat het model van Fresco et al. (1984) er vanuit gaat dat het effect van interferentie een functie is van biomassa en niet van dichtheid, zoals bij de modellen van Shinozaki en Kira (1956), Ogawa (1960), Spitters (1983) en Joliffe et al. (1984).

In het doctoraalverslag 'Negatieve interferentie in een concurrentie-experiment met drie soorten van de Lauwersmeer' van Quené (1985) wordt het model van Fresco et al. (1984) gebruikt voor het bepalen van de intra- en interspecifieke interferentie. In zijn experiment werd ook gekeken naar de veranderingen van de interferentie door begrazing (gesimuleerd door knippen) en door het op verschillende tijdstippen planten van twee soorten in een mengculture. Opvallend was het optreden van positieve interferentie. En wel bij de geknipte potten voor de eind oogst van de wortel bij Puccinellia en voor de eind oogst van de spruit en de wortel bij Agrostis. Deze positieve interferentie betekent dat in de monocultures de opbrengst per plant toeneemt met toenemende dichtheid. Met behulp van gekozen  $\alpha$ 's en de potentiële opbrengsten zijn de interspecifieke interferentie coëfficiënten ( $\beta$ ) voor mengcultures (2 soorten) uitgerekend. Ook voor de mengcultures werd positieve interferentie gevonden. Dit houdt in dat in de mengcultures de opbrengst van een soort hoger is dan verwacht kon worden op grond van de  $\alpha$ 's en de potentiële opbrengsten. Dit moet worden veroorzaakt door de andere soort.

Het optreden van positieve interferentie is in strijd met het uitgangspunt van het model van Shinozaki en Kira (1956) en van Fresco et al. (1984), namelijk het hyperbolische verband tussen opbrengst en plantdichtheid (verzadigingscurve).

Quené geeft twee mogelijke verklaringen voor het optreden van positieve interferentie, waarbij men er toch van uit mag gaan dat er een hyperbolisch verband tussen opbrengst en plantdichtheid bestaat:



1) Er is een derde concurrerende soort aanwezig. in dit geval een alg. Op het oppervlak van de potten vindt snel algengroei plaats. De biomassa van de algen hangt waarschijnlijk af van de hoeveelheid licht die op het potoppervlak valt. van de nutriëntenbeschikbaarheid en van de grootte van de planten.

2) Een stof, bijv. zout, die de groei van de planten kan beïnvloeden is in overmaat aanwezig. De stof is in overmaat aanwezig en wordt door de planten opgenomen. Als de dichtheid in de potten groter wordt of als er een andere soort bijgeplant wordt, die ook de stof opneemt, kan de concentratie in de bodem afnemen en kan de groei van de eerste soort worden gestimuleerd.

De mogelijkheid van het optreden van een dergelijk proces werd ook vermeld door Austin (1980) en door Fresco (1982).

Een derde mogelijke verklaring zou kunnen zijn:

3) Het scherp zand, dat niet werd gewassen met zoutzuur, kan stoffen bevatten die een afwijking van de verwachte "density-dependent growth" geven.

Naast Quené vond ook Smit (1985) positieve interferentie. In zijn experiment werd onder zoute omstandigheden (480 mM NaCl) in de monocultures positieve interferentie gevonden voor Puccinellia maritima met begrazing (gesimuleerd door knippen) t.o.v. Puccinellia zonder begrazing. Bij de mengcultures van Agrostis stolonifera en Aster tripolium werd, onder dezelfde zoute omstandigheden, voor beide soorten positieve interspecifieke interferentie gevonden voor de behandeling "met knippen". In de mengculture van Puccinellia en Aster werd onder dezelfde omstandigheden alleen voor Aster positieve interspec. interferentie gevonden.

Het doel van dit onderzoek is derhalve te onderzoeken of positieve interferentie, zowel intra- als interspecifieke, reproduceerbaar is. Dit zal worden onderzocht door planten bij verschillende NaCl concentraties te kweken. Daarbij zullen de mogelijke andere oorzaken als een derde concurrerende soort (alg) en een onbekende stof in het scherp zand worden uitgeschakeld.

### 3 Materiaal en methode.

#### 3.1 Selectie van plantensoorten.

Voordat er met de kasexperimenten werd begonnen, werd de kieming van zaden van verschillende plantensoorten getest. Ook werd de mogelijkheid onderzocht of er gebruik kon worden gemaakt van vegetatief materiaal.

Uit deze experimenten werden vier plantensoorten geselecteerd, die op grond van hun veronderstelde verschillen m.b.t. NaCl-tolerantie, het meest geschikt leken voor de competitie-experimenten. Deze plantensoorten waren:

<u>Chenopodium rubrum</u>	(zaad)	Lelystad	okt 1974
<u>Aster tripolium</u>	(zaad)	Schiermonnikoog	aug 1985
<u>Agrostis stolonifera</u>	(zaad)	Schiermonnikoog	aug 1980
<u>Agrostis stolonifera</u>	(veg.)	Lauwersmeergebied	aug 1984
<u>Puccinellia maritima</u>	(veg.)	Lauwersmeergebied	aug 1984

Voor elk van deze plantensoorten werd onderzocht wat een geschikte voorbehandeling was.

Voor de kieming van zaden werd gebruik gemaakt van Petri-schalen (doorsn. 16 cm), die gevuld waren met een mengsel van vermiculiet en een zand-potgrondmengsel(1:1) in en verhouding van 1:1 (volume-eenheid). Dit mengsel werd bevochtigd. Alle zaden werden 48 uur in een klimaatkast (12.00 uur donker, 12.00 uur licht) bij 5° C bewaard.

Daarna werd Chenopodium overgebracht naar een klimaatkast (12.00 uur donker, 12.00 uur licht) met een wisseltemperatuur 10° C in het donker en 20° C in het licht. Na 12 dagen werden de kiemplantjes naar de kas overgebracht.

Aster werd in een klimaatkast (12.00 uur donker, 12.00 uur licht) met een constante temperatuur van 20° C te kiemen gezet. Na 6 dagen was de kieming compleet en werden de kiemplantjes overgebracht naar de kas.

Agrostis werd te kiemen gezet in een klimaatkast (8.00 uur donker. 16.00 uur licht) met een wisseltemperatuur van 15° C in het donker en 25° C in het licht en na 6 dagen overgebracht naar de kas.

Het vegetatieve materiaal (Agrostis en Puccinellia) werd gestekt in een zand-potgrondmengsel(1:1) in de kas.

### 3.2 Kasexperimenten.

Voor de kasexperimenten werden plastic potten, doorsnede 18 cm, hoogte 18 cm en inhoud 3.9 liter, gebruikt. Hierin werden plastic zakken gedaan, waardoor geen voedingsoplossing uit de potten kon lopen. Elke pot met plastic zak werd met grind gevuld tot een gezamenlijk gewicht van 250 gr.. Dit grind was met een 10 % zoutzuur oplossing behandeld zodat er geen onbekende stoffen in de potten kwamen. De potten werden verder gevuld met scherp zand, dat ook met een 10 % zoutzuur oplossing was behandeld, tot het totaal gewicht per pot 5000 gr. was. De korrelgrootte van het scherp zand was kleiner dan 1 mm..

Om het vochniveau in de potten te kunnen reguleren werd het waterhoudendvermogen van deze potten bepaald, door aan 4 gevulde potten water toe te voegen tot het zand net verzadigd was. Van deze potten werd het gewicht bepaald. Daarna werden de plastic zakken in de potten lek gestoken en het water opgevangen. Dit uitlekken van de potten duurde 2 uur. Door het gewicht van het opgevangen water te bepalen kon ook de hoeveelheid in de potten achtergebleven water worden bepaald. Het gemiddelde waterhoudendvermogen was 971.5 gr. (=100 %).

### 3.3 Bepaling van een geschikte concentratie van de voedingsoplossing.

Om te bepalen bij welke concentratie van de voedingsoplossing de planten gedurende een experiment geen gebrek aan bepaalde nutriënten zouden ondervinden, werd een kasexperiment uitgevoerd met verschillende concentraties van een voedingsoplossing volgens Steiner (1961).

Steiner 1x

element	mg.l <sup>-1</sup>	reagentia
K	273	KNO <sub>3</sub> 3 mM
Ca	180	Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> 4.5 mM
Mg	48	K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 1.5 mM
S	112	KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> 1 mM
P	31	MgSO <sub>4</sub> 2 mM
N	168	0.1 ml Fe-rexerol (5 % Fe) l <sup>-1</sup>
Fe	5	0.1 ml sporenelementenopl. l <sup>-1</sup>
Mn	0.3	
B	0.25	
Mo	0.0175	
Zn	0.04	
Cu	0.0125	

De gebruikte concentratiereeks voedingsoplossingen was 16, 4, 1, 1/4, 1/16 x Steiner (1961). De pH van de oplossingen werd op 5.5 gebracht met een 1 N KOH oplossing.

Voor het experiment werden Aster en Chenopodium plantjes met een spruitlengte van ± 3 cm. gebruikt. Beide soorten werden in twee dichtheden geplant. Aster in 1 en 6 planten per pot. Chenopodium in 2 en 15 planten per pot.

Het gekozen vochniveau in de potten was 80 % (= 780 ml) van het waterhoudendvermogen. Dit werd zoveel mogelijk constant gehouden door om de dag water (gedemineraliseerd water) te geven. Hierbij werd gecorrigeerd voor de toename van de biomassa door groei.

De opstelling was één 'random block' op een tableau in de kas van Planten Oecologie. Het experiment werd in triplo uitgevoerd. Tijdens de proef werd de groei van de planten gevolgd aan de hand van spruitlengte, necrose en de verkleuring van bladeren. Ook werd de ideale duur voor de volgende experimenten, die was geschat op 6 weken, vastgesteld aan de hand van de groeisnelheid van de planten. Het experiment werd uitgevoerd van 11-6-86 tot 5-8-86.

Het resultaat van deze voorproef gaf aan, dat voor Chenopodium de concentratie 1x Steiner mogelijk te laag zou zijn. Daarentegen was de concentratie 4x Steiner duidelijk te hoog voor Aster. Daarom is voor de volgende experimenten gekozen voor het gebruik van een 2x Steiner oplossing.

### 3.4 Interferentie in monoculture.

Er werden voor dit experiment 4 plantensoorten gebruikt, namelijk Aster tripolium, Agrostis stolonifera, Puccinellia maritima en Chenopodium rubrum. Aster en Chenopodium werden opgekweekt uit zaden, die na kieming in de klimaatkast tien dagen in teilen met een zand-potgrondmengsel(1:1) in de kas gekweekt werden tot ze een spruitlengte hadden van  $\pm 3$  cm. Agrostis en Puccinellia werden verkregen door het stekken van 'tillers' van het aanwezige vegetatieve materiaal. De stekjes waren 2 à 2.5 cm groot en werden 14 dagen voor het starten van het experiment in teilen met een zand-potgrondmengsel(1:2) gedaan om te wortelen.

Er werden monocultures ingezet met drie dichtheden: 1: 5 en 10 planten per pot voor elke plantensoort. Deze werden ingezet over een zoutreeks met de concentraties 0, 1.5 en 3 % NaCl. De voedingsoplossing was een 2x Steiner (1961) oplossing.

Het vochniveau in de pot werd de eerste week na het inzetten op 90 % gehouden om te voorkomen dat er plantjes direct na het inzetten uitdroogden, daarna werd het niveau verlaagd tot 80 % van het waterhoudendvermogen van de pot. Er werd om de dag water (ged. water) gegeven, waarbij gecorrigeerd werd voor de biomassatoename als gevolg van groei. Dit werd bepaald door 1x per week het versgewicht van de planten bij verschillende dichtheden en NaCl concentraties te bepalen. Daarvoor waren er extra potten ingezet.

Het scherp zand werd na het planten afgedekt met een laag hydrofoob steenwol (20 gr.) om verdamping via dit oppervlak te beperken en algengroei tegen te gaan.

De opstelling stond in de 'dubbele kas' van Planten Oecologie, verdeeld in 3 'randomized blocks'. Het experiment werd in triplo uitgevoerd. Op 14 sept. 1986 werden alle potten met Agrostis ingezet, op 16 sept. alle potten met Puccinellia, op 18 sept. alle potten met Aster en op 20 sept. alle potten met Chenopodium. Zes weken na het inzetten werden de potten in volgorde van inzetten geoogst. Het plantenmateriaal werd minimaal 48 uur in een droogstoof bij 70° C gedroogd. Per pot werden de spruit-, wortel- en totaaldrooggewichten bepaald.

### 3.5 Interferentie in monoculture en mengculture van 2 soorten.

Op grond van de resultaten van het vorige experiment werden Aster tripolium en Agrostis stolonifera het meest geschikt geacht voor een experiment met als doel, zowel intra- als interspecifieke interferentie te bepalen. Tijdens de voorbereidingen van dit experiment was er geen vegetatief materiaal van Agrostis stolonifera meer aanwezig, zodat gebruik gemaakt is van zaad.

Na kieming in de klimaatkast werden de kiemplanten van Aster en Agrostis in de kas van Planten Oecologie gedurende 10 dagen opgekweekt in een zand-potgrondmengsel(1:1). Om bij het inzetten van het experiment kiemplanten van gelijke grootte te hebben, zijn de zaden in 2 series te kiemen gezet met een tussentijds verschil van 2 dagen.

Tabel 1. Plantdichtheden in de potten.

x = ingezette combinatie

		Aster				
		0	1	5	10	20
	0		x	x	x	x
	1	x	x		x	
Agrostis	5	x		x		x
	10	x	x		x	
	20	x		x		x

Voor de bepaling van de intraspecifieke interferentie zijn voor beide soorten monocultures ingezet met dichtheden 1, 5, 10 en 20 planten per pot (tabel 1). Voor de bepaling van de interspecifieke interferentie zijn mengcultures ingezet met verschillende combinaties van de dichtheden van de monocultures (tabel 1). De proefopzet kwam verder overeen met het vorige experiment.

Het inzetten van het experiment begon op 24-2-87 en duurde 4 dagen. Na zes weken werden de potten in volgorde van inzetten, gedurende 4 dagen, geoogst. Het plantenmateriaal werd minimaal 48 uur in een droogstoof bij 70° C gedroogd. Daarna werden de totale spruit-, wortel- en totaaldrooggewichten per pot bepaald. Het was echter niet mogelijk de wortels van de twee soorten van de mengculture te scheiden, met als gevolg dat er voor de mengculture geen worteldrooggewichten bepaald zijn.

### 3.6 Bepaling van de interferentie coëfficiënten.

Voor de bepaling van de  $\alpha$ 's en  $\beta$ 's zijn de totale spruit-, wortel- en totaaldrooggewichten per pot gebruikt. Daarbij werd elk drooggewicht dat kleiner was dan 25 % of groter was dan 250 % van het gemiddelde van de drooggewichten van de potten met corresponderende behandeling gezien als een afwijkend resultaat (uitbijter) en niet voor verdere berekeningen gebruikt. Voor de berekening van de  $\beta$ 's zijn de  $\alpha$ 's gebruikt die bij de monocultures van hetzelfde experiment berekend zijn. De opbrengstgegevens van de mengcultures met plantdichtheid 1 voor één van beide of voor beide soorten werden niet gebruikt, omdat deze een grote afwijking in  $\beta$ 's gaven in vergelijking met de andere opbrengstgegevens. De  $\beta$ 's zijn berekend met de formule voor mengcultures van twee soorten.

Per NaCl-concentratie en per soort werd voor elke set  $\alpha$ 's en  $\beta$ 's een gemiddelde en een 'standard error' bepaald volgens de Jackknife methode (Wonnacott and Wonnacott 1985). De op deze wijze berekende gemiddelden zijn betere schattingen voor het gemiddelde dan direct bepaalde gemiddelden. Daarnaast zijn ze ook nauwkeuriger (kleinere s.e.).

De wijze van berekenen van gemiddelde en s.e. volgens Jackknife gaat als volgt:

- Bereken het gemiddelde van alle waarnemingen (n).

Dit gemiddelde is  $X_{.111}$ .

- Bereken het gemiddelde van alle waarnemingen minus de 1<sup>e</sup>. Evenzo minus de 2<sup>e</sup> waarneming, minus de 3<sup>e</sup> waarneming, enz..

Deze gemiddelden zijn  $X_{-1}$ ,  $X_{-2}$ , .....  $X_{-n}$ .

- Bereken voor elke waarneming een nieuwe waarde volgens:

$$X_{(i)} = X_{.111} + (n - 1)(X_{.111} - X_{-i}) \quad \text{voor } i = 1, 2, \dots, n.$$

- Bereken voor deze nieuwe waarden het gemiddelde en de s.e..

Deze methode is ook gebruikt voor alle berekeningen van gemiddelden.

### 3.7 T-Test voor gemiddelde interferentie coëfficiënten per NaCl concentratie.

Voor de berekende  $\alpha$ 's en  $\beta$ 's van beide experimenten werd m.b.v. de T-Test bepaald of de gemiddelden per NaCl concentratie significant van elkaar verschilden. Dit werd per soort voor de gegevens voor spruit, wortel en totaal gedaan.

De test vergelijkt telkens twee groepen waarnemingen (interferentie coëfficiënten) van de drie groepen (NaCl concentraties) en berekent de kans dat de twee vergeleken groepen uit hetzelfde universum komen. Hieruit is te concluderen of de gemiddelde interferentie coëfficiënten significant van elkaar verschillen.

### 3.8 Variantie analyse.

Met de gegevens van de totale opbrengsten per pot werden de gemiddelde spruit-, wortel- en totaaldrooggewichten per plant berekend. De gegevens voor de gemiddelde opbrengsten voor de monocultures werden statistisch geanalyseerd om gegevens te verkrijgen over de eventuele significantie van elke afzonderlijke behandeling en hun interacties. De gegevens voor de gemiddelde opbrengsten voor de mengcultures konden niet geanalyseerd worden vanwege te weinig gegevens per 'case'. De analyse bestond uit een variantie analyse (two-way ANOVA), uitgevoerd m.b.v. het statistische software pakket BMDP.



### 3.9 Zoutgehalte in de planten.

Voor de monocultures met dichtheid 5, 10 en 20 planten per pot en voor de mengcultures met de verschillende combinaties van bovenstaande dichtheden is van de spruiten het  $\text{Cl}^-$  gehalte bepaald. Hiervoor werd het gedroogde materiaal van twee blokken gebruikt. Voor de monocultures werd deze bepaling ook voor de wortels gedaan.

Het materiaal werd 24 uur in een droogstoof bij  $70^\circ \text{C}$  gedroogd. Daarna werd het drooggewicht bepaald. het materiaal in potten gedaan en 20 ml  $\text{HNO}_3$  toegevoegd. Vervolgens werden de potten 16 uur te schudden gezet. M.b.v. een Chlorocounter werd het  $\text{Cl}^-$  gehalte bepaald.

### 3.10 Zoutverdeling in de potten.

Vijf weken na de start van het eerste experiment is uit drie potten met 3 *Agrostis* planten en een NaCl concentratie van 1.5 % m.b.v. een handguts een grondmonster gestoken. Deze grondmonsters zijn, naar diepte in de pot, verdeeld in vier lagen. Laag 1 is de bovenste laag van de pot, laag 4 de onderste en daartussen de lagen 2 en 3. De grondmonster zijn 24 uur bij  $70^\circ \text{C}$  in een droogstoof gedroogd. Daarna zijn ze na toevoegen van 50 ml aqua dest. minimaal 12 uur geschud. Van elk monster per laag is de  $\text{Cl}^-$  concentratie bepaald. Hieruit is het gemiddelde percentage  $\text{Cl}^-$  per laag berekend.

Bovenstaande handelingen zijn 36 uur na het water geven met drie andere potten van dezelfde samenstelling herhaald.

## 4 Resultaten

### 4.1 Concentratie van de voedingsoplossing.

Zowel Aster als Chenopodium groeiden slecht bij 16x Steiner. De planten werden roodgekleurd en veel planten gingen dood. Bij de twee laagste concentraties gingen bij beide soorten ook veel planten dood.

Bij 4x Steiner was de spruitlengte van Chenopodium het grootst (47.4 cm.). Het verschil in spruitlengte tussen de twee dichtheden was gering. Aster vertoonde bij deze concentratie een rode verkleuring aan de bladrand, de spruitlengte was gemiddeld 11.3 cm.. Bij 1x Steiner verkleurde Aster niet. De spruitlengte was 26.0 cm.. De spruitlengte van Chenopodium was bij deze concentratie lager dan bij 4x Steiner (36.4 cm.). Bij dichtheid 15 planten per pot waren van enkele planten de onderste bladeren dood.

Gezien de slechte groei van Aster bij 4x Steiner en de matige groei van Chenopodium bij 1x Steiner t.o.v. de groei bij 4x Steiner, is er voor de experimenten niet gekozen voor het gebruik van een 1x Steiner opl., maar voor een 2x Steiner opl..

### 4.2 Drooggewichtopbrengsten.

Voor Chenopodium werden geen drooggewichtopbrengsten bepaald, omdat door vraat van rupsen de planten te veel waren aangetast.

In tabel 2, 3 en 4 worden van resp. Agrostis stolonifera, Aster tripolium en Puccinellia maritima de gemiddelde spruit-, wortel- en totaaldrooggewichten per plant voor het eerste experiment weergegeven.

De drooggewichtopbrengst per plant van Agrostis (tabel 2) nam, behalve bij Agrostis wortel bij dichtheid 5 en 1.5 % NaCl, bij 0 en 1.5 % NaCl af bij toenemende dichtheid. Bij 3 % NaCl waren de opbrengsten bij dichtheid 5 en 10 telkens groter dan die bij dichtheid 1, de zogenaamde potentiële opbrengst.

Bij Aster. tabel 3. nam bij 0 % NaCl de opbrengst per plant ook af met toenemende dichtheid. Bij 1.5 en 3 % NaCl was bij dichtheid 5 in alle gevallen de opbrengst per plant groter dan de potentiële opbrengst. Met uitzondering van Aster spruit en totaal werden bij deze NaCl-concentraties bij dichtheid 10 lagere opbrengsten per plant gevonden dan bij dichtheid 1.

Bij Puccinellia werden voor spruit, wortel en totaal bij 3 % NaCl hogere opbrengsten per plant gevonden voor de dichtheden 5 en 10. De andere opbrengsten waren allen lager dan de potentiële opbrengst (tabel 4).

Tabel 2. Gemiddelde drooggewichtopbrengsten (g.) per plant en s.e. voor Agrostis stolonifera in monoculture van het 1<sup>o</sup> exp. gem ± s.e.: n = 3: \* n = 2: + - n = 1;

	NaCl conc.	dichtheid					
		1		5		10	
		gem.	s.e.	gem.	s.e.	gem.	s.e.
spruit	0 %	4.032	0.735	1.753	0.065	1.081	0.077
	1.5 %	0.343	0.010	0.262	0.029	0.245	0.015
	3 %	0.021	0.003	0.023	0.002	0.046	0.011
wortel	0 %	0.807	0.078	0.702	0.158	0.287	0.044
	1.5 %	0.107	0.011	0.111	0.022	0.083	0.004
	3 %	0.007	0.001	0.009	0.001	0.016	0.007
totaal	0 %	4.839	0.810	2.456	0.192	1.368	0.118
	1.5 %	0.450	0.022	0.372	0.048	0.327	0.019
	3 %	0.028	0.003	0.032	0.002	0.062	0.017

Tabel 3. Gemiddelde drooggewichtopbrengsten (g.) per plant en s.e. voor Aster tripolium in monoculture van het 1<sup>o</sup> exp. gem ± s.e.: n = 3: \* n = 2: - - n = 1;

	NaCl conc.	dichtheid					
		1		5		10	
		gem.	s.e.	gem.	s.e.	gem.	s.e.
spruit	0 %	0.911	0.214	0.496	0.086	0.404	0.033
	1.5 %	0.161	0.034*	0.332	0.085	0.292	0.025
	3 %	0.128	0.023	0.163	0.012	0.095	0.003
wortel	0 %	0.677	0.053*	0.377	0.052	0.256	0.050
	1.5 %	0.174	0.018	0.225	0.045	0.103	0.011
	3 %	0.058	0.008	0.077	0.011	0.029	0.000
totaal	0 %	1.801	0.059*	0.873	0.132	0.660	0.082
	1.5 %	0.332	0.065*	0.557	0.070	0.395	0.036
	3 %	0.186	0.030	0.239	0.021	0.123	0.003

Tabel 4. Gemiddelde drooggewichtopbrengsten (g.) per plant en s.e. voor Puccinellia maritima in monoculture van het 1\* exp. gem ± s.e.; n = 3; \* n = 2; - - n = 1;

	NaCl conc.	dichtheid					
		1		5		10	
		gem.	s.e.	gem.	s.e.	gem.	s.e.
spruit	0 %	1.781	0.232	1.110	0.015	0.746	0.015
	1.5 %	0.663	0.081	0.349	0.029	0.466	0.032
	3 %	0.011	0.005*	0.014	0.006*	0.018	0.005*
wortel	0 %	0.421	0.033*	0.470	0.055	0.389	0.071
	1.5 %	0.176	0.020	0.084	0.010	0.120	0.007
	3 %	0.033	0.008*	0.042	0.002	0.034	0.002
totaal	0 %	2.010	0.257*	1.580	0.068	1.135	0.071
	1.5 %	0.839	0.101	0.433	0.026	0.587	0.038
	3 %	0.041	- -	0.055	0.008*	0.052	0.003*

De gemiddelde spruit-, wortel- en totaaldrooggewichten per plant van de monocultures van Agrostis stolonifera en Aster tripolium van het tweede experiment worden weergegeven in resp. tabel 5 en tabel 6.

Bij Agrostis werden bij de hogere dichtheden weer hogere opbrengsten per plant t.o.v. de potentiële opbrengst gevonden bij 3 % NaCl (tabel 5). Alle andere opbrengsten waren lager dan de potentiële opbrengsten.

Bij Aster werden er alleen voor de wortelopbrengsten bij 1.5 % NaCl duidelijk hogere opbrengsten gevonden voor de hogere dichtheden (tabel 6). Bij 3 % NaCl werden voor Aster spruit en totaal bij dichtheden 10 en 20 hogere opbrengsten gevonden dan de potentiële opbrengsten.

Tabel 5. Gemiddelde drooggewichtopbrengsten (g.) per plant en s.e. voor Agrostis stolonifera in monoculture van het 2\* exp. gem ± s.e.; n = 3; \* n = 2; - - n = 1;

	NaCl conc.	dichtheid							
		1		5		10		20	
		gem.	s.e.	gem.	s.e.	gem.	s.e.	gem.	s.e.
spruit	0 %	1.570	0.159	0.936	0.057	0.656	0.026	0.455	0.014
	1.5 %	0.075	0.018	0.086	0.012	0.066	0.016	0.065	0.009
	3 %	0.016	0.006*	0.020	0.002	0.035	0.006	0.031	0.002
wortel	0 %	0.325	0.055	0.194	0.011	0.160	0.006	0.149	0.006
	1.5 %	0.056	0.015*	0.028	0.004	0.016	0.002	0.016	0.002
	3 %	0.007	0.002*	0.007	0.001	0.009	0.000	0.010	0.000
totaal	0 %	1.894	0.188	1.130	0.052	0.816	0.026	0.604	0.020
	1.5 %	0.148	0.026*	0.114	0.016	0.082	0.015	0.081	0.011
	3 %	0.023	0.008*	0.027	0.001	0.044	0.006	0.041	0.002

Tabel 6. Gemiddelde drooggewichtopbrengsten (g.) per plant en s.e. voor Aster tripolium in monoculture van het 2\* exp. gem ± s.e.: n = 3; \* n = 2; - - n = 1:

	NaCl conc.	dichtheid							
		1		5		10		20	
		gem.	s.e.	em.	s.e.	gem.	s.e.	gem.	s.e.
spruit	0 %	2.350	0.420	1.364	0.079	0.597	0.031	0.325	0.020
	1.5 %	0.527	0.105*	0.395	0.030	0.354	0.019	0.261	0.011
	3 %	0.101	0.011*	0.067	0.012	0.104	0.035	0.115	0.011
wortel	0 %	0.741	0.182	0.642	0.052	0.312	0.008	0.160	0.017
	1.5 %	0.086	0.028*	0.154	0.014	0.139	0.009	0.114	0.032
	3 %	0.047	0.014*	0.017	0.005	0.033	0.010	0.034	0.003
totaal	0 %	3.091	0.598	2.007	0.125	0.909	0.039	0.486	0.037
	1.5 %	0.537	- -	0.549	0.044	0.493	0.024	0.375	0.093
	3 %	0.148	0.003*	0.083	0.017	0.137	0.045	0.149	0.014

De gemiddelde drooggewichtopbrengsten per plant voor spruit voor de mengcultures zijn weergegeven in tabel 7 en 8. resp. voor Agrostis stolonifera en Aster tripolium.

Bij 0 % NaCl waren alle opbrengsten voor beide soorten lager dan de overeenkomstige potentiële opbrengsten. Bij 1.5 % NaCl werden enkele hogere opbrengsten per plant gevonden voor Agrostis. terwijl voor Aster géén enkele opbrengst hoger was dan de overeenkomstige potentiële opbrengst. Bij 3 % NaCl waren alle opbrengsten voor Agrostis hoger dan of ongeveer gelijk aan de potentiële opbrengst. Voor Aster werden enkele hogere opbrengsten gevonden.

Tabel 7. Gemiddelde spruitdrooggewichtopbrengsten (g.) per plant en s.e. voor Agrostis stolonifera in mengculture. gem ± s.e.; n = 3; \* n = 2; - - n = 1;

dichtheid	0 % NaCl		1.5 % NaCl		3 % NaCl	
	gem.	s.e.	gem.	s.e.	gem.	s.e.
Ag x As						
1 x 0	1.570	0.159	0.075	0.018	0.016	0.006
1 x 1	1.348	0.301	0.068	- -	0.028	0.007*
1 x 10	0.492	0.075	0.078	0.013	0.028	0.001
5 x 5	0.443	0.024	0.133	0.002	0.025	0.002
5 x 20	0.312	0.002	0.048	0.003	0.024	0.004
10 x 1	0.767	0.049	0.158	0.006	0.036	0.004
10 x 10	0.394	0.014*	0.056	0.001	0.026	0.002
20 x 5	0.307	0.025	0.081	0.003	0.015	0.004
20 x 20	0.250	0.021*	0.038	0.002	0.036	- -

Tabel 8. Gemiddelde spruitdrooggewichtopbrengsten (g.) per plant en s.e. voor Aster tripolium in mengculture. gem ± s.e.: n = 3; \* n = 2; - - n = 1:

dichtheid As x Ag	0 % NaCl		1.5 % NaCl		3 % NaCl	
	gem.	s.e.	gem.	s.e.	gem.	s.e.
1 x 0	2.350	0.420	0.527	0.105	0.101	0.011
1 x 1	1.604	0.213	0.203	- -	0.134	0.023*
1 x 10	1.083	0.095	0.453	0.136	0.152	0.004*
5 x 5	0.905	0.060	0.564	0.054	0.079	0.015
5 x 20	0.553	0.015	0.348	0.049	0.084	0.027
10 x 1	0.757	0.060	0.263	0.037	0.125	0.009
10 x 10	0.404	0.064*	0.248	0.039	0.081	0.014
20 x 5	0.408	0.018	0.235	0.026	0.074	0.004
20 x 20	0.261	0.017*	0.287	0.023	0.131	- -

Uit deze resultaten van de opbrengsten per plant blijkt dat er mogelijk in monocultures van Agrostis en Puccinellia groeistimulatie is opgetreden bij 3 % NaCl en bij toenemende dichtheid (positieve interferentie). Bij Aster is er mogelijk positieve interferentie opgetreden bij 1.5 % NaCl.

De resultaten van de mengcultures geven aan dat er mogelijk positieve interferentie is opgetreden bij Agrostis en Aster.

#### 4.3 Interferentie coëfficiënten.

De berekende interferentie coëfficiënten van beide experimenten staan vermeld in tabel 9 en 10.

Positieve  $\alpha$ 's werden vooral gevonden bij 3 % NaCl. Behalve bij Aster wortel (2<sup>o</sup> exp.) en Puccinellia wortel, werden de  $\alpha$ 's telkens groter met toenemende NaCl concentratie.

Bij de  $\beta$ 's werden positieve waarden gevonden voor Aster (tabel 10b). Ook bij de mengcultures was er een verschil tussen de coëfficiënten gevonden voor 0 % NaCl en voor 1.5 en 3 % NaCl.

Tabel 9. Interferentie coëfficiënten voor de monocultures (eerste experiment).

gem. ± s.e.:

	NaCl conc.	intraspec. interferentie coëff. ( $\alpha$ )					
		spruit		wortel		totaal	
		gem.	s.e.	gem.	s.e.	gem.	s.e.
Agrostis	0 %	-0.312	0.051	-0.130	0.038	-0.258	0.029
	1.5 %	-0.065	0.016	-0.026	0.033	-0.052	0.018
	3 %	+0.042	0.011	+0.052	0.012	+0.045	0.008
Aster	0 %	-0.174	0.041	-0.203	0.071	-0.213	0.034
	1.5 %	+0.062	0.036	-0.023	0.038	+0.052	0.031
	3 %	+0.006	0.028	-0.030	0.043	-0.002	0.031
Puccinellia	0 %	-0.153	0.029	+0.021	0.013	-0.134	0.044
	1.5 %	-0.137	0.049	-0.179	0.081	-0.142	0.052
	3 %	+0.058	0.010	+0.028	0.028	+0.059	0.028

Tabel 10. Interferentie coëfficiënten voor de monocultures en mengcultures (tweede experiment).

gem. ± s.e.:

a) monocultures.

	NaCl conc.	intraspec. interferentie coëff. ( $\alpha$ )					
		spruit		wortel		totaal	
		gem.	s.e.	gem.	s.e.	gem.	s.e.
Agrostis	0 %	-0.153	0.021	-0.116	0.028	-0.144	0.019
	1.5 %	+0.003	0.015	-0.212	0.041	-0.056	0.028
	3 %	+0.047	0.015	+0.040	0.018	+0.038	0.019
Aster	0 %	-0.280	0.046	-0.129	0.041	-0.230	0.044
	1.5 %	-0.070	0.015	+0.040	0.028	-0.038	0.027
	3 %	-0.045	0.046	-0.170	0.083	-0.072	0.050

b) mengcultures.

	NaCl conc.	interspec. interferentie coëff. ( $\beta$ ) spruit	
		gem.	s.e.
		Agrostis x Aster	0 %
1.5 %	-0.029		0.023
3 %	-0.185		0.110
Aster x Agrostis	0 %	-0.529	0.660
	1.5 %	+0.941	1.109
	3 %	+1.708	0.862

#### 4.4 T-Test voor gemiddelde interferentie coëfficiënten per NaCl concentratie.

In de tabellen 11, 12 en 13 zijn de resultaten weergegeven van de T-Tests voor de gemiddelde  $\alpha$ 's van de monocultures van het eerste experiment. De resultaten van de T-Tests voor de gemiddelde  $\alpha$ 's en  $\beta$ 's van de mono- en mengcultures van het tweede experiment zijn weergegeven in resp. tabel 14, 15 en 16.

Voor Agrostis en Aster werden er significante verschillen gevonden tussen de gemiddelde  $\alpha$ 's voor 0 % NaCl en voor 1.5 en 3 % NaCl, behalve voor Aster wortel van het tweede experiment (tabel 15). Voor Puccinellia spruit werd geen significant verschil gevonden tussen 0 % en 1.5 % NaCl en voor Puccinellia wortel geen tussen 0 % en 3 % NaCl (tabel 13). Voor Puccinellia totaal werd zowel tussen 0 % en 1.5 % NaCl als tussen 0 % en 3 % NaCl geen significant verschil gevonden voor de gemiddelde  $\alpha$ 's per NaCl concentratie.

Voor de gemiddelde  $\beta$ 's per NaCl concentratie werden alleen significant verschillen gevonden voor Agrostis, en wel alleen tussen 0 % en 1.5 % NaCl en tussen 0 en 3 % NaCl (tabel 16).

Tabel 11. T-Test voor gemiddelde  $\alpha$ 's per NaCl concentratie voor Agrostis stolonifera (exp. 1).

\*  $P \leq 0.05$ ; \*\*  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*  $P \leq 0.001$ ; NS not significant.

NaCl conc.	spruit probability	wortel probability	totaal probability
0 % - 1.5 %	0.0001 ***	0.0265 *	0.0000 ***
0 % - 3 %	0.0000 ***	0.0006 ***	0.0000 ***
1.5 % - 3 %	0.0306 *	0.0860 NS	0.0038 **

Tabel 12. T-Test voor gemiddelde  $\alpha$ 's per NaCl concentratie voor Aster tripolium (exp. 1).

\*  $P \leq 0.05$ ; \*\*  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*  $P \leq 0.001$ ; NS not significant.

NaCl conc.	spruit probability	wortel probability	totaal probability
0 % - 1.5 %	0.0007 ***	0.0255 *	0.0002 ***
0 % - 3 %	0.0024 **	0.0309 *	0.0007 ***
1.5 % - 3 %	0.3100 NS	0.9099 NS	0.2562 NS



Tabel 13. T-Test voor gemiddelde  $\alpha$ 's per NaCl concentratie voor Puccinellia maritima (exp. 1).

\*  $P \leq 0.05$ ; \*\*  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*  $P \leq 0.001$ ; NS not significant.

NaCl conc.	spruit probability	wortel probability	totaal probability
0 % - 1.5 %	0.7488 NS	0.0459 *	0.2632 NS
0 % - 3 %	0.0023 **	0.9426 NS	0.1727 NS
1.5 % - 3 %	0.0040 **	0.0398 *	0.0331 *

Tabel 14. T-Test voor gemiddelde  $\alpha$ 's per NaCl concentratie voor Agrostis stolonifera (exp. 2).

\*  $P \leq 0.05$ ; \*\*  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*  $P \leq 0.001$ ; NS not significant.

NaCl conc.	spruit probability	wortel probability	totaal probability
0 % - 1.5 %	0.0000 ***	0.0360 *	0.0020 **
0 % - 3 %	0.0000 ***	0.0019 **	0.0000 ***
1.5 % - 3 %	0.1171 NS	0.0000 ***	0.0024 **

Tabel 15. T-Test voor gemiddelde  $\alpha$ 's per NaCl concentratie voor Aster tripolium (exp. 2).

\*  $P \leq 0.05$ ; \*\*  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*  $P \leq 0.001$ ; NS not significant.

NaCl conc.	spruit probability	wortel probability	totaal probability
0 % - 1.5 %	0.0022 **	0.0340 *	0.0315 *
0 % - 3 %	0.0009 ***	0.5834 NS	0.0262 *
1.5 % - 3 %	0.7053 NS	0.0179 *	0.6961 NS

Tabel 16. T-Test voor gemiddelde  $\beta$ 's per NaCl concentratie voor Agrostis stolonifera en Aster tripolium (exp. 2):

\*  $P \leq 0.05$ ; \*\*  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*  $P \leq 0.001$ ; NS not significant.

NaCl conc.	Agrostis spruit probability	Aster spruit probability
0 % - 1.5 %	0.0000 ***	0.2626 NS
0 % - 3 %	0.0000 ***	0.1027 NS
1.5 % - 3 %	0.4940 NS	0.5562 NS

#### 4.5 Variantie-analyse naar significantie van effecten van de verschillende behandelingen.

De resultaten van de variantie-analyse (two-way ANOVA) van de drooggewichtopbrengsten per plant van de monocultures zijn weergegeven in tabel 17, 18 en 19 voor het eerste experiment en in tabel 20 en 21 voor het tweede experiment.

Er werd geen significant effect van de proefopstelling ("3 randomized blocks") gevonden. Het effect van de NaCl concentratie was, behalve bij Puccinellia totaal en Aster totaal van het tweede experiment, altijd significant. De dichtheid had bij Puccinellia wortel en totaal en bij Aster spruit in het eerste experiment en Aster totaal in het tweede experiment geen significant effect.

In enkele gevallen werd er geen significant effect van de interactie tussen NaCl concentratie en dichtheid gevonden. O.a. in het eerste experiment bij Aster spruit (Tail prob. 0.0573). Zo ook bij Puccinellia wortel (Tail prob. 0.2652) en Puccinellia totaal (Tail prob. 0.2970). In het tweede experiment werd wel een significant effect gevonden bij Aster spruit, echter niet bij Aster wortel (Tail prob. 0.0552) en Aster totaal (Tail prob. 0.1342).

Hoewel er voor bovenstaande gevallen geen significantie werd gevonden voor het effect van de interactie tussen NaCl concentratie en dichtheid, kan voor Aster worden aangenomen dat genoemde interactie wel een effect had op de opbrengsten. Dit gezien de "Tail probabilities" en het verschil in resultaten van beide experimenten. Dat dit niet in de variantie-analyse tot uiting kwam, is mogelijk het gevolg van het geringe aantal herhalingen (triplo) waarin de experimenten werden uitgevoerd.

Het optreden van de interactie tussen het effect van NaCl concentratie en het effect van dichtheid als verklaring van het optreden van negatieve intraspecifieke interferentie coëfficiënten is zeer aannemelijk.

Tabel 17.

ANOVA-tabel: Agrostis stolonifera.

\*  $P \leq 0.05$ : \*\*  $P \leq 0.01$ : \*\*\*  $P \leq 0.001$ ; NS not significant.

a. spruit.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	13.76989	***
Blok	2	0.21909	NS
Dichtheid	2	2.51755	**
D x N	4	2.32509	**
D x B	4	0.17168	NS

b. wortel.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	0.90318	**
Blok	2	0.02219	NS
Dichtheid	2	0.08120	***
D x N	4	0.07336	***
D x B	4	0.00228	NS

c. totaal.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	21.76415	**
Blok	2	0.31853	NS
Dichtheid	2	3.33489	***
D x N	4	3.06749	***
D x B	4	0.16485	NS

Tabel 18.

ANOVA-tabel: *Aster tripolium*.\*  $P \leq 0.05$ ; \*\*  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*  $P \leq 0.001$ ; NS not significant.

a. spruit.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	0.52452	*
Blok	2	0.03023	NS
Dichtheid	2	0.04481	NS
D x N	4	0.07518	NS
D x B	4	0.02005	NS

b. wortel.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	0.25559	***
Blok	2	0.00165	NS
Dichtheid	2	0.05971	**
D x N	4	0.02632	**
D x B	4	0.00312	NS

c. totaal

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	1.47266	**
Blok	2	0.00020	NS
Dichtheid	2	0.25103	**
D x N	4	0.19961	**
D x B	4	0.00886	NS

Tabel 19.

ANOVA-tabel: Puccinellia maritima.

\*  $P \leq 0.05$ : \*\*  $P \leq 0.01$ : \*\*\*  $P \leq 0.001$ : NS not significant.

a. spruit.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	2.63279	**
Blok	2	0.00640	NS
Dichtheid	2	0.29528	*
D x N	4	0.22442	*
D x B	4	0.01404	NS

b. wortel.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	0.29289	**
Blok	2	0.00065	NS
Dichtheid	2	0.00034	NS
D x N	4	0.00486	NS
D x B	4	0.00200	NS

c. totaal.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	2.61256	NS
Blok	2	0.02436	NS
Dichtheid	2	0.07014	NS
D x N	4	0.08896	NS
D x B	4	0.00983	NS

Tabel 20.

ANOVA-tabel: Agrostis stolonifera.\*  $P \leq 0.05$ : \*\*  $P \leq 0.01$ : \*\*\*  $P \leq 0.001$ : NS not significant.

a. spruit.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	2.64936	***
Blok	2	0.00284	NS
Dichtheid	3	0.17179	***
D x N	6	0.22350	***
D x B	6	0.01126	NS

b. wortel.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	0.11925	**
Blok	2	0.00129	NS
Dichtheid	3	0.00633	*
D x N	6	0.00466	*
D x B	6	0.00103	NS

c. totaal.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	3.63702	**
Blok	2	0.00486	NS
Dichtheid	3	0.21623	**
D x N	6	0.27387	**
D x B	6	0.01339	NS

Tabel 21.

ANOVA-tabel: Aster tripolium.\*  $P \leq 0.05$ : \*\*  $P \leq 0.01$ : \*\*\*  $P \leq 0.001$ : NS not significant.

a. spruit.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	2.98083	*
Blok	2	0.10587	NS
Dichtheid	3	0.68011	**
D x N	6	0.64561	**
D x B	6	0.07265	NS

b. wortel.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	0.50093	*
Blok	2	0.01545	NS
Dichtheid	3	0.06524	**
D x N	6	0.05611	NS
D x B	6	0.01148	NS

c. totaal.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean square	Probability
NaCl conc.	2	5.79425	NS
Blok	2	0.20185	NS
dichtheid	3	0.71104	NS
D x N	6	0.97979	NS
D x B	6	0.14116	NS

## 4.6 Zout in de planten.

Zowel bij 1.5 als 3 % NaCl nam Aster beduidend meer  $\text{Cl}^-$  op dan Agrostis (zie tabel 22). Dit was zowel bij spruit als wortel voor het relatieve gehalte het geval als voor het totale gehalte in spruiten bij de mengcultures.

Of het  $\text{Cl}^-$  gehalte tussen spruit en wortel verschilde, komt niet duidelijk uit de resultaten naar voren. Het is zeer waarschijnlijk dat er bij het spoelen van de wortels tijdens de oogst ionen uitspoelen. Een aanwijzing hiervoor zijn de grote 'standard errors' bij de wortels.

Tabel 22.

a) Cl<sup>-</sup> gehalte in de planten.

gem. ± s.e.:

	NaCl conc.	Cl <sup>-</sup> gehalte (m.eq./kg gewas)			
		spruit		wortel	
		gemiddeld	s.e.	gemiddeld	s.e.
<u>Agrostis</u>	1.5 %	709.40	26.92	952.04	528.06
	3 %	762.17	39.97	508.96	125.22
<u>Aster</u>	1.5 %	2642.51	106.05	1733.92	208.79
	3 %	2806.10	140.59	2122.30	223.71

b) Totaal gehalte Cl in de spruiten van de planten in mengcultures.

	NaCl conc.	Cl gehalte in spruiten (g.)
<u>Agrostis</u>	1.5 %	0.29
	3 %	0.08
<u>Aster</u>	1.5 %	4.92
	3 %	1.19

## 4.7 Zout in de potten.

In tabel 23 is te zien dat drie uur na het water geven het meeste zout zich in de onderste helft van de potten had verdeeld. Na anderhalve dag was het zout iets meer naar de bodem gezakt. Het zout werd niet naar het oppervlak getransporteerd door water dat via het oppervlak verdampte. De wortelgroei van de planten bereikte in de meeste potten wel de bodem, zodat er vanuit mag worden gegaan dat gedurende het experiment alle planten zoutstress hebben ondervonden.

Tabel 23.

Zout-verdeling in de potten.

Laag	Percentage Cl <sup>-</sup>	Percentage Cl <sup>-</sup>
	na 3 uur.	na 36 uur.
1 (boven)	0	0
2	16.3	8.2
3	41.5	34.1
4 (onder)	42.2	57.8



## 5 Discussie.

De meeste tot nu toe voorgestelde modellen om interferentie te beschrijven gaan uit van een "density-dependent growth". M.a.w. bij toenemende dichtheid nadert de totale opbrengst asymptotisch tot de maximale opbrengst per oppervlakte-eenheid (verzadigings-curve). Hieruit is een lineair verband tussen reciproke opbrengst per plant en dichtheid af te leiden (zie Inleiding).

Het optreden van positieve interferentie, zoals dat bij Smit (1985) en Quené (1985) het geval was, betekent dat in deze experimenten niet aan het uitgangspunt van het door hen gebruikte model van Fresco et al. (1984), namelijk "density-dependent growth", werd voldaan. Bij beide experimenten waren echter de (potentiele) opbrengsten vrij laag. En ook trad er bij beide experimenten algengroei in de potten op. Deze factoren kunnen grote invloed hebben gehad op de uitkomst van de berekende interferentie coëfficiënten. Er kan dus ook niet zonder meer geconcludeerd worden dat hier sprake is geweest van een afwijking van de verwachte "density-dependent growth".

Een andere verklaring voor het optreden van positieve interferentie kan zijn de aanwezigheid van een toxische stof in de pot (Quené 1985). De mogelijkheid dat een effect van interactie tussen twee factoren als "concentratie van een toxische stof" en "dichtheid" de interferentie binnen en tussen soorten positief kan beïnvloeden werd reeds vermeld door Austin (1980) en Fresco (1982).

Bij de experimenten "Interferentie bij monoculture" en "Interferentie bij monoculture en mengculture van 2 soorten", die in dit verslag zijn beschreven, waren de potentiele opbrengsten niet uitzonderlijk laag (tabellen 2 t/m 6). Algengroei werd voorkomen door een laag hydrofoob steenwol op het zandoppervlak aan te brengen.

De resultaten van de variantie-analyse voor de monocultures geven aan dat, behalve bij Puccinellia maritima, er telkens interactie tussen het effect van dichtheid en NaCl concentratie optrad (tabellen 17 t/m 21). Dit verklaart mogelijk de toename van de  $\alpha$ 's bij toenemende NaCl concentratie (tabellen 9 en 10). Dat niet in alle gevallen bij 3 % NaCl een hogere  $\alpha$  werd gevonden dan bij 1.5 % kan ook worden verklaard als wordt aangenomen dat het negatieve effect van de hogere NaCl concentratie het positieve effect van de interactie tussen dichtheid en NaCl concentratie overschaduwde.

Het is mogelijk dat bij de mengcultures de interactie tussen dichtheid en NaCl concentratie een toename van de  $\beta$ 's tot gevolg had. De  $\beta$ 's voor Agrostis bij 0 % NaCl en 1.5 en 3 % NaCl waren significant verschillend (tabel 16). Gezien het verschil in Cl-opname tussen Aster en Agrostis (tabel 22) is het aannemelijk dat Agrostis onder zoute omstandigheden voordeel ondervond van de aanwezigheid van Aster. Door de aanwezigheid van Aster zou de NaCl concentratie in de pot afnemen, zodat Agrostis minder zoutstress ondervond. Door het geringe aantal herhalingen (triplo) was dit echter niet te toetsen. Een betrouwbare uitspraak over de oorzaak van het gevonden verband bij Agrostis tussen NaCl concentratie en de  $\beta$ 's is daarom niet te geven.

Om welke reden bij Puccinellia maritima geen eenduidige aanwijzingen omtrent een verband tussen de  $\alpha$ 's en de NaCl concentratie werden gevonden is niet duidelijk.

Ook de resultaten van Aster tripolium waren soms niet consistent. Dit kan het gevolg zijn van de groeiwijze van Aster. Het is ook mogelijk dat Aster meer last had van parasieten, zoals witte vlieg, dan de andere soorten. Er werden namelijk meermalen aangestaste bladeren aangetroffen. De parasieten werden wel bestreden, maar ze zijn eigenlijk niet volledig uit te roeien.

Ondanks enkele afwijkende resultaten kan worden geconcludeerd dat de interactie tussen dichtheid en NaCl concentratie de interferentie binnen de soort kan beïnvloeden. Het is zeer waarschijnlijk dat ook de interferentie tussen soorten door deze interactie kan worden beïnvloed. Deze invloed, de toename van de interferentie coëfficiënten bij toenemende dichtheid, kan bij sommige soorten leiden tot het optreden van positieve interferentie. Het optreden van positieve interferentie is in zo'n geval niet in tegenspraak met de aanname van een "density-dependent growth".

Dat positieve interferentie vaker voorkomt blijkt wel uit de literatuur. Austin en Austin (1980) vonden binnen een bepaald traject van de concentratie-reeks van de voedingsoplossing voor Lolium perenne een hogere totale opbrengst bij dichtheid 10 dan bij dichtheid 100 planten per pot. Zij verklaarden dit met het bestaan van een complexe interactie tussen opbrengst, dichtheid, competitie en nutriënteniveau.

Suehiro and Ogawa (1980) vonden echter geen positieve interferentie. In hun experiment werd het competitieve vermogen van Atriplex gmelini en Chenopodium album bepaald in zowel mono- als mengcultures en onder verschillende zoute (zeewater) omstandigheden. Bij de monocultures werd géén toename van het gemiddelde plantgewicht bij toenemende zoutconcentratie gevonden. Zij vonden de trend dat in mengcultures bij hogere concentratie zeewater de groeiremming van beide soorten door Chenopodium verminderde ten opzichte van de groeiremming door Atriplex. Met andere woorden Atriplex werd dominantier bij hogere zeewater concentraties. Opvallend is echter dat bij de laagste zeewater concentratie de totale opbrengst van de mengcultures iets groter was dan de som van de opbrengsten van beide soorten in monocultures en dat er een optimum mengratio was. Mogelijk is hier toch ook sprake van positieve interferentie. De resultaten van Suehiro en Ogawa zijn echter niet met de resultaten van dit verslag te vergelijken, omdat zij veel grotere plantdichtheden gebruikten en zeewater i.p.v. NaCl.

## 6 Conclusies.

- In monoculture bleek positieve interferentie reproduceerbaar. Het mogelijke optreden van positieve interferentie is echter afhankelijk van de plantensoort.
- De resultaten van de mengcultures gaven aan dat positieve interferentie voor mengcultures in deze proefopstelling niet reproduceerbaar is. De trend die bij de monocultures werd waargenomen, de toenemende interferentie coëfficiënt bij toenemende NaCl concentratie, werd echter ook bij de mengcultures gevonden.
- Als gevolg van het geringe aantal herhalingen (triplo) zijn de resultaten in enkele gevallen niet eenduidig.
- De interactie tussen het effect van dichtheid en NaCl concentratie is een goede verklaring voor het optreden van positieve interferentie. Hieruit volgt dat het optreden van positieve interferentie niet hoeft te impliceren dat er geen hyperbolisch verband is tussen opbrengst en dichtheid.
- Concurrentie of interferentie is het totaal van verschillende processen, die elk afzonderlijk weer van verschillende factoren afhankelijk zijn. Bij het ontwerpen van concurrentie-experimenten dient hiermee rekening te worden gehouden.

## 7 Suggesties voor verder onderzoek.

Een belangrijke tekortkoming van beide experimenten, in dit verslag beschreven, is het geringe aantal herhalingen. Dit heeft misschien tot gevolg gehad dat de relatie tussen NaCl concentratie en interferentie coëfficiënt, die bij Agrostis wel werd gevonden, bij Puccinellia en Aster (in mengcultures) niet werd waargenomen. Daarnaast kan de bepaling van de potentiële opbrengst, die van belang is voor de berekening van de interferentie coëfficiënten, nauwkeuriger gedaan worden als het aantal herhalingen wordt vergroot. Het aantal herhalingen van 10 voor dichtheid 1 plant per pot en 5 voor hogere plantdichtheden lijken het meest geschikt.

De opname en opslag van NaCl is via de groei een aan tijd gerelateerd proces. De gekozen groeiperiode (6 weken) is dus van invloed op de uitkomst van het experiment. Het variëren van de groeiperiode kan misschien interessante gegevens opleveren.

Naast zout zijn er waarschijnlijk meer stressfactoren waarbij hetzelfde fenomeen waargenomen kan worden. Verder onderzoek naar dit fenomeen bij andere stressfactoren en de gevolgen voor 'designs' van concurrentie-experimenten is zeer gewenst.

8 Geraadpleegde literatuur.

- Antonovics, J. and Levin, D.A. 1980.  
The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants.  
Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 411 - 452.
- Ashraf, M., McNeilly, T. and Bradshaw, A.D. 1986.  
Tolerance of Holcus lanatus and Agrostis stolonifera to sodium chloride in soil solution and saline spray.  
Plant and Soil 96: 77 - 84.
- Ashraf, M., McNeilly, T. and Bradshaw, A.D. 1986.  
The response of selected salt-tolerant and normal lines of four grass species to NaCl in sand culture.  
New Phytol. 104: 453 - 461.
- Austin, M.P. 1982.  
Use of a relative physiological performance value in the prediction of performance in multispecies mixtures from monocultures performance.  
J. Ecol. 70: 559 - 570.
- Austin, M.P. and Austin, B.O. 1980.  
Behaviour of experimental plant communities along a nutrient gradient.  
J. Ecol. 68: 891 - 918.
- Austin, M.P., Groves, R.H., Fresco, L.F.M. and Kaye P.E. 1985.  
Relative growth of six thistle species along a nutrient gradient with multispecies competition.  
J. Ecol. 73: 667 - 684.
- Beumer, K. and de Wit, C.T. 1968.  
Competitive interference of plant species in monocultures and mixed stands.  
Neth. J. Agric. Sci. 16: 103 - 122.
- Bleasdale, J.K.A. and Nelder, J.A. 1960.  
Plant population and crop yield.  
Nature 188: 342.
- Connolly, J. 1986.  
On difficulties with replacement-series methodology in mixture experiments.  
J. Appl. Ec. 23: 125 - 137.
- Connolly, J. 1987.  
On the use of response models in mixture experiments.  
Oecologia 72: 95 - 103.
- Diggle, P.J. 1976.  
A spatial stochastic model of inter-plant competition.  
J. Appl. Probab. 13: 662 - 671.
- Dixon, W.J. 1985.  
BMDP Statistical Software Manuel.  
Univ. of California Press, Berkeley.
- van Donk, R. en Visser, H. 1983.  
De werking van de response analyse en het dynamisch groeimodel, toegepast op vegetatiepatronen in de Lauwerszeepolder.  
Doctoraal verslag, Planten Oecologie, R.U.G..
- Firbank, L.G. and Watkinson, A.R. 1985.  
A model of interference within plant monocultures.  
J. Theor. Biol. 116: 291 - 311.

- Firbank, L.G. and Watkinson, A.R. 1985.  
On the analysis of competition within two-species mixtures of plants.  
J. Appl. Ecol. 22: 503 - 517.
- Fresco, L.F.M. 1982.  
An analysis of species response curves and of competition from field data: Some results from heath vegetation.  
Vegetatio 48: 175 - 185.
- Fresco, L.F.M., Nicholls, A.O., Austin, M.P., Groves, R. and Kaye, P.E. 1984.  
Yield-density relationships as a basis for the interpretation of mixed growth experiments, using an additive experiment with Sylibum marianum and Cirsium vulgare.  
Voortgangverslag, Planten Oecologie, R.U.G..
- Ford, E.D. 1975.  
Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures.  
J. Ecol. 63: 331 - 333.
- Gomatam, J. and MacDonald, N. 1975.  
Time delays and stability of two competing species.  
Math. Biosc. 24: 247 - 255.
- Hall, R.L. 1974.  
Analysis of the nature of interference between plants of different species. I Concepts and extension of the de Wit analysis to examine effects.  
Aust. J. Agric. Res. 25: 739 - 747.
- Holliday, R. 1960.  
Plant population and crop yield: part I.  
Field Crop Abstracts 13: 159 - 167.
- Holliday, R. 1960.  
Plant population and crop yield: part II.  
Field Crop Abstracts 13: 247 - 254.
- Hozumi, K. 1973.  
Interaction among higher plants.  
Handbook of Ecology 10. Kyoritsu Shuppan, Tokyo.
- Inouye, R.S. and Schaffner, W.M. 1981.  
On the ecological meaning of ratio (de Wit) diagrams in plant ecology.  
Ecology 62: 1679 - 1681.
- Jolliffe, P.A., Minjas, A.N. and Runeckles, V.C. 1984.  
A reinterpretation of yield relationships in replacement series experiments.  
J. Appl. Ecol. 21: 227 - 243.
- Kinzel, H. 1982.  
Planzenökologie und Mineralstoffwechsel.  
Ulmer, Stuttgart.
- Kruskal, W.H. and Tanur, J.M. 1978.  
International Encyclopedia of Statistics.  
The Free Press, New York.
- Little, T.M. and Hills, F.J. 1978.  
Agricultural Experimentation Design and Analysis.  
John Wiley and Sons, New York.
- Loonen, M.J.J.E. en Moesker, T. 1985.  
Een modelmatige simulatie van de vegetatiedynamiek in de Lauwersmeer onder invloed van begrazing.  
Doctoraal verslag, Planten Oecologie, R.U.G..
- Marshall, D.R. and Jain, S.K. 1964.  
Interference in pure and mixed populations of Avena fatua and Avena barbata.  
J. of Ecol. 57: 251 - 270.

- McGilchrist, C.A. and Trenbath, B.R. 1971.  
A revised analysis of plant competition experiments.  
Biometrics 27: 659 - 671.
- Mead, R. 1979.  
Competition experiments.  
Biometrics 35: 41 - 54.
- Mead, R. and Riley, J. 1981.  
A review of statistical ideas relevant to intercropping research.  
J. R. Statist. Soc. 144, part 4: 462 - 509.
- Morris, E.C. and Myerscough, P.J. 1984.  
The interaction of density and resource levels in monospecific stands of plants: a review of hypotheses and evidence.  
Austr. J. of Ecol. 9: 51 - 62.
- Morris, E.C. and Myerscough, P.J. 1985.  
Effects of nutrient level on thinning and non-thinning crowding in even-aged populations of subterranean clover.  
Austr. J. of Ecol. 10: 469 - 479.
- Mumms, R., Greenway, H. and Kirst, G.O. 1983.  
chapter 3; Halotolerant Eukaryotes.  
Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 12.  
Springer-Verlag, Berlin.
- Ogawa, H. 1961.  
Experimental studies on the crowding effect in mixed populations on higher plants.  
D. Agr. Thesis, Kyoto Univ..
- Pearce, S.C. 1980.  
Randomized blocks and some alternatives: A study in tropical conditions.  
Trop. Agric. 57: 1 - 10.
- Quené, E. 1985.  
Negatieve interferentie in een concurrentie-experiment met drie soorten van de Lauwersmeer.  
Doctoraal verslag, Planten Oecologie, R.U.G..
- Rai, J.P.N. and Tripathi, R.S. 1985.  
Effects of density and soil nitrogen levels on growth of Galinsoga Quadriradiata and G. parviflora in pure and mixed stands.  
Can. J. Bot. 64: 2708 - 2715.
- Reinold, R.J. and Queen, W. 1974.  
Ecology of Halophytes.  
Acad. Press, London, New York
- Remison, S.U. 1978.  
The effects of mineral nutrition and density on root interactions in three grass species.  
Ann. Bot. 42: 277 - 283.
- Rennie, J.C. 1974.  
Some effects of competition and density of plants on dry weight produced.  
Ann. Bot. 38: 1003 - 1012.
- Roush, M.L. and Radosevich, S.R. 1985.  
Relationships between growth and competitiveness of four annual weeds.  
J. Appl. Ecol. 22: 895 - 905.
- Rozema, J. 1978.  
On the ecology of some halophytes from a beach plain in the Netherlands.  
Free University, Amsterdam.



- Shinozaki, K. and Kira, T. 1956.  
Intraspecific competition among higher plants.  
VII Logistic theory of the C-D effect.  
Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University  
Series D Biology, 7: 35 - 72.
- Smale, S. 1976.  
On the differential equations of species in competitions.  
J. Math. Biol. 3: 5 - 7.
- Smit, M.D. 1985.  
Een meerfactoren interferentie-experiment met  
Agrostis stolonifera, Puccinellia maritima en Aster tripolium.  
Doctoraal verslag, Planten Oecologie, R.U.G..
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. 1969.  
Introduction to biostatistics.  
Freeman, San Francisco.
- Soria, L.L. 1985.  
On suppression in plant populations: an approach based on the  
Shannon index.  
Oecol. Plant. 6: 223 - 231.
- Spitters, C.J.T. 1983  
An alternative approach to the analysis of mixed cropping  
experiments. 1 Estimation of competition effects.  
Neth. J. Agric. Sci. 31: 1 - 11.
- Spitters, C.J.T. 1983.  
An alternative approach to the analysis of mixed cropping  
experiments: 2 Marketable yield.  
Neth. J. Agric. Sci. 31: 143 - 155.
- Suehiro, K. and Ogawa, H. 1980.  
Competition between two annual herbs, Atriplex gmelini C.A.  
Mey and Chenopodium album L. in mixed cultures irrigated with  
seawater of various concentrations.  
Oecologia 45: 167 - 177.
- Thomas, V.J. 1970.  
A mathematical approach to fitting parameters in a competition  
model.  
J. Appl. Ecol. 7: 487 - 496.
- Thompson, K. 1978.  
On the interpretation of competition experiments.  
Ann. Bot. 42: 1231 - 1232.
- Torssel, B.W.R. and Nicholls, A.O. 1976.  
A comparison between two models for plant competition.  
Austr. J. Ecol. 1: 29 - 35.
- Vance, R.R. 1984.  
Interference competition and the coexistence of two  
competition on a single limiting resource.  
Ecology 65: 1349 - 1357.
- Waisel, Y. 1972.  
Biology of Halophytes.  
New York.
- Watkinson, A.R. 1980.  
Density-dependence in single-species populations of plants.  
J. Theor. Biol. 83: 345 - 357.
- Watkinson, A.R. 1981.  
Interference in pure and mixed populations of  
Agrostemma githago.  
J. Appl. Ecol. 18: 967 - 976.
- White, J. and Harper, J.L. 1970.  
Correlated changes in plant size and number in plant  
populations.  
J. Ecol. 58: 467 - 485.

- Willey, R.W. 1979.  
Intercropping - its important and research needs. Part 2.  
Agronomy and research approaches.  
Field Crop Abstracts 32: 73 - 85.
- Willey, R.W. and Heath, S.B. 1969.  
The quatitative relationships between plant population and  
crop yield.  
Adv. in Agron. 21: 281 - 321.
- de Wit, C.T. 1960.  
On competition.  
Versl. Landbouwk. Onderz. 66: 1 - 82.
- de Wit, C.T. 1970.  
On the modelling of competitive phenomena.  
Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.  
Oosterbeek.
- de Wit, C.T. and van den Bergh, J.P. 1965.  
Competition among herbage plants.  
Neth. J. Agric. Sci. 13: 212 - 221.
- Wonnacott, R.J. and Wonnacott, T.H. 1977.  
Introductory Statistics.  
Wiley, New York.
- Wright, A.J. 1981.  
The analysis of yield-density relationships in linary mixtures  
using inverse polynomials.  
J. Agric. Sci. 96: 561 - 567.

9 Bijlagen.

Bijlage 1. Totale opbrengsten (g.) voor Agrostis stolonifera in monoculture.

Agrostis spruit

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid	
			5	10
0 %	1	3.122	9.227	10.708
	2	3.487	8.141	9.532
	3	5.487	8.937	12.190
1.5 %	1	0.324	1.185	2.680
	2	0.359	1.597	2.178
	3	0.345	1.143	2.486
3 %	1	0.019	0.111	0.611
	2	0.016	0.101	0.240
	3	0.027	0.133	0.528

Agrostis wortel

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid	
			5	10
0 %	1	0.753	2.894	2.428
	2	0.707	2.557	2.423
	3	0.961	5.077	3.749
1.5 %	1	0.086	0.603	0.902
	2	0.125	0.713	0.746
	3	0.110	0.343	0.830
3 %	1	0.009	0.050	0.286
	2	0.006	0.037	0.070
	3	0.006	0.047	0.123

Agrostis totaal

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid	
			5	10
0 %	1	3.875	12.121	13.136
	2	4.194	10.698	11.955
	3	6.448	14.014	15.939
1.5 %	1	0.410	1.788	3.582
	2	0.484	2.310	2.924
	3	0.455	1.486	3.316
3 %	1	0.028	0.161	0.897
	2	0.022	0.138	0.310
	3	0.033	0.180	0.651

Bijlage 2. Totale opbrengsten (g.) voor Aster tripolium in monoculture.

Aster spruit

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid		
			5	10	
0 %	1	0.484	1.677	4.370	
	2	1.118	2.621	4.357	
	3	1.131	3.140	3.375	
1.5 %	1	0.127	1.680	3.044	
	2	0.195	0.916	3.279	
	3	0.523	2.383	2.428	
3 %	1	0.134	0.698	0.900	
	2	0.086	0.844	0.945	
	3	0.164	0.893	0.987	

Aster wortel

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid		
			5	10	
0 %	1	0.165	1.381	2.955	
	2	0.624	2.254	3.153	
	3	0.730	2.020	1.572	
1.5 %	1	0.141	1.497	1.034	
	2	0.202	1.171	1.221	
	3	0.180	0.714	0.845	
3 %	1	0.051	0.286	0.282	
	2	0.049	0.482	0.286	
	3	0.074	0.389	0.288	

Aster totaal

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid		
			5	10	
0 %	1	0.649	3.058	7.325	
	2	1.742	4.875	7.510	
	3	1.861	5.160	4.947	
1.5 %	1	0.268	3.177	4.078	
	2	0.397	2.087	4.500	
	3	0.703	3.097	3.273	
3 %	1	0.185	0.984	1.182	
	2	0.135	1.326	1.231	
	3	0.238	1.282	1.275	

Bijlage 3. Totale opbrengsten (g.) voor Puccinellia maritima in monoculture.

Puccinellia spruit

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid		
			5	10	
0 %	1	1.365	5.547	7.254	
	2	1.813	5.678	7.738	
	3	2.166	5.421	7.383	
1.5 %	1	0.816	1.727	5.282	
	2	0.633	2.003	4.511	
	3	0.539	1.505	4.194	
3 %	1	<u>0.194</u>	<u>0.933</u>	<u>1.614</u>	
	2	0.016	0.101	0.240	
	3	0.006	0.045	0.125	

Puccinellia wortel

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid		
			5	10	
0 %	1	0.389	2.059	4.947	
	2	0.454	2.900	4.182	
	3	<u>1.058</u>	2.097	2.549	
1.5 %	1	0.209	0.333	1.283	
	2	0.179	0.415	1.262	
	3	0.141	0.508	1.070	
3 %	1	0.042	0.222	0.326	
	2	0.025	0.214	0.324	
	3	<u>0.094</u>	0.189	0.369	

Puccinellia totaal

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid		
			5	10	
0 %	1	1.754	7.606	12.201	
	2	2.267	8.578	11.920	
	3	3.224	7.518	9.932	
1.5 %	1	1.025	2.060	6.565	
	2	0.812	2.418	5.773	
	3	0.680	2.013	5.264	
3 %	1	<u>0.236</u>	<u>1.155</u>	<u>1.940</u>	
	2	0.041	0.315	0.564	
	3	<u>0.100</u>	0.234	0.494	

Bijlage 4. Totale opbrengsten (g.) voor Agrostis stolonifera in monoculture.

Agrostis spruit

NaCl conc.	Blok	Dichtheid			
		1	5	10	20
0 %	1	1.467	4.265	7.050	9.628
	2	1.881	4.548	6.170	9.002
	3	1.361	5.226	6.460	8.662
1.5 %	1	0.042	0.368	0.460	1.136
	2	0.082	0.370	0.542	1.116
	3	0.102	0.553	0.965	1.652
3 %	1	0.022	0.113	0.345	0.15
	2	0.010	0.091	0.241	0.583
	3	<u>0.056</u>	0.091	0.462	0.582

Agrostis wortel

NaCl conc.	Blok	Dichtheid			
		1	5	10	20
0 %	1	0.216	0.945	1.549	3.171
	2	0.388	1.077	1.535	2.984
	3	0.370	0.885	1.713	2.777
1.5 %	1	<u>0.012</u>	0.116	0.195	0.263
	2	0.041	0.126	0.134	0.276
	3	0.072	0.173	0.164	0.397
3 %	1	0.010	0.032	0.095	0.203
	2	0.005	0.045	0.088	0.195
	3	<u>0.021</u>	0.033	0.090	0.198

Agrostis totaal

NaCl conc.	Blok	Dichtheid			
		1	5	10	20
0 %	1	1.683	5.210	8.599	12.799
	2	2.269	5.625	7.705	11.986
	3	1.731	6.111	8.173	11.439
1.5 %	1	<u>0.054</u>	0.484	0.655	1.399
	2	0.123	0.496	0.676	1.392
	3	0.174	0.726	1.129	2.049
3 %	1	0.032	0.145	0.440	0.918
	2	0.015	0.136	0.329	0.778
	3	<u>0.077</u>	0.124	0.552	0.780

Bijlage 5. Totale opbrengsten (g.) voor Aster tripolium in monoculture.

Aster spruit

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid		
			5	10	20
0 %	1	2.711	7.013	6.403	5.729
	2	1.512	6.066	6.136	6.683
	3	2.827	7.384	5.368	7.103
1.5 %	1	0.423	1.897	3.476	2.874
	2	0.098	1.761	3.898	6.880
	3	0.632	2.265	3.253	5.901
3 %	1	0.016	0.269	0.813	2.112
	2	0.090	0.455	0.574	2.746
	3	0.112	0.273	1.732	2.060

Aster wortel

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid		
			5	10	20
0 %	1	0.807	3.055	3.170	2.529
	2	0.398	2.867	3.243	3.500
	3	1.017	3.716	2.955	3.594
1.5 %	1	0.114	0.727	1.210	1.011
	2	0.058	0.673	1.514	3.159
	3	0.302	0.912	1.448	2.685
3 %	1	0.003	0.058	0.253	0.619
	2	0.062	0.129	0.204	0.774
	3	0.033	0.059	0.530	0.625

Aster totaal

NaCl conc.	Blok	1	Dichtheid		
			5	10	20
0 %	1	3.518	10.068	9.573	8.258
	2	1.910	8.933	9.379	10.183
	3	3.844	11.100	8.323	10.697
1.5 %	1	0.537	2.624	4.686	3.885
	2	0.156	2.434	5.412	10.039
	3	0.934	3.177	4.701	8.586
3 %	1	0.019	0.327	1.066	2.731
	2	0.152	0.584	0.778	3.520
	3	0.145	0.332	2.262	2.685

Bijlage 6. Totale opbrengsten (gr.) voor Agrostis stolonifera en Aster tripolium in mengculture.

Agrostis spruit x Aster

Dichtheid			0 % NaCl	1.5 % NaCl	3 % NaCl
Agrostis x Aster	Blok				
1 x 1	1		0.795	0.005	0.035
	2		1.419	0.068	0.086
	3		1.830	0.121	0.021
1 x 10	1		0.623	0.054	0.027
	2		0.363	0.079	0.029
	3		0.491	0.100	0.028
5 x 5	1		1.998	0.684	0.138
	2		2.228	0.669	0.124
	3		2.411	0.645	0.106
5 x 20	1		1.555	0.276	0.082
	2		1.583	0.229	0.143
	3		1.543	0.219	0.132
10 x 1	1		7.426	1.692	0.331
	2		6.966	1.574	0.308
	3		8.600	1.476	0.434
10 x 10	1		4.077	0.546	0.254
	2		3.807	0.550	0.234
	3		- -	0.584	0.304
20 x 5	1		6.141	1.651	0.141
	2		5.283	1.494	0.342
	3		7.001	1.705	0.405
20 x 20	1		5.416	0.749	- -
	2		4.577	0.843	0.726
	3		- -	0.717	- -



Aster spruit x Agrostis

Dichtheid					
Aster x Agrostis	Blok	0 % NaCl	1.5 % NaCl	3 % NaCl	
1 x 1	1	1.977	0.546	0.111	
	2	1.595	0.029	0.378	
	3	1.240	0.203	0.158	
1 x 10	1	1.005	0.632	0.148	
	2	1.272	0.185	0.156	
	3	0.971	0.541	0.032	
5 x 5	1	5.038	3.288	0.508	
	2	3.995	2.350	0.391	
	3	4.536	2.820	0.281	
5 x 20	1	2.872	1.755	0.274	
	2	2.810	1.308	0.296	
	3	2.614	2.162	0.685	
10 x 1	1	8.356	3.214	1.419	
	2	6.396	1.945	1.126	
	3	7.937	2.721	1.197	
10 x 10	1	5.038	3.184	0.966	
	2	3.768	1.821	0.941	
	3	- -	2.443	0.529	
20 x 5	1	8.494	4.634	1.451	
	2	7.417	3.847	1.622	
	3	8.543	5.615	1.350	
20 x 20	1	5.565	5.648	- -	
	2	4.872	4.994	2.619	
	3	- -	6.562	- -	