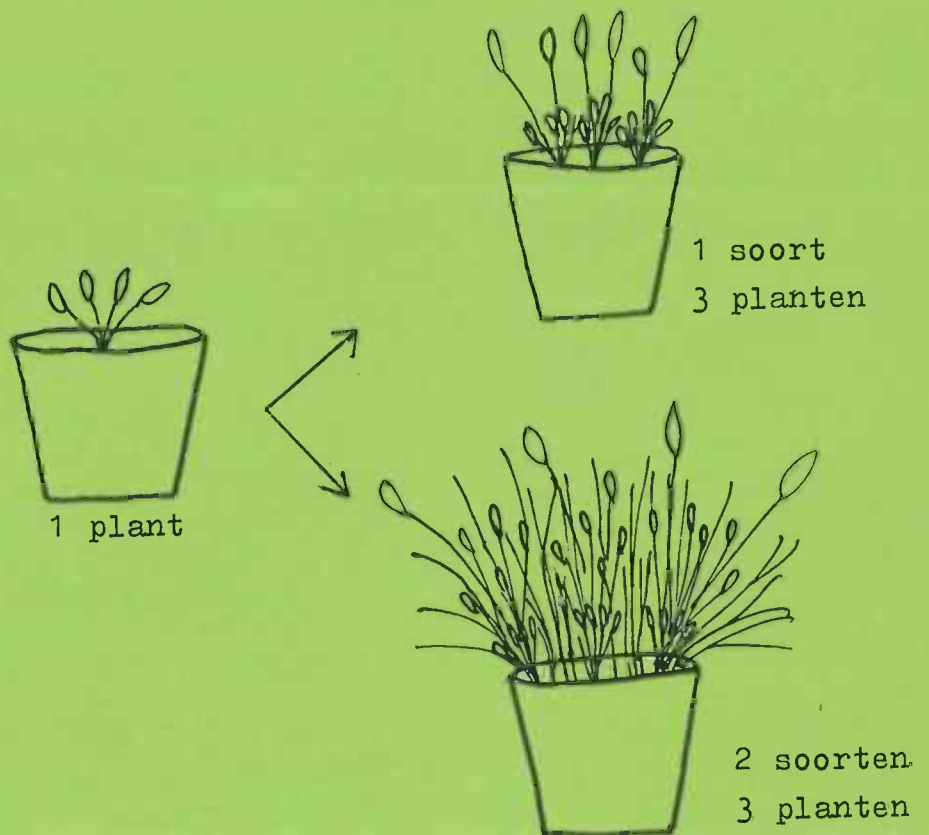


NEGATIEVE INTERFERENTIE IN EEN KONKURRENTIE-EXPERIMENT MET DRIE SOORTEN VAN DE LAUWERSMEER



ERIK QUENÉ
NOVEMBER 1985

D 399

Negatieve interferentie in een concurrentie-experiment
met drie soorten van de Lauwersmeer

door: Erik Quené



Verslag van een doktoraalonderwerp bij het
lab voor Plantenoecologie te Haren (Gr)
onder begeleiding van Latzi Fresco.

november 1985.

Inhoud

	pag.
Inhoudsopgave	1
Samenvatting	3
Hoofdstuk 1	
Inleiding	4
Vraagstelling	7
Verantwoording voor de verdere opzet van het verslag	8
Hoofdstuk 2	
Materiaal en Methode	
2.1 Proefopzet	9
2.2.1 De berekening van α	11
2.2.2 De berekening van β	13
2.3 Het berekenen van gemiddelden met Jackknife	13
2.4 Tussentijdse bodemanalyse	14
2.5 Algenbestrijding	15
Hoofdstuk 3	
Resultaten	
3.1 Biomassa-opbrengsten	16
3.2 De intraspecifieke interferentie	16
3.3 De interspecifieke interferentie	18
3.4 Bodemanalyse	19
3.5 De invloed van het bespuiten met een algendodend middel op de groei van de drie proefsoorten	20
Hoofdstuk 4	
Interpretatie	
4.1 De invloed van sterfte op α en β	22
4.2 De beoordeling van de bodemanalyse	22
4.3 De invloed van de algenbestrijding op de groei van de drie proefsoorten	23
Hoofdstuk 5	
Negatieve interferentie	24
Hoofdstuk 6	
Diskussie	
6.1 Interferentie algemeen	29
6.2 Zijn de negatieve α - en β -waarden te verklaren uit algengroei of een toxische stof ?	30
6.3 Algenbestrijding	33

	pag.
6.4. Proefopzet	33
Konklusies	34
Literatuur	35
Bijlage I	37
Bijlage II	40

Samenvatting.

Met drie soorten van de Lauwersmeer, *Aster tripolium*, *Agrostis stolonifera* en *Puccinellia maritima*, is in de kas van Planten-oecologie in Haren een interferentie-experiment opgezet. Doel was het bepalen van de intra- en interspecifieke interferentie-koëfficiënten van het model van Fresco, en de veranderingen in deze koëfficiënten door begrazing, gesimuleerd door knippen, en door het niet gelijktijdig planten van de twee soorten in een mengkultuur.

In het begin van de proef trad algengroei in de potten op. Omdat in eerdere proeven deze alg uitgroeide tot een dichte mat en een ongewenste extra konkurrerende soort was, is besloten om een gedeelte van de potten te bespuiten met een algenbestrijdingsmiddel. Hierna is de invloed van dit middel op de groei van de hogere planten bepaald.

Na het knippen en opnieuw poten halverwege de proef, ging een groot deel van de geknipte planten dood en tevens bijna alle nieuw gepote planten. Omdat dit mogelijk veroorzaakt werd door een teveel aan nutriënt of aan NaCl, zijn bodembepalingen gedaan. Bepaald zijn: totaal stikstof, NaCl-gehalte en pH. Gevonden werd dat zowel stikstof als NaCl niet in overmaat aanwezig waren.

Tijdens de berekening van de interferentiekoëfficiënten bleek dat er negatieve waarden voorkwamen. Dit betekent voor monokultures een opbrengstverhoging bij een toenemende dichtheid en voor mengkultures een opbrengstverhoging veroorzaakt door de andere soort. Twee mogelijke verklaringen zijn onderzocht, namelijk 1) de alg als extra konkurrerende soort en 2) het in overmaat aanwezig zijn van een bepaalde stof, die daardoor de groei remt.

De eerste verklaring lijkt niet op de proef van toepassing, de algengroei was namelijk gering, de tweede verklaring wel, hoewel op grond van de bodemanalyse niet stikstof of NaCl de groeibeperkende stof lijken te zijn.

NaCl heeft mogelijk een rol gespeeld bij de sterfte van stekken en kiemplanten die halverwege de proef geplant zijn.

Hoofdstuk 1. Inleiding.

Al enkele jaren vindt op het lab voor Plantenoecologie onderzoek plaats naar de concurrentieverhoudingen bij plantensoorten van de Lauwersmeer en naar de opzet van interferentie-experimenten (van Donk en Visser 1983, Drent 1985, Smit 1985, Loonen en Moesker 1985).

De interesse voor interferentie-experimenten is er enerzijds vanuit het landbouwonderzoek, waarbij het gaat om de optimale plantdichtheid te bepalen en het bereiken van een zo groot mogelijke opbrengst in mono- en mengkultures, anderzijds vanuit het natuurbeheer, waar het gaat om de effecten van beheersmaatregelen op lange termijn te voorspellen en de waargenomen dynamiek te begrijpen.

Om de concurrentieverhoudingen te kunnen beschrijven, is het nodig een vergelijking te gebruiken, die zo goed mogelijk de relatie tussen plantdichtheid en opbrengst in mono- en mengkultures weergeeft.

Willey en Heath (1969) geven een overzicht van verscheidene opbrengst-dichtheidvergelijkingen. Volgens hen beschrijft de reciproke opbrengst-dichtheidvergelijking $\frac{1}{Y} = a + k \cdot N$ de relatie tussen opbrengst (Y) en dichtheid (N) het beste. De kurve die deze relatie weergeeft, is een rechte lijn.

Latere onderzoekers (Watkinson 1980, Hardwick en Andrews 1983, Spitters 1983, Joliffe et al 1984 en Fresco et al 1984) gaan uit van deze reciproke opbrengst-dichtheidvergelijking bij hun berekeningen en gebruiken deze onder andere om competitie-effecten te berekenen.

Fresco et al (1984) stellen op de volgende manier vergelijkingen op om de intra- en interspecifieke interferentie te berekenen, uitgaand van een lineair verband tussen reciproke opbrengst en dichtheid:

Veronderstel de opbrengst van een populatie van planten of van plantendelen (gedefinieerd per eenheid van oppervlak of per pot) bij een plantdichtheid N (aantal individuen) in een monokultuur is X, en de opbrengst zonder interferentie bij bepaalde milieukondities is de potentiële opbrengst, Pot. De op-

brengrst per plant bij een zekere dichtheid N is dan de potentiële opbrengst min een zekere biomassa, afhankelijk van de dichtheid:

$$X/N = \text{Pot} - f(N)$$

De opbrengstafname wordt veroorzaakt door de kompetitie tussen de planten, voorgesteld door de intraspecifieke interferentiecoëfficiënt α , met als eenheid het aantal gram opbrengstafname per gram concurrerende soort, en de biomassa van de overige planten, $X/N(N-1)$.

Zodat:

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

Het opbrengst-dichtheidmodel, voorgesteld door formule (1), kan uitgebreid worden tot een interferentiemodel voor twee soorten. Hiervoor wordt een faktor toegevoegd, die de opbrengstafname door interspecifieke interferentie geeft, afhankelijk van de biomassa van de tweede soort. Deze faktor is: $\beta \cdot X_2$, met β : de interspecifieke interferentiecoëfficiënt, met als eenheid het aantal gram biomassa-afname per gram concurrerende soort, en X_2 : de opbrengst van deze tweede soort.

Zodat:

$$X_1 = \text{Pot} \cdot N_1 - \alpha \cdot X_1 \cdot (N-1) - \beta \cdot X_2 \quad (2)$$

Verschillende factoren kunnen de uitkomst van een interferentie-experiment, en daarmee α en β beïnvloeden. Eén van de factoren die van belang is, is het tijdstip waarop de verschillende concurrerende soorten in een proef kiemen of gepoot worden (Elberse en de Kruijf 1979, van Baalen et al 1984).

Elberse en de Kruijf onderzochten het effect van verschillende tijdstippen van kieming op de concurrentieverhoudingen van *Hordeum vulgare* (gerst) en *Chenopodium album* (melganzevoet). Het bleek dat gerst tot een bepaalde datum vóór melganzevoet gezaaid moest worden, om te zorgen dat de concurrentie in het voordeel van gerst eindigde.

Van Baalen et al (1984) onderzochten het effect van een verschil in kiemingsdatum op de uitkomst van een interferentie-

experiment met *Scrophularia nodosa* (knopig helmkruid) en *Digitalis purpurea* (vingerhoedskruid). Eén dag verschil in kiemingsdatum veroorzaakte in mengsels een opbrengstafname van 5% voor helmkruid en een opbrengstafname van 28% voor vingerhoedskruid.

Een andere faktor, die de interferentie kan beïnvloeden, is begrazing. Smit (1985) onderzocht de invloed van begrazing op de interspecifieke interferentie van enkele soorten van de Lauwersmeer. Begrazing werd gesimuleerd door knippen van de drie soorten *Aster tripolium*, *Agrostis stolonifera* en *Puccinellia maritima*.

Smit vond in de proef, dat onder zoute omstandigheden (480 mM NaCl) monokultures van *Agrostis* het sterkst geremd werden in de groei door knippen. Monokultures van *Aster* werden minder geremd, en die van *Puccinellia* brachten zelfs meer op dan zonder knippen.

Onder dezelfde zoute omstandigheden (480 mM NaCl) vond Smit voor geknipte mengsels het volgende; in een mengsel van *Agrostis* en *Puccinellia* hadden beide soorten een lagere spruitopbrengst dan in monokultuur, de afname van *Agrostis* was groter dan die van *Puccinellia*. In een mengsel van *Agrostis* en *Aster* was de spruitopbrengst van beide soorten hoger dan in monokultuur. Van *Aster* was de toename in spruitopbrengst het grootst. In de mengcultuur van *Puccinellia* en *Aster* was de spruitopbrengst van *Puccinellia* lager en van *Aster* hoger dan in monokultuur.

Uit deze proef blijkt, dat het knippen van een bepaalde soort in mono- en mengcultures een verschillend resultaat kan opleveren.

Het doel van het in dit verslag beschreven experiment, is het onderzoeken van de concurrentieverhoudingen van drie soorten van de Lauwersmeer, waarbij de concurrentie binnen en tussen de soorten uitgedrukt wordt in de interferentiekoefficiënten α en β van het model van Fresco et al (1984). Tevens worden de invloed van knippen en het niet gelijktijdig planten van de twee soorten in een mengcultuur op de intra- en interspecifieke interferentie bepaald.

Vraagstelling.

1. Hoe groot is de interferentie in monokultures van één van de drie soorten *Aster tripolium*, *Agrostis stolonifera* en *Puccinellia maritima* en in mengkultures van twee van deze soorten, uitgedrukt in de interferentiekoefficiënten α en β van het model van Fresco et al,
- 2a. Hoe veranderen de waarden van α en β onder invloed van knippen,
- 2b. Hoe veranderen de waarden van α en β onder invloed van een verschil in planttijdstop van de twee soorten in een mengkultuur ?

Verantwoording voor de verdere opzet van het verslag.

Al korte tijd na het starten van de proef viel de langzame groei van de planten op. Bovendien sloegen de planten voor een gedeelte niet aan of stierven. Na het knippen en voor de tweede keer planten halverwege de proef ging er zowel een aantal geknipte als nieuw gepote planten dood.

Om de mogelijkheid van een teveel of tekort aan nutriënt of een teveel aan zout (NaCl) te onderzoeken, zijn na de tweede keer planten bodembepalingen gedaan, waarbij het totaalstikstofgehalte, het NaCl-gehalte en de pH bepaald zijn. De resultaten van deze bepalingen zijn opgenomen in hoofdstuk 3.

Bovendien begonnen al vrij snel na het begin van de proef algen op het potoppervlak te groeien. In eerdere proeven van Drent (1985) en Smit (1985) groeide de alg uit tot een dichte mat en was hierbij een niet gewenste konkurrent in de proef. Omdat de invloed van chemische algenbestrijding op de groei van de drie proefsoorten niet bekend was, is besloten om één van de vier replica's te behandelen met een algenbestrijdingsmiddel (dithiocarbamaat). Hierna is de invloed van dit middel op de groei bepaald door het meten van bladlengtes van wel en niet bespoten planten. Zie hiervoor hoofdstuk 3.

Bij de berekening van de interferentiecoëfficiënten en bleek een gevolg van de slechte plantengroei. In een aantal gevallen komen hier negatieve waarden voor, wat inhoudt dat een soort in een dichtheid beter groeit dan alleen (negatieve α) of dat de ene soort de andere in de groei bevordert (negatieve β). In het hoofdstuk 'negatieve interferentie' worden twee mogelijke verklaringen hiervoor besproken.

Hoofdstuk 2. Materiaal en methode.

2.1 Proefopzet.

De proef is uitgevoerd met drie soorten planten, namelijk *Agrostis stolonifera*, *Aster tripolium* en *Puccinellia maritima*. Van de beide grassoorten is in augustus '84 vegetatief materiaal verzameld op de Schildhoek in de Lauwersmeer. Van *Aster* is op deze plaats in september '84 zaad verzameld.

In de kas van Plantenoecologie is een proefopstelling gemaakt met plastic potten, \varnothing 10 cm, gevuld met een afgewogen hoeveelheid scherp zand en geplaatst op een schotel. Het zand was afkomstig van een diepe ontgronding in Drente.

Het plantmateriaal bestond voor de beide grassoorten uit stukjes stengel van ongeveer 1 cm lang, met een knoop, waaraan één of meer kleine, ongeveer 1 cm lange worteltjes. Van *Aster* is zaad gekiemd in petrischalen met vochtig filterpapier in een klimaatkast (dag: 16 uur, 25 C, nacht: 8 uur, 15 C). De kiemplantjes zijn uitgeplant bij een grootte van ongeveer 2 cm.

Op 23/10 is de proef gestart. Van elk van de drie soorten is een monokultuur geplant in twee dichtheden, namelijk:

- 1 plant per pot,
- een dichtheid per pot, deze dichtheid was 3 planten voor *Aster* en 10 planten voor *Puccinellia* en *Agrostis*.

Bovendien zijn mengkultures opgezet van potten met tot 6/12 één soort en van potten met twee soorten, waarbij de dichtheden hetzelfde waren als in de monokultuurpotten met een dichtheid.

Van iedere pot waren er vier replica's, die random geplaatst waren.

Op 6/12 is van de helft van de mono- en mengkultuurpotten de spruit geknipt en hierna gedroogd.

In de mengkultuurpotten met tot nu toe één soort, is de tweede soort bijgeplant in dezelfde dichtheid als in de monokultuurpotten met een dichtheid.

Nieuw gestart zijn:

- monokultures van elk van de drie soorten met dezelfde twee dichtheden als op 23/10,
- mengkultures van elke combinatie van twee soorten, waarbij voor iedere soort de dichtheid hetzelfde was als die van de monokultuurpotten met een dichtheid.

Op 10/1-11/1 1985 vond de eendoogst plaats. Spruit en wortel zijn apart geoogst, gedroogd en gewogen. Het drogen gebeurde in een droogstoof; 24 uur bij 60 °C.

Volgens het onderstaande schema is op de verschillende data geplant en geknipt:

datum:	23-24/10	6/12		10-11/1 '85
	geplant:	geknipt:	nieuw geplant:	eendoogst
	1 plant/pot	-	-	
	1 plant/pot	1 plant/pot	-	
	d/pot	-	-	
	d/pot	d/pot	-	
	d ₁ , ..	-	d ₂	
	d ₁ , ..	d ₁	d ₂	
	d ₁ , d ₂	-	-	
	d ₁ , d ₂	d ₁ , d ₂	-	
			1 plant/pot	
			d/pot	
			d ₁ , d ₂	

1 plant/pot: 1 plant per pot van één van de drie soorten,

d/pot: een dichtheid per pot, dit is 3 planten voor Aster,
10 planten voor Agrostis en Puccinellia,

d₁, d₂ : een mengkultuur van twee soorten in twee dichtheden.

Het knippen op 6/12 gebeurde als volgt: op 1 cm boven het grondoppervlak werd de spruit afgeknipt. Van Aster was dit soms niet mogelijk, omdat er nog geen liggend bladrozet gevormd was. In dat geval werd het blad helemaal onderaan bij de bladbasis afgeknipt.

Als voedingsoplossing is gekozen voor een Hoaglandoplossing met de volgende samenstelling:

1 molair $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$: 5 ml
 1 molair KNO_3 : 5 ml
 1 molair MgSO_4 : 2 ml
 1 molair KH_2PO_4 : 1 ml
 5% Ferrorexanol : 0.1 ml
 sporenelementen : 0.1 ml

Dit aangevuld met demi-water tot 1 liter.

Door toevoeging van Nezo-zout is de NaCl-koncentratie op 17.54 g/l gebracht, dit is 300 mM. Van deze voedingsoplossing met zout is twee keer per week in iedere pot een hoeveelheid gegeven, 7 keer 10 ml, daarna 10 keer 20 ml.

2.2.1 De berekening van α .

De intraspecifieke interferentiecoëfficiënt α kan geschat worden met de potentiële opbrengst (Pot) en de opbrengst (X) van een monokultuur met dichtheid N. Afgeleid van formule (1) is α :

$$\alpha = \frac{N \cdot \text{Pot} - X}{X \cdot (N-1)} \quad (3)$$

Voor alle mogelijke combinaties van twee dichtheden (N=1 en N=d) zijn met formule (3) α 's uitgerekend voor elk van de drie soorten. Daarna zijn per soort een gemiddelde α en een standaardfout uitgerekend met de statistische Jackknife-methode (Kruskal en Tanur 1978).

In een aantal gevallen leverde de berekening volgens formule (3) negatieve waarden voor α op. Dit bleek te worden veroorzaakt door de lage potentiële opbrengsten in de potproef. Daarom is een alternatieve schattingsmethode gebruikt, waarbij α uit twee dichtheden geschat wordt. Deze alternatieve schattingsmethode kon gebruikt worden, omdat door sterfte en niet aanslaan van planten een variabele einddichtheid N was ontstaan. De formule voor de berekening van α uit twee dichtheden wordt als volgt afgeleid:

$$\left. \begin{array}{l} X_1 = \text{Pot } N_1 - \alpha \cdot (N_1 - 1) \\ X_2 = \text{Pot } N_2 - \alpha \cdot (N_2 - 1) \end{array} \right\} \Rightarrow \frac{X_1}{N_1} - \frac{X_2}{N_2} = \alpha \cdot \frac{N_2 - 1}{N_2} \cdot X_2 - \frac{N_1 - 1}{N_1} \cdot X_1$$

$$\alpha = \frac{\frac{X_1}{N_1} - \frac{X_2}{N_2}}{\frac{N_2-1}{N_2} \cdot X_2 - \frac{N_1-1}{N_1} \cdot X_1} \quad (4)$$

Voor alle mogelijke combinaties van twee dichtheden ($N_1 = d_1$ en $N_2 = d_2$) zijn α waarden berekend, waarna met deze α waarden en de waarden van de monokultuuropbrengsten met formule (3) potentiële opbrengsten geschat zijn. Vervolgens zijn gemiddelde α 's, gemiddelde potentiële opbrengsten en de standaardfout berekend met de statistische Jackknife methode.

Soms leverde een schatting van α volgens formule (4) een waarde op, die kleiner was dan $1/(N-1)$ wat zou betekenen dat er een negatieve potentiële opbrengst zou zijn. In een dergelijk geval werd de uitkomst van de pot met de opbrengst, die verantwoordelijk was voor deze negatieve schatting, van alle berekeningen uitgesloten.

Ook kwam het voor, dat twee potten een gelijke opbrengst hadden bij een verschillende dichtheid. In dat geval is de α vanwege formule (4) gelijk aan 1.0 en de potentiële opbrengst gelijk aan de opbrengst van de pot. Deze opbrengst is geen schatting van de potentiële opbrengst, maar hangt af van de dichtheid in de pot. Daarom werden deze potentiële opbrengst en de bijbehorende α in de berekening van de gemiddelden uitgesloten.

Vanwege de onbekendheid met het precieze tijdstip van sterven van planten, kon voor de geknipte planten geen spruit- α voor de hele groeiperiode worden uitgerekend. Daarom is deze voor de periode vóór en ná knippen apart uitgerekend. De wortel- α is geschat met de eind oogstopbrengst.

Voor de niet geknipte potten zijn de spruit- en wortel- α 's met de eind oogstopbrengsten geschat.

Keuze van α 's.

Nadat op twee manieren α 's uitgerekend waren, is hieruit een keuze gemaakt. Deze α 's zijn gebruikt voor de berekening van

β .

In principe zijn de α 's gekozen, die met formule (3) berekend zijn. Was zo'n α negatief, dan werd een α berekend met formule (4) gekozen als deze positief of minder negatief was en de berekende potentiële opbrengst hoger dan de gemeten. Dit laatste betekent namelijk dat de opbrengst per plant in een dichtheid hoger is dan de potentiële opbrengst. Soms viel de keuze toch op de (lagere) α berekend met formule (3), als de standaardafwijking van α veel groter was dan α zelf en er geen verschil was tussen gemeten en berekende potentiële opbrengst.

2.2.2 De berekening van β .

Zijn per soort de intraspecifieke interferentiecoëfficiënt α en de potentiële opbrengst bekend, dan kan voor iedere mengkultuur een β uitgerekend worden:

$$\beta = \frac{\text{Pot}_1 \cdot N_1 - X_1 - \alpha \cdot X_1 \cdot (N-1)}{X_2}$$

Ook in de potten met een mengkultuur trad sterfte op. Voor de geknipte potten zijn daarom spruit- β 's voor de periode vóór en ná knippen apart uitgerekend. De wortel- β van de geknipte potten en de spruit- en wortel- β van de niet geknipte potten zijn met de eindopbrengsten uitgerekend. Daarna zijn gemiddelde β 's en een standaardfout uitgerekend.

2.3 Het berekenen van gemiddelden met Jackknife.

Om voor niet-onafhankelijke waarden een gemiddelde te berekenen, kan gebruik gemaakt worden van de statistische Jackknife methode (Kruskal en Tanur 1978).

Bij deze methode wordt de gegevensset onderverdeeld in groepen, en wordt voor iedere groep min één groep een gemiddelde uitgerekend. De berekening wordt herhaald tot iedere groep een keer uitgesloten is geweest. Het gemiddelde van deze serie gemiddelden heet een gemiddelde met Jackknife.

Zo'n gemiddelde met Jackknife is een betere schatter voor het gemiddelde dan een direkt bepaald gemiddelde. De spreiding rond het gemiddelde met Jackknife is kleiner dan die rond het direkt bepaald gemiddelde.

De formule voor de berekening van een gemiddelde met Jackknife is:

$$y_{\bar{x}} = \frac{1}{k} (y_{\bar{x}1} + \dots + y_{\bar{x}k})$$

waarbij:

$y_{\bar{x}1}$: het gemiddelde van groep 1,

k : het aantal groepen.

De variantie van $y_{\bar{x}}$ is:

$$s_{\bar{x}}^2 = \frac{s^2}{k}$$

waarbij:

s^2 : de variantie van de gemiddelden,

k : het aantal gemiddelden (dit is gelijk aan het aantal groepen).

Deze methode wordt onder andere toegepast bij het berekenen van een gemiddelde α . Voor de berekening van de α 's uit potentiële opbrengsten en opbrengsten in dichtheid worden namelijk dezelfde potentiële opbrengsten en opbrengsten in dichtheid meerdere malen gebruikt in verschillende combinaties. De zo berekende α 's zijn dus niet onafhankelijk.

2.4 Tussentijdse bodemanalyse.

Op 18/12 zijn grondmonsters genomen. Omdat de gebruikte voedingsoplossing ten opzichte van andere voedingsoplossingen een groter aandeel aan stikstofverbindingen heeft, is gekozen voor een stikstofbepaling (N-mineraal en N-ammonium). Ook zijn het NaCl-gehalte en de pH bepaald.

Voor de analyses zijn grondmonsters genomen uit de middenlaag in potten met goede groei (de planten in deze potten waren op het eerste poottijdstip geplant) en in potten met slechte of geen groei (de planten waren op het tweede tijdstip

geplant).

Vervolgens zijn de bodemonsters geanalyseerd op het lab voor Plantenoecologie te Haren.

De stikstofbepaling gebeurde volgens de methode van Kjeldahl. Voor de NaCl-bepaling is 40 ml demi-water toegevoegd aan 25 g stoofdrome grond. Daarna is het Cl^- -gehalte bepaald met de chlorocounter.

2.5 Algenbestrijding.

Eén van de vier replica's is op 6/11 bespoten met het algenbestrijdingsmiddel Liro-TMTD. Dit bevat 80% thiram, dithiocarbamaat. Dit middel is verdund tot 2,5 g per liter water en over de potten gespoten.

Op drie data na de bespuiting zijn de bladlengtes opgemeten van twee dichtheden (potten met 1 plant en potten met een dichtheid N) van elk van de drie soorten in wel en niet bespoten potten. Deze drie data waren 19/11, 26/11 en 2/12.

Van Aster is de lengte van de bladschijf plus bladsteel opgemeten, van de grassen de lengte van het blad tot de bladschede. Hierna is per pot een totale bladlengte uitgerekend, en voor elk van de twee dichtheden een gemiddelde totale bladlengte.

De eerste bladeren die geel werden (bij *Puccinellia* en *Agrostis*), zijn bij de latere metingen wel meegeteld voor de totale bladlengte.

Hoofdstuk 3. Resultaten.

3.1 Biomassa-opbrengsten.

Bij een aantal potten komen lage opbrengsten voor. Vooral de opbrengsten van de tussentijds geknipte potten zijn over het algemeen laag.

Van de mengkultures was van de op het tweede begintijdstip geplante soorten geen oogst mogelijk, door het niet aanslaan of sterven van deze planten.

Bij de geknipte potten staan de aantallen geoogste planten vermeld, deze zijn nodig bij de berekening van α en β .

De tussentijdse en eind oogstopbrengsten staan in bijlage I.

3.2 De intraspecifieke interferentie.

Met de opbrengstwaarden en formules (3) en (4) zijn α 's uitgerekend. De hierna berekende gemiddelde α 's staan in tabel 3.1. Verder staan in deze tabel de gemeten en berekende potentiële opbrengsten en de gemiddelde opbrengst per plant van de dichtheidpotten .

Opvallend is dat een aantal α 's berekend met formule (3) negatief is. De lage potentiële opbrengsten ten opzichte van de opbrengsten per plant in de dichtheidpotten zijn hier de oorzaak van.

De berekening van α volgens formule (4) geeft in deze gevallen een α , die minder negatief of positief is. Dat deze α 's meestal een betere schatting voor de interferentie zijn, blijkt uit de berekende potentiële opbrengsten, die hoger zijn dan de gemeten en de opbrengsten per plant in de dichtheidpotten meer benaderen.

De keuze die is gemaakt uit de berekende α 's en de potentiële opbrengsten, is in de tabel met een zwart kader aangegeven.

		Puccinellia		Aster		Agrostis	
			se		se		se
1 ^e oogst spruit knippen	$\alpha(3)$	0.141	0.045	-0.032	0.034	0.118	0.031
	$\alpha(4)$	-0.052	0.040	-	-	-	-
	Pot,gem	0.004	0.001	0.057	0.012	0.012	0.011
	Pot,ber	0.002	0.000	-	-	-	-
	X/N	0.003	0.001	0.063	0.008	0.008	0.001
eindoogst spruit knippen	$\alpha(3)$	0.045	0.023	0.705	0.190	-0.060	0.016
	$\alpha(4)$	0.028	0.005	-	-	-0.054	0.072
	Pot,gem	0.002	0.001	0.079	0.025	0.003	0.002
	Pot,ber	0.002	0.000	-	-	0.003	0.001
	X/N	0.002	0.000	0.045	0.004	0.006	0.001
eindoogst wortel knippen	$\alpha(3)$	-0.039	0.028	0.063	0.111	-0.035	0.035
	$\alpha(4)$	-0.018	0.014	-	-	0.025	0.080
	Pot,gem	0.000	0.001	0.016	0.006	0.003	0.002
	Pot,ber	0.002	0.000	-	-	0.003	0.001
	X/N	0.001	0.000	0.014	0.001	0.004	0.000
eindoogst spruit niet- knippen	$\alpha(3)$	-0.089	0.002	0.022	0.044	0.108	0.092
	$\alpha(4)$	0.074	0.020	-	-	-0.057	0.013
	Pot,gem	0.012	0.005	0.237	0.028	0.153	0.085
	Pot,ber	0.039	0.003	-	-	0.065	0.021
	X/N	0.004	0.003	0.219	0.055	0.094	0.009
eindoogst wortel niet- knippen	$\alpha(3)$	-0.059	0.020	0.106	0.014	0.075	0.065
	$\alpha(4)$	0.015	0.013	-	-	-0.009	0.010
	Pot,gem	0.004	0.001	0.081	0.003	0.028	0.012
	Pot,ber	0.007	0.001	-	-	0.018	0.001
	X/N	0.007	0.001	0.078	0.018	0.019	0.001

Tabel 3.1 Met formules (3) en (4) berekende α 's, resp. $\alpha(3)$ $\alpha(4)$, gemiddelde potentiële opbrengsten in de potproef (Pot,gem) en berekend met formule (3): (Pot,ber). X/N: gemiddelde opbrengst per plant in de dichtheidpotten.
se: standaardfout, berekend volgens de Jackknife-methode.
Met een zwart kader zijn de gekozen α 's en potentiële opbrengsten aangegeven.

Knippen heeft invloed op de spruitinterferentie. Na knippen is de spruit-interferentie van de geknipte planten groter bij Aster en kleiner bij Puccinellia en Agrostis.

De invloed van knippen op de wortelinterferentie blijkt uit de α waarden voor de eind oogst. Bij de niet geknipte potten is de wortelinterferentie steeds groter dan bij de geknipte.

Negatieve α 's zijn er alleen bij de geknipte potten, en wel voor de eind oogst van de wortel bij Puccinellia en voor de eind oogst van de spruit en de wortel bij Agrostis.

3.3 De interspecifieke interferentie.

Met de gekozen α 's en potentiële opbrengsten zijn β 's uitgerekend. Hierna zijn gemiddelde β 's en een standaardfout uitgerekend (tabel 3.2). De β 's voor de drie replica's liggen soms ver uit elkaar, met als gevolg dat de standaardfout dan erg groot is.

In veel gevallen verandert de spruitinterferentie na knippen.

Puccinellia wordt voor knippen niet geremd door Aster of Agrostis, na knippen remt Agrostis,

Aster wordt voor knippen geremd door Puccinellia en Agrostis, na knippen neemt de remming door Puccinellia toe. De invloed van Agrostis wordt onduidelijk door de grote standaardfout.

Agrostis wordt voor en na knippen niet geremd door Puccinellia of Aster.

De invloed van knippen op de wortelinterferentie:

Puccinellia wordt in de geknipte en ongeknipte potten niet geremd door Aster, maar in de geknipte wel door Agrostis,

Aster wordt in de geknipte potten geremd door Puccinellia en Agrostis, in de ongeknipte potten is er geen duidelijke interferentie,

Agrostis wordt in de geknipte potten geremd door Puccinellia, maar niet door Aster. In de geknipte potten is er geen remming door Puccinellia of Aster.

Opvallend zijn weer de negatieve interferentiewaarden. Vooral in de mengkultures waar de interferentie voor Agrostis uit-

gerekend wordt, komen veel negatieve β 's voor. Positief is alleen de wortel β voor de mengcultuur van *Agrostis* met *Puccinellia*.

		Puccinellia		Aster		Agrostis	
			se		se	se	
1 ^e oogst spruit knippen	P			-0.033	0.027	-0.025	0.016
	T	2.202	1.323			0.155	0.053
	A	-0.700	0.061	-0.120	0.016		
eindoogst spruit knippen	P			-0.003	0.008	0.068	0.079
	T	6.990	2.877			0.195	0.581
	A	-0.322	0.241	-0.021	0.012		
eindoogst wortel knippen	P			-0.080	0.072	0.050	0.012
	T	1.077	0.123			0.204	0.174
	A	0.897	0.375	-0.043	0.018		
eindoogst spruit n-knippen	P			0.010	0.017	0.028	0.013
	T	0.181	0.105			0.069	0.032
	A	-0.589	0.162	-0.010	0.048		
eindoogst wortel n-knippen	P			0.002	0.008	0.008	0.008
	T	-0.365	0.995			-0.016	0.046
	A	-0.408	0.130	-0.091	0.036		

Tabel 3.2 Gemiddelde β 's en de standaardfout. In de linkerkolom staan de soorten waarvoor β is uitgerekend.

P: *Puccinellia*, A: *Agrostis*, T: *Aster*.

n-knippen: niet knippen, se: standaardfout, $\frac{s_n}{\sqrt{n}}$

3.4 Bodemanalyse.

In de N-mineraalbepaling (voor de planten opneembaar stikstof in de vorm van nitraat en ammonium), werd voor de potten met goede groei een lagere waarde gevonden dan voor de potten met slechte groei. Ten opzichte van de situatie in de Lauwersmeer in het groeiseizoen, hebben beide potten een hoger gehalte aan opneembaar stikstof. De waarde is voor de potten met goede

groei 2,5 tot 3 keer zo groot, voor de potten met slechte groei 3,5 tot 5 keer zo groot.

Het NaCl-gehalte, uitgedrukt in gram NaCl per liter bodemvocht, is in de potten met slechte groei hoger dan in de potten met goede groei, voor de Lauwersmeer worden echter aanzienlijk hogere waarden gevonden.

	A	B	LZP 3)	
			mei	juni
pH-H ₂ O	6.99	6.85		
pH-KCl	6.75	6.70		
% vocht	6.54	5.18		
N-mineraal 1)	34.25	57.75	16.23	11.12
N-ammonium 1)	1.37	1.08		
C-cijfer 2)	0.50	0.76	21.70	10.85

Tabel 3.3 Resultaten van de bodemanalyse.

1) in mg N/ kg droge grond,

2) in gr NaCl/ l bodemvocht,

3) Lauwerszeepolder, onderaan een gradiënt bij de Vlinderbalg, bepaling van 0-20 cm diepte (waarden van Kik, ongepubliceerd, mei en juni 1984).

A: potten met een redelijke tot goede groei (relatief),

B: potten met een slechte groei.

3.5 De invloed van het bespuiten met een algendodend middel op de groei van de drie proefsoorten.

De gemiddelde totale bladlengtes voor de twee dichtheden van bespoten en onbespoten potten staan in tabel 3.4.

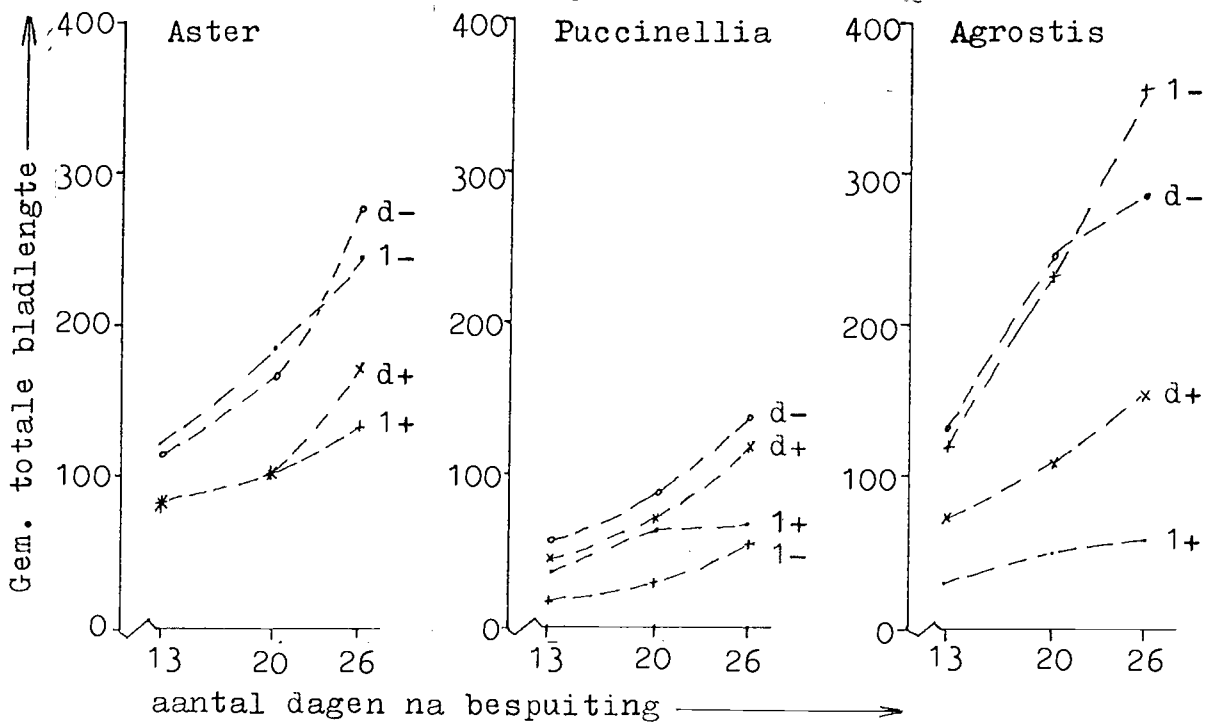
Aster	bespoten		n-bespoten		bespoten		n-bespoten	
	1	2)	1	3)	d	2)	d	3)
datum	\bar{X}	s_n	\bar{X}	s_n	\bar{X}	s_n	\bar{X}	s_n
19/11	82.0	21.0	121.3	22.5	84.2	16.5	117.3	15.4
26/11	104.0	37.0	184.0	25.3	101.3	18.7	169.2	24.0
2/12	135.0	55.0	246.3	25.0	149.3	41.4	277.0	61.4

Puccinellia	bespoten		n-bespoten		bespoten		n-bespoten	
dichtheid	1	2)	1		d	2)	d	3)
datum	\bar{X}	s_n	\bar{X}	s_n	\bar{X}	s_n	\bar{X}	s_n
19/11	44.0	14.0	15.8	6.7 5)	42.1	14.9	53.6	3.6
26/11	63.0	19.0	26.4	11.4 5)	66.8	34.5	88.8	4.9
2/12	65.0	32.0	51.0	28.0 4)	119.1	85.9	137.8	9.8
Agrostis								
dichtheid	1	1)	1	3)	d		d	
datum	\bar{X}	s_n	\bar{X}	s_n	\bar{X}	s_n	\bar{X}	s_n
19/11	28.0	-	122.3	92.9	73.6	33.4 3)	131.5	48.7 4)
26/11	48.0	-	231.0	178.0	111.7	38.2 2)	240.9	76.6 4)
2/12	60.0	-	357.7	304.8	155.6	- 1)	288.6	- 1)

Tabel 3.4 Gemiddelde totale bladlengtes(mm) voor de twee dichtheden van bespoten en onbespoten potten.

1) t/m 5): de getallen geven de aantallen gemeten potten,
 s_n : standaardfout,
 n-bespoten: niet bespoten.

In grafiek 1a, b en c zijn de gemiddelde totale bladlengtes voor de drie soorten uitgezet.



Grafiek 1. Gemiddelde totale bladlengtes (mm) in bespoten (+) en onbespoten (-) potten, gemeten in twee dichtheden, nl. 1 plant/pot (1) en een dichtheid (d).

Hoofdstuk 4. Interpretatie.

4.1 De invloed van sterfte op α en β .

De veranderingen in spruit α 's en β 's na knippen voor de geknipte potten en de verschillen in wortel α 's en β 's van de geknipte en ongeknipte potten, worden mogelijk niet alleen veroorzaakt door het knippen. De sterfte die in de proef optrad na beide keren planten onder de nieuw gepote planten en onder de geknipte planten, kan de interferentie ook beïnvloed hebben. Hierbij is de tijdsduur tussen sterfte en oogst van belang.

Als in een pot planten sterven, dan zullen de resterende planten tijd nodig hebben, om de vrijgekomen ruimte te benutten. Valt de oogst kort nadat er planten zijn doodgegaan, dan zou de totale opbrengst 'te laag' kunnen zijn voor de beschouwde dichtheid, en α of β dus 'te groot'. Echter, de mate waarin de sterfte in de proef de opbrengst, en daarmee α en β , beïnvloed heeft, is moeilijk in te schatten.

Invloed van sterfte op α . De α waarden, die geschat zijn voor de geknipte planten (spruit en wortel) kunnen te hoog zijn. De juistheid van de geschatte spruit α 's, en de verandering in spruit 's na knippen, is niet te bepalen. Als de wortelinterferentie van de geknipte planten ook te hoog geschat is, dan zou het verschil in wortelinterferentie tussen geknipte en ongeknipte planten groter kunnen zijn.

Invloed van de sterfte op β . Voor de β 's (spruit en wortel) berekend voor de geknipte planten, geldt ook dat deze een te hoge schatting kunnen zijn. Dit geldt ook als er alleen sterfte is onder een van de twee concurrerende soorten. De mate waarin de β 's veranderen is niet te bepalen.

4.2 De beoordeling van de bodemanalyse.

De bodemanalyse gaf niet te hoge waarden voor stikstof of zout

te zien. De beoordeling van de stikstofwaarden werd bemoeilijkt door het ontbreken van gegevens over het nivo waarbij stikstof groeibeperkend begint te werken. Wel waren er gegevens van de natuurlijke standplaats van de proefsoorten in de Lauwersmeer (Vlinderbalg). Deze waarden waren lager dan die gevonden voor de potten. Voor een vrij voedselarm graslandperceel in het stroomdal van de Drentse A zijn waarden gevonden die ongeveer gelijk zijn aan die van de potten (Burgvallen, perceel nr. 459 in mei 1984: 50.55 mg N/ kg droge grond, waarden van Kik, ongepubliceerd). Omdat twee van de proefsoorten, Puccinellia en Aster, ook op stikstofrijkere standplaatsen goed groeien (Dollard) en de groei van deze soorten in de proef slecht was, is gekonkludeerd, dat niet een overmaat aan stikstof verantwoordelijk was voor de slechte groei.

4.3 De invloed van de algenbestrijding op de groei van de drie proefsoorten.

Voor Aster en Agrostis is er een duidelijke groeiremming. Zowel de groei van de potten met één plant als van de dichtheidpotten wordt door bespuiting geremd, terwijl de groei van de bespoten potten met één plant achterblijft bij die met een dichtheid.

Van Puccinellia hebben de bespoten potten met één plant op 19/11 een voorsprong ten opzichte van de niet bespoten potten, maar door de lagere groeisnelheid van de bespoten potten is deze op 2/12 al een stuk kleiner geworden. De grootte van de Puccinelliaplanten in deze potten op de dag van bespuiten is niet bekend, maar waarschijnlijk zijn de bespoten planten groter geweest dan de niet bespoten planten. De groei in de bespoten en onbespoten dichtheidpotten van Puccinellia verschilt niet veel, de invloed van bespuiting op de groei van Puccinellia in een dichtheid lijkt niet groot te zijn.

Hoofdstuk 5. Negatieve interferentie.

In dit hoofdstuk wordt aan een opvallend verschijnsel in deze proef, negatieve interferentie, apart aandacht besteed.

Negatieve interferentie houdt in, dat:

- in monokultures de opbrengst per plant toeneemt met een toenemende plantdichtheid,
- in mengkultures de opbrengst van een soort hoger is dan verwacht op grond van α en de potentiële opbrengst, en dat dit veroorzaakt wordt door de andere soort.

Het optreden van negatieve interferentie is opvallend, omdat het model van Fresco gebaseerd is op een hyperbolisch verband tussen opbrengst en plantdichtheid, en in deze gevallen niet van toepassing lijkt.

Twee mogelijke verklaringen voor de negatieve interferentie, die het model niet verwerpen, zullen hierna besproken worden.

1. Er is een extra concurrerende soort in de vorm van alg aanwezig.

Op het oppervlak van de potten vindt algengroei plaats, waarbij de algen een laagje kunnen vormen. Stel, dat de biomassa van de algen afhangt van de hoeveelheid licht die op het potoppervlak valt en van de nutriëntenbeschikbaarheid. Daarmee is de algenbiomassa afhankelijk van de plantdichtheid en van de grootte van de planten in de pot. Is de plantdichtheid klein, dan kan de alg een grote biomassa hebben, is de plantdichtheid groot, of zijn de planten groot, dan zal de alg een kleine biomassa hebben.

De formule, waarmee de invloed van de algengroei op de opbrengst van een soort uitgerekend kan worden, is afgeleid van formule (2), waarmee de opbrengstafname door interspecifieke interferentie berekend kan worden. De alg is in dit geval de concurrerende soort. De biomassa van de alg kan weergegeven worden door: $Y = A \cdot N + B$.

De formule is dan als volgt:

$$X = \frac{N \cdot (\text{Pot} - \beta \cdot (A \cdot N + B))}{1 + \alpha \cdot (N-1)} \quad (5)$$

- waarbij: X : totale opbrengst van de beschouwde soort hogere plant,
 N : de dichtheid van deze soort,
 Pot: de potentiële opbrengst van deze soort,
 α : de intraspecifieke interferentiekoefficiënt (interferentie tussen de planten onderling),
 β : de interspecifieke interferentiekoefficiënt (interferentie tussen planten en alg),
 A : de richtingskoefficiënt van de lijn die de opbrengst van de alg weergeeft,
 B : de beginbiomassa van de alg.

In formule (5) zijn de volgende parameters ingevuld (willekeurige waarden):

Pot: 100, α : 0.3, β : 0.5, A : -16, B : 216.

Hierna zijn voor verschillende waarden van de plantdichtheid N waarden voor de plantopbrengst en de alg-opbrengst berekend. Deze waarden, respektievelijk X en Y , staan in tabel 5.1.

N	2	4	6	8	10	12
X	12.3	50.5	96.0	144.5	195.6	245.6
Y	184	152	120	88	56	24

Tabel 5.1 De uit de simulatie verkregen opbrengstwaarden van de alg (Y) en van de plant (X) bij verschillende plantdichtheden (N).

Hierna zijn met formule (4) α waarden voor steeds twee dichtheden uitgerekend. Van deze α waarden is een gemiddelde α met Jackknife berekend, deze is -0.066 se 0.006.

Hoewel er in de simulatie van uitgegaan wordt, dat er interferentie tussen de planten is (positieve α), blijkt dit niet uit de α waarde die met de opbrengstcijfers berekend is, deze is negatief.

Konkurrentie tussen planten en alg kan dus een verklaring zijn voor de gevonden negatieve interferentiewaarden.

2. Een stof die de groei van de planten kan beïnvloeden is in overmaat aanwezig.

Stel, in de potten is een stof aanwezig, die door de planten opgenomen wordt, in overmaat aanwezig is en dan de groei remt. In dat geval zou, als de dichtheid in de potten groter wordt of als er een andere soort bijgeplant wordt, die de stof ook opneemt, de concentratie in de bodem kunnen afnemen en de groei van de eerste soort daardoor kunnen worden gestimuleerd.

Met het dynamisch groeimodel van Fresco (1982), is het mogelijk om de groei van één of twee plantensoorten te simuleren onder gegeven milieu-omstandigheden en kan bovenstaande aannames getoetst worden.

Onder andere Smit (1985) gebruikte het model en kon er een goede simulatie van zijn proefresultaten mee bereiken.

Het model wordt voorgesteld door:

$$\frac{\Delta x_i}{\Delta t} = \text{RGR}_i \cdot x_i \cdot \alpha_i \cdot \beta_i \cdot \gamma_i \cdot \delta_i$$

waarbij:

x_i : biomassa van soort i ,

t : tijdstap in dagen,

RGR_i : de fysiologisch maximaal mogelijke relatieve groeisnelheid per dag van soort i (kg/kg/dag),

α_i : de groeifactor die de remming in de groei van soort i voorstelt, doordat deze soort de maximaal mogelijke biomassa bereikt,

$$\alpha_i = 1 - \frac{\text{biomassa van } i}{\text{maximaal mogelijke biomassa van } i}$$

β_i : de groeifactor die de groeiremming door interferentie om ruimte en licht met andere soorten voorstelt,

$$\beta_i = 1 - L_{i,j} \cdot \frac{\text{biomassa van } j}{\text{maximaal mogelijke biomassa van } j}$$

γ_i : de factor die de groeiremming door interferentie om nutriënt voorstelt,

$$\gamma_i = \frac{N_{su}}{N_{io}}$$

met : N_{su} : de opneembare hoeveelheid nutriënt in het substraat,

N_{i0} : de minimale hoeveelheid nutriënt in de bodem voor soort i , waarbij het nutriënt niet groei-beperkend is,

δ_i : de groeifactor die de groeiremming als gevolg van het bereiken van de lethale dosis nutriënt voorstelt,

$$\delta_i = 1 - \frac{N_{su}}{N_1}$$

met N_1 : de minimale hoeveelheid nutriënt in de bodem, waarbij er geen groei meer mogelijk is.

Met het model zijn drie simulaties gedaan. In twee van de simulaties betrof het de groei van één soort, in de derde simulatie de groei van twee soorten. In alle simulaties was op het starttijdstip een voor de planten opneembare stof in een bijna toxische hoeveelheid aanwezig.

In de simulaties van de groei van één soort (soort X) waren de beginbiomassa's verschillend, namelijk 1 en 5. In de simulatie met twee soorten, waarbij beide soorten een beginbiomassa van 1 hadden, waren de relatieve groeisnelheden verschillend. Er was geen concurrentie tussen de soorten. Voor de ingevoerde parameters zie bijlage II.

tijd- stap	simulatie 1		simulatie 2		simulatie 3			
	X = 1		X = 5		X = 1		Y = 1	
	X	%X	X	%X	X	%X	Y	%Y
5	1.38	0	6.88	0	1.38	0	2.15	0.2
10	1.89	0	9.46	0	1.90	0	4.16	0.4
15	2.59	0	12.98	0	2.69	0	9.70	0.8
20	3.55	0	17.76	0	3.68	0	19.87	1.7
25	4.84	0	24.23	0	5.22	0	38.03	3.4
30	6.57	0	32.91	0	7.58	0	63.31	5.8
35	8.86	0	44.45	0	11.29	0	85.23	8.2
40	11.86	0	59.56	0.1	16.88	0	95.70	9.4
45	15.71	0	79.00	0.1	24.75	0	98.92	9.9
50	20.54	0	103.43	0.2	34.93	0.1	99.74	10.0

Tabel 5.2 Resultaten van de drie simulaties. Uitvoer om de 5 tijdstappen.

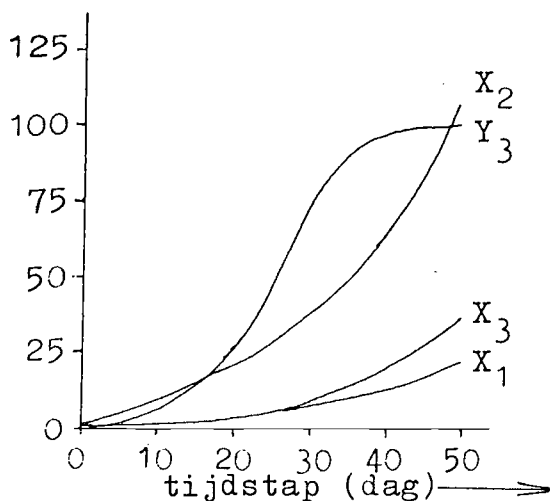
(vervolg legenda tabel 5.2) X: biomassa van soort X, Y: idem van soort Y, %X: % van de opgenomen stof aanwezig in X, %Y: idem, in Y.

In de simulaties met alleen soort X, kan deze soort een grotere eindbiomassa bereiken als de beginbiomassa groter is. In het laatste geval is de opgenomen hoeveelheid stof uit het substraat ook groter. De bereikte eindbiomassa is in de ene simulatie iets meer dan vijf keer zo groot als in de andere.

In de simulatie met twee soorten is de eindbiomassa van soort X groter dan in de simulatie van soort X alléén, bij een beginbiomassa van 1. De eindbiomassa van X neemt dus toe als de hoeveelheid opgenomen stof uit het substraat groter is.

In zowel de simulaties met één soort als met twee soorten blijkt de eindbiomassa van soort X afhankelijk van de hoeveelheid opgenomen stof. Groeibevordering van de ene soort door de andere via het verlagen van het nivo van een stof die in bijna toxische hoeveelheid aanwezig is, is een mogelijke verklaring voor de negatieve interferentiewaarden.

Voor de simulaties, zie ook figuur 5.1



Figuur 5.1. Gesimuleerde biomassa's.

X₁: biomassaverloop van soort X in simulatie 1,

X₂: idem, in simulatie 2,

X₃, Y₃: idem, van X en Y in simulatie 3.

De eindkonklusie van dit hoofdstuk is, dat algengroei en de aanwezigheid van een bepaalde stof in toxische hoeveelheid, beide een mogelijke verklaring zijn voor de negatieve interferentiekoefficienten. In het volgende hoofdstuk wordt de waarschijnlijkheid besproken.

Hoofdstuk 6. Diskussie.

6.1 Interferentie algemeen.

De in deze proef berekende interferentiekoefficienten zijn door een aantal factoren geen betrouwbare schattingen gebleken. De lage potentiële opbrengsten zorgden in een aantal gevallen voor negatieve α 's. Een berekening van α uit twee dichtheden gaf soms een verbetering. Toch bleven negatieve interferentiewaarden bestaan, zowel α 's als β 's. De in de proef optredende sterfte kan ervoor gezorgd hebben, dat α 's en β 's te hoog geschat zijn. Wel lijken door knippen de spruit- en wortelinterferentie in mono- en mengkultures te veranderen.

Negatieve interferentie is eerder gevonden door Drent (1985) en Smit (1985). Smit vond voor mengkultures van *Agrostis* en *Aster* en van *Puccinellia* en *Aster* voor de soorten *Agrostis* en *Aster* hogere spruitopbrengsten dan in monokultures van één van deze soorten. Drent vond negatieve interferentiekoefficienten voor mono- en mengkultures. Hij verklaart dit uit te lage potentiële opbrengsten (negatieve α 's) en uit een mogelijke toxiciteit van het nutriënt (voor een deel van de negatieve β 's). Knippen leverde in zijn proef in een groot aantal gevallen voordeel (negatieve β 's) voor één van de twee soorten op.

Austin en Austin (1980) vonden voor monokultures van *Lolium perenne* bij een dichtheid van 10 planten per pot een grotere totale spruitopbrengst dan bij een dichtheid van 100 planten per pot (bij een nutriëntconcentratie vergelijkbaar met een 1 Hoagland-oplossing). Zij verklaren dit uit een concurrentie om nutriënt en licht.

De Wit (1960) beschrijft een experiment met gerst en haver, waarbij haver meer opbrengt (in 1000-korrelgewicht) dan in monokultuur. De verklaring is dat gerst eerder rijp is dan haver en geen nutriënt en water meer gebruikt. De haver heeft daardoor de kans om méér uit te groeien dan in monokultuur.

In bovenstaande experimenten is of de totale spruitopbrengst of de opbrengst van delen van de plant groter dan verwacht. Soms is dit ook gewenst, zoals in het laatste (landbouw)expe-

riment. Negatieve interferentie komt dus vaker voor, en is misschien niet zo uitzonderlijk als gedacht.

6.2 Zijn de negatieve α - en β -waarden te verklaren uit algengroei of een toxische stof ?

In hoofdstuk 5 zijn twee verklaringen voor de negatieve α - en β -waarden beschreven. Deze twee verklaringen zijn gebaseerd op modelmatige simulaties van natuurlijke situaties. In hoeverre deze verklaringen op de in dit verslag beschreven proef van toepassing zijn, zal hieronder worden besproken.

1. De algengroei.

Al snel na het begin van de proef begonnen er algen te groeien op het oppervlak van de potten. In tegenstelling tot de proeven van Drent (1985) en Smit (1985), groeide de alg in deze proef nauwelijks door. Aan het eind van de proef was een laagje algen aanwezig, waarvan de dikte in de verschillende potten varieerde. De grootste dikte van dit laagje alg met samengekitte zandkorrels, was ongeveer twee mm.

Omdat er maar weinig algengroei in de potten was, lijkt dit niet de belangrijkste oorzaak voor de slechte groei en de negatieve interferentiekoefficienten.

2. Een overmaat aan een bepaalde stof.

Op grond van de bodembepalingen leek er geen reden om aan te nemen, dat een overmaat of tekort aan stikstofverbindingen of een overmaat aan NaCl de slechte groei veroorzaakte. Toch is NaCl mogelijk de beperkende faktor geweest. In de proef is iedere week twee keer NaCl met de voedingsoplossing toegediend. De NaCl-koncentratie van de bodem is dus geleidelijk gestegen. Van NaCl is bekend, dat dit groeiremmend werkt in te hoge concentraties (Reinold en Queen 1974). Om toch in zout milieu te kunnen overleven, nemen planten als Puccinellia en Aster zout op en slaan dit op in hun bladeren. Agrostis neemt in een veel geringere mate zout op (Kinzel 1982).

De verwachting is nu, dat Puccinellia en Aster in deze pot-

proef hierdoor minder in hun groei geremd worden dan *Agrostis*. Groeien de planten in een dichtheid, dan zou dit effect nog versterkt kunnen worden, omdat er meer zout uit de bodem opgenomen wordt. In een mengkulture van *Puccinellia* of *Aster* met *Agrostis*, zou de laatste soort kunnen profiteren van de zoutopname door *Puccinellia* of *Aster* en een grotere biomassa bereiken dan in monokultuur (afgezien van interspecifieke interferentie).

In deze proef is de invloed van zout op de groei van de drie proefsoorten niet bepaald. Wel zijn er gegevens van verschillende auteurs over deze invloed.

Smit (1985) vergeleek de groei van de drie proefsoorten onder invloed van zout. Hij bepaalde de spruitopbrengst na 10 weken groei van monokultures die een 1-Hoaglandoplossing met zout kregen, en van monokultures die geen zout kregen. Bij een NaCl-koncentratie van 120mM (± 7 g/l) werd een opbrengstverhoging van 21% voor *Agrostis* en van 64% voor *Puccinellia* gevonden, voor *Aster* een verlaging van 23%.

Bij een hogere NaCl-koncentratie (480mM) was de eindopbrengst van de drie soorten kleiner dan die in de potten zonder zout.

De groei van *Agrostis* en *Puccinellia* lijkt dus zoutgestimuleerd, die van *Aster* niet.

Kinzel (1982) vond echter voor *Aster* wel een zoutgestimuleerde groei. Als *Aster* bij een NaCl-koncentratie van 0 een groei van 100% heeft, dan is de groei bij 20.5 g NaCl/l: 200% en bij een konzentratie tussen 5.9 en 11.7 g NaCl/l bodemvocht: 300%.

Van Donk en Visser (1983) onderzochten de invloed van NaCl op de drie proefsoorten. Zij vonden voor geen van de soorten een zoutgestimuleerde groei, maar weten dit onder andere aan de groeiremming na overplanten en de niet-konstante verdeling van het zout in de potten.

De resultaten van deze proeven zijn soms tegenstrijdig, blijkbaar is de groei-invloed van zout sterk afhankelijk van de proefomstandigheden.

Hiervoor is genoemd, dat *Agrostis* bij groei in mengkultures mogelijk een voordeel zou hebben van de zoutopname door *Puccinellia* of *Aster*. Voor *Agrostis* zouden dan in de betreffende mengkultures negatieve β 's gevonden moeten worden.

Uit tabel 3.2 blijkt, dat er voor *Agrostis* negatieve β 's zijn voor de mengkultures met *Puccinellia* en *Aster* voor de spruit en wortel van zowel de geknipte als de ongeknipte potten. Alleen de wortel- β in de mengkultuur met *Puccinellia* (geknipte potten) is positief.

Na knippen worden de spruit- β 's minder negatief, de stimulerende invloed wordt dus kleiner. *Puccinellia* geeft bij de geknipte en ook bij de ongeknipte potten de grootste stimulatie. De kleinere stimulatie door *Aster* wordt mogelijk veroorzaakt door de grotere totale biomassa in de potten met *Aster*.

De wortelinterferentie is in de niet geknipte potten kleiner (β 's negatiever) dan bij de geknipte potten. *Puccinellia* geeft een grotere wortelinterferentie dan *Aster*. De vorm van het wortelstelsel is een mogelijke verklaring. *Puccinellia* en *Agrostis* hebben beide een fijnvertakt wortelstelsel, terwijl *Aster* een verdikte centrale wortel heeft met een aantal zijwortels.

Op grond van de proefresultaten lijkt het, dat *Agrostis* heeft kunnen profiteren van de aanwezigheid van *Puccinellia* en *Aster*, waarbij deze soorten mogelijk door de opname van zout de groeiomstandigheden voor *Agrostis* hebben verbeterd.

Waar NaCl ook een rol kan hebben gespeeld, is bij de slechte groei en de sterfte van de planten, die op het tweede poottijdstip geplant zijn.

In de potten waar toen een soort bijgeplant is, groeide deze soort niet. Alleen *Aster* kon zich in enkele potten en *Agrostis* en *Puccinellia* konden zich in één pot handhaven.

Werd op dit tijdstip voor het eerst gepoot, dan gingen de meeste planten dood, alleen *Aster* kon zich in enkele potten handhaven, maar groeide niet.

Dit kan veroorzaakt zijn door een teveel aan zout in de pot. Kiemplanten van halofyten verdragen namelijk minder zout dan de

oudere planten (Kinzel 1982, Reinold en Queen 1974). De plantengroei zal invloed hebben op de verdeling van het zout in de pot. In de potten zonder planten wordt zout door water dat uit de pot verdampt, in het bovenste bodemlaagje afgezet. Groeien er wel planten in een pot, dan zal de verdamping voor een groot gedeelte via de planten gaan en zal er minder zout in het bovenste bodemlaagje opgehoopt worden.

Mogelijk kon de tweede geplante serie (mono-en mengkultures) zich niet handhaven door zo'n zoutophoping.

6.3 Algenbestrijding.

Het in deze proef gebruikte algenbestrijdingsmiddel heeft een duidelijke groeiremmende werking op *Agrostis* en *Aster*. Of de groei van *Puccinellia* ook geremd wordt, is niet duidelijk, omdat de grootte van de planten op de dag van bespuiten niet bekend is. Algen groei zou ook tegengegaan kunnen worden door het bedekken van het potoppervlak met perliet. Het terugwinnen van deze bolletjes om ze nog eens te gebruiken, zou wel eens een probleem kunnen zijn.

Als in een proef er niet voor gekozen wordt om de alg te bestrijden, dan zou in de interferentieberekeningen met de alg als extra concurrerende soort rekening gehouden moeten worden. Een bepaling van de hoeveelheid opgenomen nutriënt en van de algenbiomassa zou dan ook moeten gebeuren. Vooral het laatste kan wel problemen opleveren, Smit (1985) konstateerde al dat de alg een eindje onder het potoppervlak een laagje rond de zandkorrels vormde.

6.4 Proefopzet.

Suggesties voor verbeteringen van het onderzoek zullen vooral betrekking hebben op het bereiken van een betere groei. Waarschijnlijk is het gebruik van geel zand en een Hoagland voedingsoplossing niet de oorzaak van de slechte groei. Smit (1985) kon hiermee een redelijke groei bereiken.

Het toevoegen van zout (NaCl) aan de voedingsoplossing

lijkt minder goed. Beter is het om zout apart toe te dienen en in beperkte hoeveelheid. Hiermee wordt voorkomen, dat de zoutconcentratie in de potten geleidelijk toeneemt, wat vooral het aanslaan van later geplante stekken en kiemplanten kan bemoeilijken.

Om randeffekten beter uit te sluiten, is het aan te raden om vierkante bakken in plaats van ronde te gebruiken. Van deze bakken zou dan alleen het middengedeelte geoogst moeten worden.

Het optreden van negatieve interferentie zou verder onderzocht kunnen worden. Hiervoor zou een proef opgezet kunnen worden met meerdere soorten. Daarbij zouden er 4 of 5 replica's van potten met één plant en een lage dichtheid (3 à 4) planten moeten zijn (monokultures). Dit vanwege de vaak slechte groei in potten met één plant. Naast de invloed van knippen, zou de invloed van een verschil in nutriënteniveau bepaald moeten worden. Daarnaast zou hetzelfde gedaan kunnen worden voor mengkultures van twee soorten.

Konklusies.

- Door de slechte groei en sterfte van de planten kan de vraagstelling slechts gedeeltelijk beantwoord worden. Door sterfte is de betrouwbaarheid van de berekende α 's en β 's niet groot.
- De gevonden negatieve interferentiekoefficienten kunnen modelmatig (door simulatie van groei) verklaard worden uit:
 - a) het optreden van algengroei,
 - b) het in groeiremmende hoeveelheid (overmaat) aanwezig zijn van een door de planten opgenomen stof.
- In de proef was de algengroei gering, de eerste verklaring is daarom niet erg waarschijnlijk. De tweede verklaring wel, echter op grond van de bodemanalyse lijken niet stikstof of NaCl de groeibeperkende faktor te zijn.
- Algenbestrijding met dithiocarbamaat remt de groei van Agrostis en Aster.

Literatuur.

- Austin, M.P. en B.O. Austin, 1980. Behavior of experimental plant communities along a nutrient gradient. *J. Ecol.* 68: 891-918.
- Baalen, J. van, A. Th. Kuiters en C.S.C. van der Woude, 1984. Interference of *Scrophularia nodosa* and *Digitalis purpurea* in mixed seedling cultures, as affected by the specific emergence date. *A. Oecol. / Oec. Pl.* 19,3: 279-290.
- Donk, R. van en H. Visser, 1983. De werking van de response analyse en het dynamisch groeimodel, toegepast op vegetatiepatronen in de Lauwersmeer. Dokt. versl. Pl. oec. R.U.G.
- Drent, W, 1985. In voorbereiding. Dokt. versl. Pl. oec. R.U.G.
- Elberse, W.Th. en H.N. de Kruijf, 1979. Competition between *Hordeum vulgare* L. and *Chenopodium album* with different dates of emergence of seedlings of *Chenopodium album*. *Neth. J. Agric. Sci.* 27: 13-26.
- 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., M.P. Austin, R. Groves and T. Kaye, 1984. Yield- density relationships as a basis for the interpretation of mixed growth experiments, using an additive design with *Sylibum marianum* and *Cirsium vulgare*. LPO voortg.versl.23
- Hardwick, R.C. and D.J. Andrews, 1983. A simple model of the relationship between plant density, plant biomass and time. *J. App. Ecol.* 20: 905-914.
- Jolliffe, P.A., A.N. Minjas and V.C. Runeckles, 1984. A reinterpretation of yield relationships in replacement series experiments. *J. App. Ecol.* 21: 227-243.
- Kinzel, H. (ed.), 1982. *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel*. Ulmer, Stuttgart.
- Kruskal, W.H. and J.M. Tanur (eds.) 1978. *International Encyclopedia of Statistics*. The Free Press. New York.
- Loonen, M.J.J.E. en T.Moesker, 1985. Een modelmatige simulatie van de vegetatiedynamiek in de Lauwersmeer onder invloed van begrazing. Dokt. versl. Pl.oec. R.U.G.

- Reinold, R.J. and W. Queen (eds.), 1974. Ecology of halophytes. Academic Press Inc. London, New York.
- Smit, M.D., 1985. Een meerfactoren interferentie-experiment met *Agrostis stolonifera*, *Puccinellia maritima* en *Aster tripolium*. Dokt. versl. Pl.oec. R.U.G.
- Spitters, C.J.T., 1983. An alternative approach to the analysis of mixed cropping experiments. I. Estimation of competition effects. Neth. J. Agric. Sci. 31: 1-11
- Watkinson, A.R., 1981. Interference in pure and mixed populations of *Agrostemma githago*. J. App. Ecol. 18: 967-976.
- Willey, R.W. and S.B. Heath, 1969. The quantitative relationships between plant species and crop yield. Advances in Agronomy 21:281-321.
- Wit, C.T. de, 1960. On competition. Versl. Landb. Onderz. 66 (8): 1-82.

Spruit- en worteldrooggewichten(mg) van eerste en eendoogst.

P: Puccinellia maritima, T: Aster tripolium, A: Agrostis stolonifera.

a: aantal, s: spruit, w: wortel.

bij mengkultures: vroeg: beide soorten op 23/10 gepoot,

laat : eerste soort op 23/10 gepoot, tweede
soort op 6/12.

soort(en)	eerste oogst				eendoogst									
	a	s	a	s	a	s	w	a	s	w				
Pucc	1	4			1	2	0							
	1	3			1	1	0							
	1	0			1	4	1							
	6	26			6	15	12							
	8	10			8	17	7							
	5	11			7	9	9							
Ast	1	73			1	112	22							
	1	49			1	73	14							
	1	48			1	52	11							
	3	179			1	40	13							
	3	244			2	80	30							
	3	146			2	110	29							
Agr	1	5			1	1	1							
	1	4			1	4	1							
	1	28			1	5	6							
	10	71			9	43	23							
	8	80			7	33	-							
	8	52			7	53	43							
Puc/Ast vroeg	P	3	10	T	3	183	P	3	8	4	T	3	93	33
		2	21		3	98		4	6	-		2	38	15
		6	4		3	114		1	3	4		1	41	11
	P	6	20	T	-	-	P	4	7	6	T	-	-	-
	laat	6	18		-	-		3	6	6		-	-	-
		-	-		-	-		-	-	-		-	-	-
Ast/Puc laat	T	3	68	P	-	-	T	2	43	12	P	-	-	-
		3	166		-	-		3	252	98		1	1	1
		3	88		-	-		2	220	55		3	3	2

Bijlage I.
 geknipte planten
 (vervolg)

soort(en)	eerste oogst						eindoogst								
	a	s	a	s	a	s	w	a	s	w					
Agr/Puc	A	5	49	P	2	3	A	5	19	16	P	3	6	3	
vroeg		8	143		6	42		-	-	-		3	3	8	
		9	127		6	21		3	17	19		4	3	3	
laat	A	3	12	P	-	-	A	2	7	4	P	3	6	2	
		7	121		-	-		7	20	24		-	-	-	
		7	64		-	-		4	12	11		-	-	-	
Puc/Agr	P	8	26	A	-	-	P	8	17	15	A	-	-	-	
laat		8	18		-	-		8	27	16		1	6	2	
		2	0		-	-		2	5	2		-	-	-	
Agr/Ast	A	6	86	T	3	133	A	5	26	21	T	2	47	7	
vroeg		9	167		3	165		8	63	43		3	173	60	
		10	116		3	89		10	132	50		3	92	19	
laat	A	7	73	T	-	-	A	5	59	24	T	3	28	6	
		10	153		-	-		4	15	21		3	35	12	
		10	137		-	-		5	50	23		2	14	2	
Ast/Agr	T	3	113	A	-	-	T	3	85	30	A	-	-	-	
laat		(slechts 1 replica)													

ongeknipte planten

soort(en)	eerste oogst				eindoogst					
	a	s	a	s	a	s	w	a	s	w
Puc					1	11	3			
					1	12	5			
					1	-	-			
					9	284	70			
					8	318	63			
					8	234	46			
Ast					1	199	76			
					1	206	88			
					1	305	79			
					3	1051	363			
					3	681	208			
					3	535	135			
Agr					1	354	55			

Bijlage I.
 ongeknijpte planten
 (vervolg)

soort(en)	eerste oogst				eindoogst					
	a	s	a	s	a	s	w	a	s	w
Agr					1	99	27			
					1	5	2			
					8	917	147			
					6	552	122			
					8	611	148			
Puc/Ast vroeg					P 6	221	47	T 3	491	135
					8	179	74	3	981	524
					7	61	27	3	536	125
	laat				P 6	153	58	T -	-	-
					3	105	26	-	-	-
					6	185	37	-	-	-
Ast/Puc laat				T 3	657	210	P -	-	-	
				3	697	251	-	-	-	
				3	434	95	-	-	-	
Agr/Puc vroeg				A 6	634	192	P 3	27	10	
				6	-	-	5	62	17	
				8	1103	275	5	109	37	
	laat			A 9	724	228	P -	-	-	
				7	654	134	-	-	-	
				6	185	74	-	-	-	
Puc/Agr laat				P 8	188	48	A -	-	-	
				10	156	51	-	-	-	
				6	178	40	-	-	-	
Agr/Ast vroeg				A 10	1181	396	T 3	626	251	
				10	611	177	3	601	240	
				10	688	262	3	397	140	
	laat			A 99	963	174	T -	-	-	
				6	1207	326	-	-	-	
				8	812	184	-	-	-	
Ast/Agr laat	(geen waarden)									

In de simulatie met het dynamisch groeimodel ingevoerde parameters . Voor betekenis zie blz.26-27 .

simulatie 1	simulatie 2	simulatie 3
x_0 : 1	x_0 : 5	x_0 : 1 y_0 : 1
RGR_x : 0.4	RGR_x : 0.4	RGR_x : 0.4 RGR_y : 1
M_x : 100	M_x : 500	M_x : 100 M_y : 100
N_{su} : 50	N_{su} : 50	N_{su} : 50
P_{x1} : 0.001	P_{x1} : 0.001	P_{x1} : 0.001 P_{y1} : 0.5
P_{x2} : 0	P_{x2} : 0	P_{x2} : 0 P_{y2} : 0
N_{x0} : 1	N_{x0} : 1	N_{x0} : 1 N_{y0} : 1
N_{x1} : 60	N_{x1} : 60	N_{x1} : 60 N_{y1} : 60
		$\beta_{xy} = \beta_{yx} = 0$