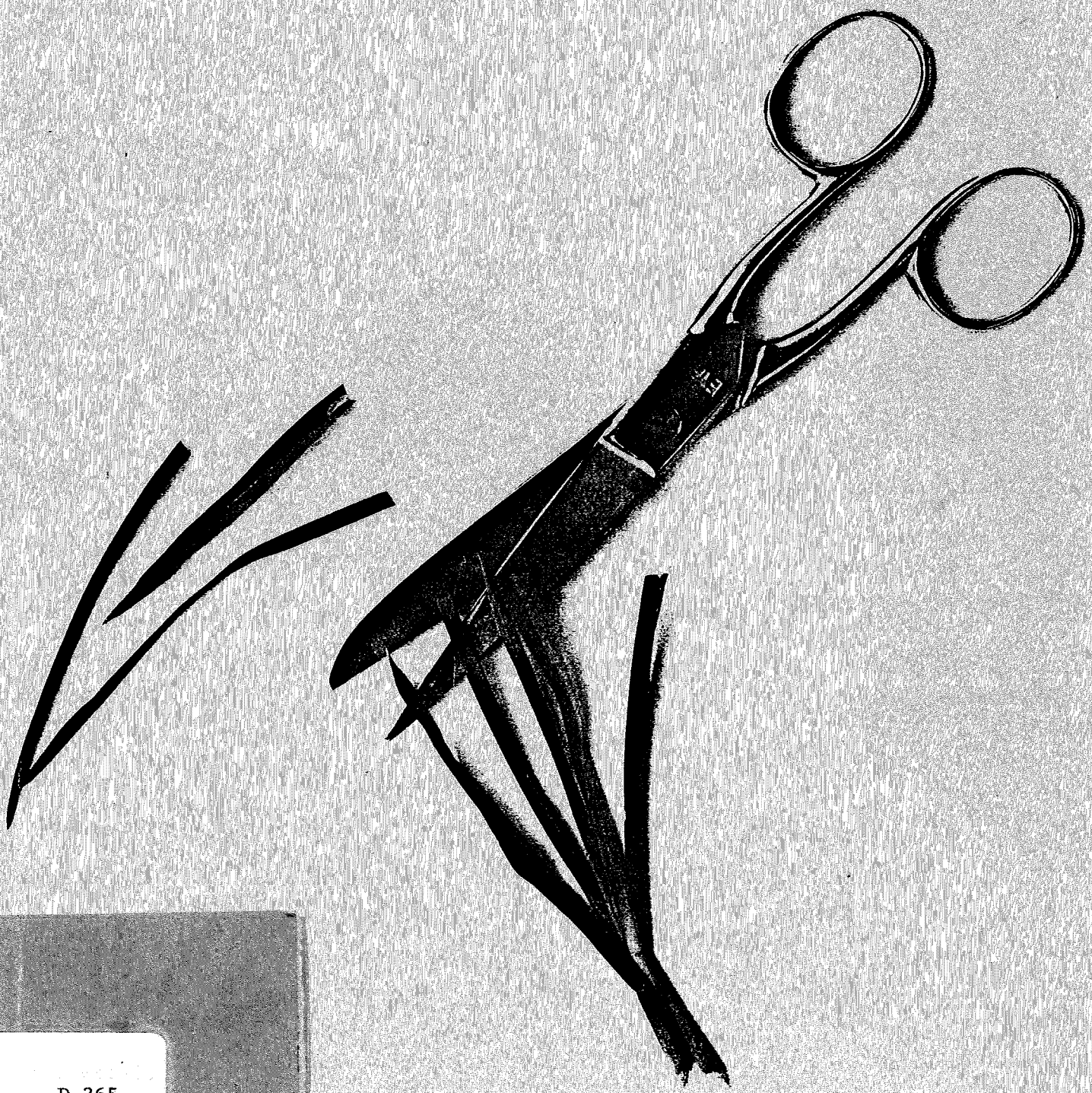
KNIPPEND BEGRAZEN



D 365

D 361

KNIPPEND BEGRAZEN

De invloed van knippen en nutriëntenaanbod op intra- en interspecifieke konkurrentie tussen Calamagrostis epigeios, Agrostis stolonifera en Phragmites australis.

Wibo Drenth

Een doktoraal onderzoek plantenoecologie onder begeleiding van L.F.M. Fresco.

Laboratorium voor plantenoecologie te Haren (Gr)

1985

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

VOORWOORD

Nadat ik onderzoek had gedaan aan begrazing door rotganzen op Schiermonnikoog (dieroecologisch) en door ponies, koeien en herten in The New Forest (Engeland) (plantenoecologisch), leek het me leuk en zinvol om ook een meer experimenteel onderzoek aan dit thema te doen. Vandaar dat ik ertoe kwam om knipexperimenten uit te voeren met planten uit de Lauwersmeerpolder, waar begrazing toegepast wordt als vorm van natuurbeheer, en nog verder zal worden uitgebreid.
Dat dit kaswerk heel anders is en een andere aanpak vergt dan het meer beschrijvende en 'avontuurlijker' veldwerk is mij duidelijk geworden en ik heb er veel van kunnen leren.

Graag zou ik Latzi Fresco willen bedanken voor zijn hulp en begeleiding bij dit onderwerp.
Jouke Franke, Sies Nijdam en Jacob Hogendorf hebben m'n planten steeds goed verzorgd en stonden altijd klaar om raad te geven.
Bij Willem van Hal heb ik de grondmonsters kunnen analyseren.
Rob Lindeboom en Jenna Bottema hebben me met hun hulp het wegen van alle plantenmateriaal verlicht.

Groningen, mei 1985

Wibo Drenth.

INHOUD

1. INLEIDING 1

2. MATERIAAL EN METHODE 4
   2.1 Planten 4
   2.2 Nutriëntennivo's 4
   2.3 Knippen 5
   2.4 Eindoogst 6
   2.5 Verwerking van de gegevens 6

3. RESULTATEN 8

4. KONKLUSIES EN DISKUSSIE 18

5. FOUTENDISKUSSIE 22
   5.1 Verwerking gegevens 22
   5.2 Proefopzet 23

6. SAMENVATTING 24

7. LITERATUUR 26

BIJLAGEN

1. INLEIDING

Een onderliggende gedachte van dit onderzoek was het voornemen van de RIJP (Rijksdienst IJsselmeerpolders) om d.m.v. begrazing de uitbreiding van duinriet (Calamagrostis epigeios) in de Lauwersmeerpolder tegen te gaan, en zo mogelijk het areaal in te krimpen. Omdat uit eerder onderzoek was gebleken dat koeien de Calamagrostis niet eten (Beemster & Terpstra, 1985), is het de bedoeling om het met paardenbegrazing te gaan proberen. Het is daarbij van belang om te weten hoe Calamagrostis reageert op begrazen in de zin van biomassa-opbrengsten,spruitdichtheden en allokatie van droge stof. Meer integraal hangt hiermee samen, de invloed van begrazen op het konkurrentievermogen van Calamagrostis t.o.v. z'n buursoorten.
Dit uiteindelijk bepaalt of een soort meer nadeel van begrazen heeft dan een andere soort zodat hij wel of niet weggekonkurreerd wordt. Omdat paarden de vegetatie kort afgrazen en koeien lang,moet bij het bekijken van begrazingsinvloeden ook de lengte van het afgrazen van de planten in beschouwing genomen worden.

Aan de invloed van begrazen, - of in ruimere zin het reduceren van bovengrondse plantedelen - op de plant, is al tamelijk veel onderzoek gedaan. Zo neemt de droge stof opbrengst af naarmate de ontbladering intenser is en neemt het aantal scheuten vaak toe (Harris, 1978).
Over het algemeen worden die plantedelen gestimuleerd tot groei die verantwoordelijk zijn voor de aanmaak of de opname van stoffen, die door een gebrekkige aanwezigheid, limiterend werken op de groei van de volledige plant (Brouwer, 1983). Daardoor treedt een reallokatie van assimilaten op na begrazing. Er worden meer koolhydraten naar het bladmeristeem van jong bladweefsel getransporteerd (Ryle & Powell, 1975) met als gevolg dat de wortelgroei afneemt of stopt (o.a. Ennik, 1976; Davidson & Milthorpe, 1966; Brouwer, 1979). Op deze manier zal de door begrazing verstoorde spruit/wortel verhouding hersteld worden en eventueel worden aangepast aan de nieuwe situatie (Brouwer, 1983).
Door een efficiënter gebruik van assimilaten kan echter de inkrimping van het wortelsysteem, dat zo belangrijk is voor de nutriëntopname, tegengegaan worden (bij Lolium multiflorum, Marshall & Sagar, 1968). Dit is zeker van belang in nutriëntarme omstandigheden.

De nutriëntenbeschikbaarheid is van invloed op de biomassaverhoudingen binnen de plant. Een hoger voedselaanbod zal door een relatieve afname van de wortelmassa (Deschênes , 1974) een hoge spruit/wortel verhouding laten zien (Remison, 1978; Brouwer, 1963)

De meest recente onderzoeken leiden tot de konklusie dat de biomassaver-

deling over de verschillende delen van de plant (dus ook de spruit/wortel verhouding) een belangrijke bepalende faktor is voor het konkurrentievermogen van een plant onder zowel voedselarme als -rijke omstandigheden (Fresco et al, 1984).
Uiteraard is het van belang voor de konkurrentiepositie van de plant hoe ingespeeld kan worden op veranderingen als bv. beschadiging door begrazing. Soorten met een relatief gering konkurrentievermogen zijn vaak in staat om met "sterkere" soorten te konkurreren bij aanwezigheid van begrazing (of knippen, Grime, 1973). Omdat konkurrentie om nutriënten vaak belangrijker is dan om b.v. licht (King, 1971; Snaydon, 1971; Eagles, 1972) speelt ook het nutriëntenaanbod een belangrijke rol.

Om meer inzicht te krijgen in de invloed van begrazing op de groei van Calamagrostis en z'n konkurrentievermogen t.o.v. andere soorten zijn in een kas-proefopzet verschillende begrazingssituaties gesimuleerd d.m.v. knippen op verschillende lengtes. Ook twee soorten die veelal samen voorkomen met Calamagrostis en tevens in de Lauwersmeerpolder begraasd worden, te weten Agrostis stolonifera en Phragmites australis zijn zo behandeld,alsmede de kombinaties Cal.-Agr. en Cal.-Phragm.
Omdat het meest geschikte nutriëntenaanbod niet bekend is, is er gewerkt met drie voedselnivo's
Om de konkurrentie te kunnen kwantificeren tussen Calamagrostis en Agrostis en tussen Calamagrostis en Phragmites is gekozen voor een additieve opzet van de mengkultures (de mengkultures zijn een sommatie van de monokultures). Spitters (1983) postuleerde namelijk dat een additief konkurrentie experiment noodzakelijk is voor het onderscheid tussen intra- en interspecifieke konkurrentie effekten. Het toepassen van verschillende plantdichtheden bij de monokultures maakt het mogelijk om de de intraspecifieke konkurrentie te bepalen.

De vraagstellingen zijn de volgende:

- Hoe reageren Calamagrostis epigeios (C), Agrostis stolonifera (A) en Phragmites australis (P) in mono- en in mengkultures (CA en CP) op verschillende manieren knippen, uitgedrukt in biomassaopbrengsten (boven- en ondergronds), spruit/wortel verhoudingen en aantallen scheuten.
- Hoe veranderen de voorgaande parameters onder invloed van het nutriëntenaanbod.

- Hoe zijn de intra- en interspecifieke (alleen voor de kombinaties Cal - Agr en Cal - Phragm) konkurrenties tussen C, A en P onder invloed van verschillende manieren van knippen en bij verschillend nutriëntenaanbod.

2. MATERIAAL EN METHODE

2.1 Planten

168 Plastic bakken van 26 x 26 x 10 cm zijn gevuld met Lauwerszeezand, afkomstig van de Bosschuur, en in de kas geplaatst. Dit zand was zoveel mogelijk ontdaan van wortels en veenkluiten. Het waterpeil werd gekontroleerd m.b.v. een van onderen ingezaagd P.V.C. buisje dat er vertikaal bij ingezet werd.

Het plantenmateriaal is eind april gestoken in het zuidoostelijke deel van de Schildhoek (Agrostis stolonifera en Phragmites australis) en op het Boerenpad (Calamagrostis epigeios). Van Phragmites is - op grond van de resultaten van een voorgroeiproef - de gehele plant gebruikt; d.w.z. een dikke vlezige wortelstok met 1 knoop, met daarboven een groene uitloper van ± 2, 3 knopen, mét wortels.
Van Calamagrostis zijn stekken met een stukje wortelstok zoveel mogelijk van dezelfde grootte,gestoken.
Agrostisplantjes, zoveel mogelijk van dezelfde grootte, met worteltjes, zijn van de stolonen gehaald.
Dit materiaal is geplant in de volgorde Phragmites, Calamagrostis en Agrostis op 27 april en 1 en 2 mei in de volgende hoeveelheden:
- monokultures met 1 plant per bak
- monokultures met 6 planten (bij C en P) of 12 (A) planten per bak
- mengkultures van 6 Calamagrostisplanten met 12 Agrostisplanten en van 6 Calamagrostisplanten met 6 Phragmitesplanten per bak.

De planten werden zoveel mogelijk om en om op gelijke onderlinge afstanden van elkaar geplant. De bakken werden random in de kas geplaatst.
Planten die dood gingen zijn gedurende de eerste twee weken vervangen door nieuwe. Op 8 juni is genoteerd hoeveel levende planten er per bak aanwezig waren.

2.2 Nutriëntennivo's

Op grond van proeven van Van Donk en Visser (1983) zijn voor de 3 verschillende voedselnivo's de gewenste hoeveelheden K, N en P per bak berekend. Van Donk en Visser namen als hoogste konsentratie 250 ppm per oppervlak van 289.5 cm^2 in emmers van 12 l. (= 101.448 mmol K^+, 214.284 mmol NO_3^- en 14.292 mmol $H_2PO_4^-$). Voor de in dit experiment gebruikte bakken met opp. =

676.cm^2 is dan 676/289.5 mmol per zout nodig, oftewel 9.263 g K, 7.008 g N en 1.034 g P. Bij benadering is dit te bereiken door van 16 x Hoagland (de maximaal haalbare konsentratie), waarin 3.760 g K/l, 3.360 g N/l en 0.496 g P/l aanwezig is, de volgende hoeveelheden toe te voegen: nivo I: 1/8 l, nivo II: 1/2 l en nivo III: 2 l. De hoeveelheden (in grammen) die dan per mineraal in de bakken komen zijn:

Voedselnivo:	I	II	III
K	0.470	1.880	7.520 g
N	0.420	1.680	7.200 g
P	0.062	0.248	0.992 g

Per bak van elk voedselnivo is evenveel sporenelementen en Fe-rexanol toegevoegd (0.05 ml van beide per bak). (Zie voor recept van 16 x ingedikt Hoagland bijlage 1).
De voedingsoplossingen zijn voorzichtig in de hoeken van de bakken, ondergronds, naast de planten gegoten op de volgende dagen:
voedselnivo I: 1/8 l op 9 mei
II: 1/4 l op 9 en 10 mei
III: 1/2 l op 9 en 10 mei en op 15 en 16 mei.
Tijdens deze gehele periode kregen alle bakken evenveel vocht (inklusief voedingsoplossing) toegediend. De rest van de groeiperiode is steeds met demiwater besproeid.

2.3 Knippen

40 Dagen na inzet van de proef (12,13 juni) zijn de verschillende mono- en mengkultures al of niet geknipt, of een kombinatie hiervan.
De monokultures met 1 plant per bak zijn niet geknipt. Van de monokultures met 6 (C,P) of 12 (A) planten per bak zijn alle planten in een bak niet geknipt (n), lang (l) (plantedelen op 10 cm van grondoppervlak afgeknipt) of kort (k) (op 1 cm vanaf grondopp.) afgeknipt.
De mengkultures zijn volgens een kombinatie van deze knipmanieren behandeld, waarbij steeds één plantesoort in een bak op dezelfde manier is geknipt. Zo ontstonden er voor b.v. de mengkulture Cal - Agr de volgende 9 kombinaties: nn (zowel C als A niet geknipt), nl (C niet, A lang geknipt), nk, ln, ll, lk, kn, kl, en kk.
Uiteraard zijn deze knipmethodes identiek voor alle voedselnivo's uitgevoerd, alles in duplo.

Het afgeknipte plantenmateriaal is in papieren zakjes gedurende minimaal 24 uur gedroogd bij 70 °C, waarna het is gewogen (totaalgewicht per plantesoort per bak).

2.4 Eindoogst

Alle planten zijn bij de eindoogst (70 dagen na aanvang van de proef) op grondoppervlak afgeknipt en de wortelmassa's gescheiden (gaat droog het best). Bij riet is oud en nieuw wortelmateriaal apart gehouden. Het aantal bovengrondse scheuten (bij Calamagrostis vanaf de grond, bij Phragmites zijn ook hogere splitsingen meegerekend) is bepaald (niet van Agrostis). Deze verschillende frakties zijn ook allemaal na drogen gewogen (totaalgewicht per plantenonderdeel, per plantensoort per bak).

Van de bakken met ongeknipte planten zijn bij de eindoogst grondmonsters genomen. Van deze monsters werd na een nacht drogen bij 100 °C, daarna malen en weer drogen het totaal N-gehalte bepaald volgens de Kjelldahl-methode.

2.5 Verwerking van de gegevens

Om de invloed van het voedselnivo op de biomassa opbrengsten te bekijken zijn de gewichtsgegevens per voedselnivo onafhankelijk van het knipregime gemiddeld. Opbrengsten van planten die bij de beginkontrole (8 juni) dood waren zijn niet meegerekend, die aan het eind dood waren wel.
Bij Phragmites is het oude wortelgewicht (de oude oorspronkelijke houtige massa) in de verdere berekeningen steeds weggelaten, daar dit een zodanig groot deel van het totaalgewicht uitmaakt, dat dit de eventuele effekten t.g.v. voedselnivo of knipregime teniet zou doen.
Bij het middelen van spruit/wortel verhoudingen en aantallen stengels per plant is steeds eerst de uitkomst per bak berekend en pas daarna gemiddeld. De spruit/wortel verhoudingen zijn berekend aan de hand van eindspruitgewichten (dus de spruit aanwezig bij de eindoogst)

Daar reeds snel bleek dat de plantensterfte bij het hoogste voedselnivo (III) zeer groot was, is dit nivo niet betrokken in berekeningen per begrazingsregime. Ook bij de berekeningen van de konkurrentie is dit nivo verder geheel weggelaten.
Bij het berekenen van de gemiddeldes is geen rekening gehouden met het aantal planten in een bak dat het gewicht van de biomassa oplevert. De gemiddelde sterfte bij voedselnivo's I en II en per knipregime zijn tamelijk gelijk zo-

dat verschillen per bak over het algemeen uitgemiddeld worden. Het probleem bij het rekenen met biomassa's per plant is, dat bij sterfte van buurplanten de intraspecifieke konkurrentie, en daarmee het gewicht van de overblijvende plant beinvloed wordt. Daarom is gekozen voor het totaalgewicht aan plantefrakties per bak. (Alleen A heeft bij voedselnivo II een behoorlijke spreiding in de gebruikte uitkomsten).

Voor het berekenen van de konkurrentie koëfficienten is gebruik gemaakt van een konkurrentiemodel van Fresco.
Uitgangspunt van dit model is de 1 plant-populatie (1 plant per bak). De eindoogst daarvan (final yield, = in dit geval: potential yield) voor een soort x is Pot_x. De experimentele Pot_x in deze proef is dus alleen gemeten in de ongeknipte mono's met 1 plant.
Met deze Pot_x en met de opbrengst van een meer individuen-populatie (n planten per bak), die als totale yield heeft:

$$X_n = n.(Pot_x - \frac{n-1}{n}.\alpha_x . X_n)$$

is de intraspecifieke konkurrentie koëfficient, α, te berekenen.
Ervan uitgaande dat de α voor zowel ongeknipte als voor geknipte planten hetzelfde is, is(bij gebrek aan experimentele waarden voor geknipte mono's met 1 plant) de Pot_x voor geknipte planten berekend.
Deze Pot_x en α zijn weer nodig om de interspecifieke konkurrentie koëfficient te berekenen bij aanwezigheid van twee plantensoorten in een bak, rekening houdende met het aantal individuen. Wanneer n individuen van x samen met m individuen van een andere soort y groeien geldt:

$$X_{n,m} = n.(Pot_x - \frac{n-1}{n} . \alpha_x . X_{n,m} - \beta_x . Y_{m,n}).$$

(β_x is de interspecifieke konkurrentie koëff.)

De α, Pot_x en β, zijn allen berekend op basis van 3 biomassa getallen nl. de totale opbrengst van de plant (dus spruit van zowel tussen- als eindoogst + wortel), de eindspruit (spruit bij eindoogst) en eindplant (eindspruit + wortel). Er is aangenomen dat de spruitmassa in de eindsituatie (bij de eindoogst) het beste een beeld geeft van het effekt van begrazing. Vooral daar het effekt op de bovengrondse massa vaak als belangrijkste beschouwd wordt. Daarom is er verder alleen op de eindspruit-biomassa's ingegaan.

3. RESULTATEN

Uit fig. 1 blijkt dat Agrostis de hoogste biomassaopbrengst heeft. Geen enkele soort geeft bij een hoger nutriëntennivo een hogere opbrengst. Calamagrostis heeft bij nivo II een lagere opbrengst dan bij I. Bij voedselnivo III doen alle planten het slecht zoals ook reeds tijdens de groei in de kas te konstateren was. In de mengkultures geven alle drie soorten een minder grote opbrengst te zien dan in de mono's. Vooral Calamagrostis heeft te lijden van z'n buursoort. Wel ondervindt deze soort in de mengkulture minder negatieve gevolgen van het verhoogde voedselaanbod.

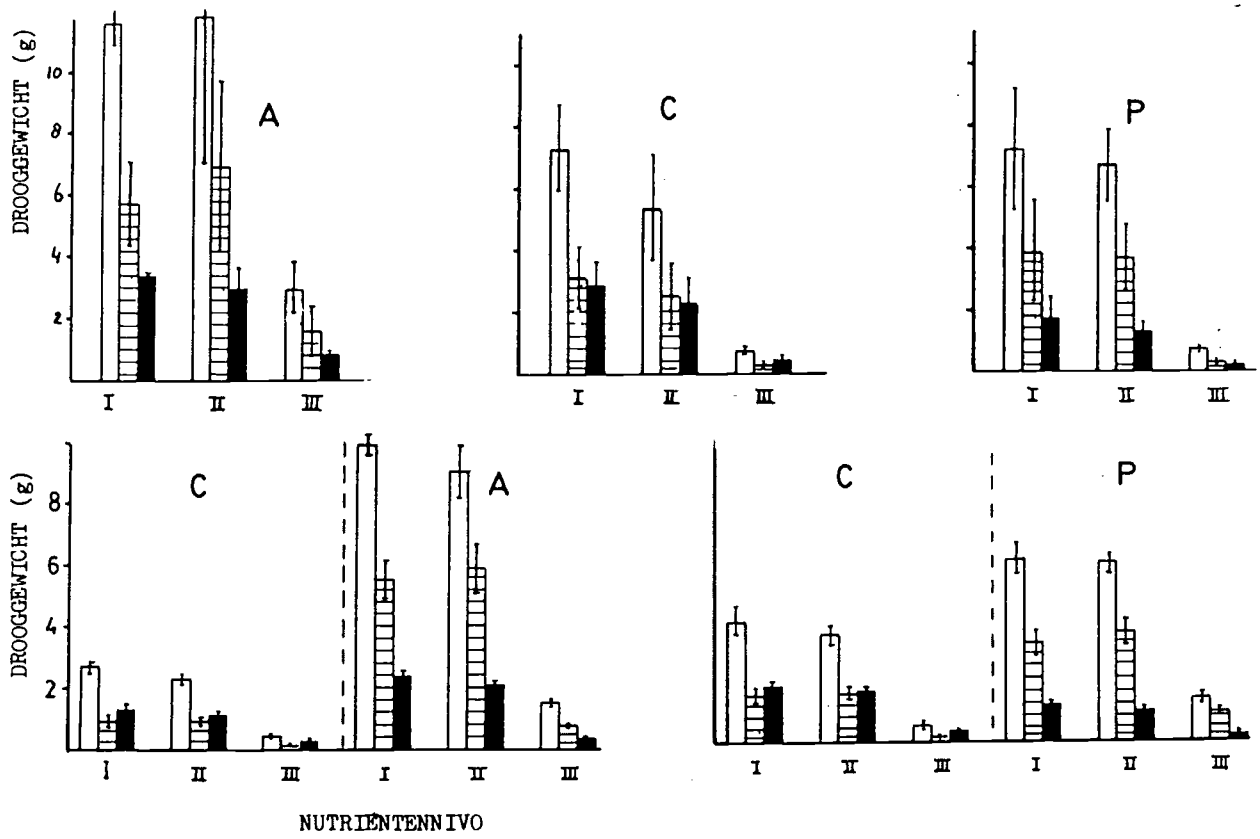


Fig. 1 Opbrengsten (drooggewichten) van de verschillende plantefrakties bij de drie verschillende nutrientennivo's

□ = totale opbrengst (eindopbrengst + tussenoogst)

▤ = eindspruit (spruit vanaf grondnivo bij de eindoogst, tussenoogst dus niet meegerekend)

■ = wortel

I is laagste, III is hoogste nutrientennivo. Het gaat steeds om totaalgewichten van alle planten(delen) per soort in een bak. Bóven de monokultures, onder de opbrengsten per plantesoort in de mengkultures CA en CP. Gemiddeldes per bak ± standaardfout.

Tabel 1 N-totaalbepalingen, na afloop van de proef, in grammen per bak voor de verschillende mono- en mengkultures. I,II,III : voedselnivo's.

	I	II	III
Calamagrostis	0.85	0.92	
Agrostis	0.66	0.84	0.80
Phragmites	0.67	1.16	0.08
Cal./Agr.	0.75	0.92	0.66
Cal./Phragm.	0.66	0.87	0.79

Uit tabel 1 blijkt dat de verschillen tussen de totale hoeveelheden gemeten stikstof in de grond, per voedselnivo en per plantesoort minimaal zijn en dat in enkele gevallen in voedselnivo III (het hoogste) zelfs minder N aanwezig is als in de lagere nivo's, terwijl de opbrengst ook lager is. Op grond van dit resultaat en de slechte groei van de planten op dit nutriëntennivo is besloten om nivo III verder buiten beschouwing te laten.

Het aantal stengels per plant (fig. 2) is over het algemeen bij nivo II kleiner dan bij I. Alleen Calamagrostis heeft in konkurrentie met Agrostis bij het hogere voedselnivo een hogere spruitdichtheid.

De spruit/wortel verhouding (S/W),(fig.2) is meestal bij voedselnivo II

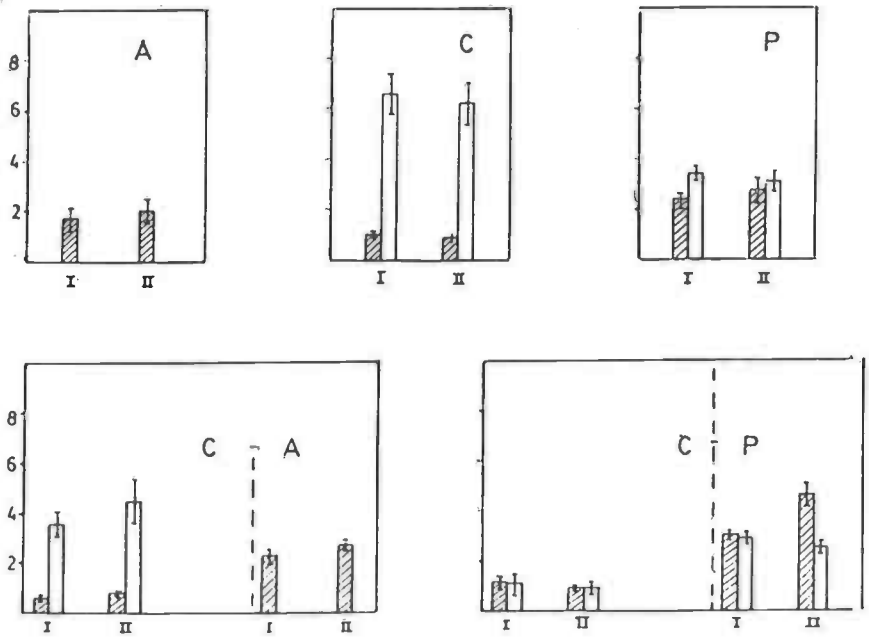


Fig. 2 Spruit/wortel verhouding ▨ en aantal stengels per plant □ , voor de verschillende voedselnivo's. Mono- (boven) en mengkultures (onder). Gem. per bak ± standaardfout.

het hoogst. Agrostis en Phragmites hebben in konkurrentie met Calamagrostis een hogere S/W dan in de monokultures.

In fig. 3 en 4, waarin de opbrengsten van de verschillende plantefrakties tegen het knipregime uitgezet zijn, zijn in de mengkultures de uitkomsten gebruikt waarin beide plantesoorten op dezelfde manier geknipt zijn (nn, ll, kk). De gemiddelde waarden waarbij de desbetreffende plantesoort slechts op één manier geknipt werd, in kombinatie met de andere soort die op alle drie de verschillende manieren geknipt werd (b.v. nn, nl, nk) levert een zelfde, zij het iets minder geprononceerd beeld op.

Er is een afname in droge biomassa te zien voor voornamelijk de (eind)-spruit,(en daardoor ook voor de totale plant), naarmate er korter wordt ge

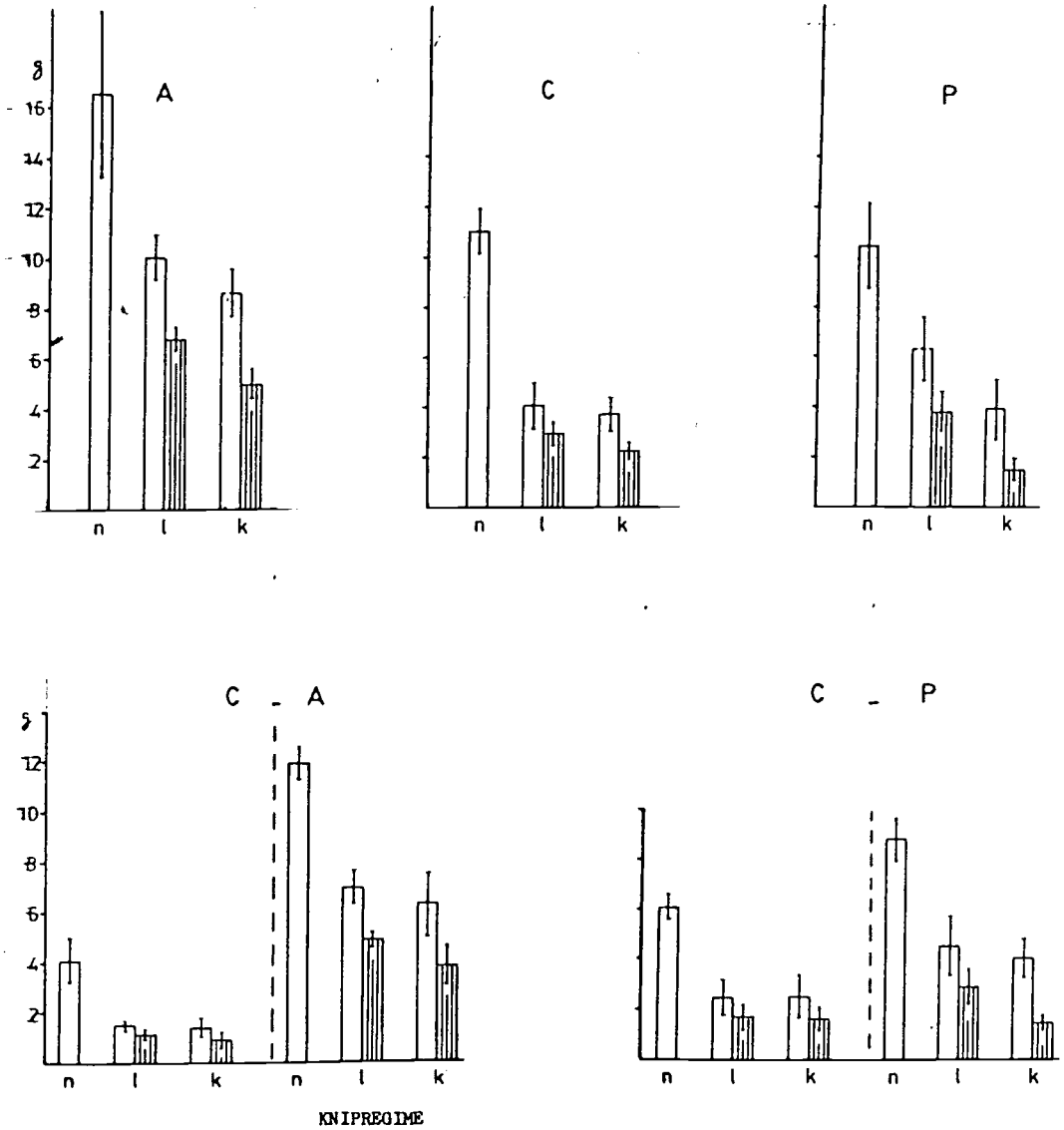


Fig. 3 Opbrengsten (drooggewichten) bij de verschillende knipregimes. □ = totale opbrengst (eindopbrengst + tussenoogst), ▥ = eindplant (eindspruit + wortel) Gem. per bak + standaardfout. Voor "n" zijn beide hoeveelheden gelijk. In de mengkultur - (onder) zijn beide plantesoorten identiek geknipt (beide niet, lang of kort).

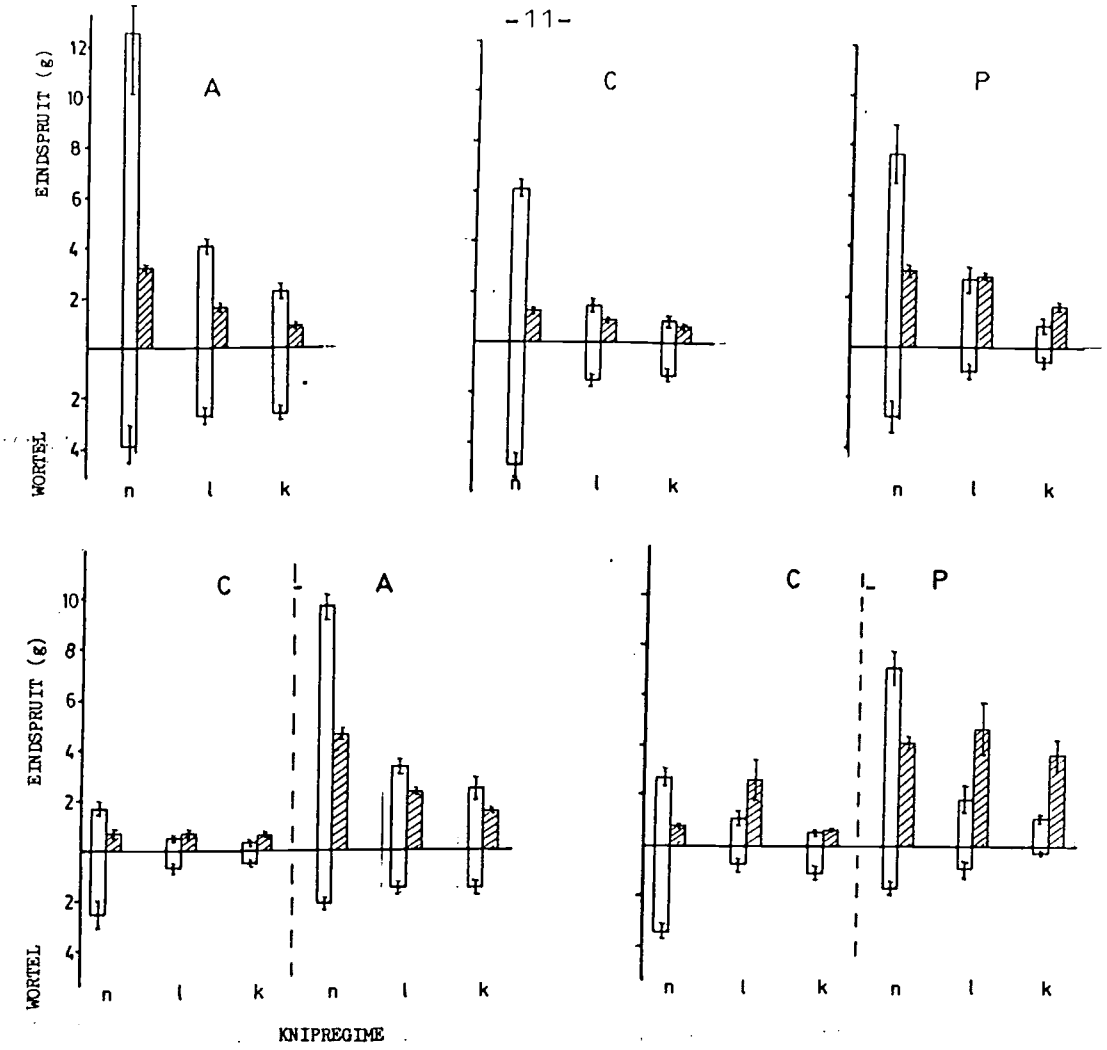


Fig. 4 Eindspruit- en wortelbiomassa's en spruit/wortel verhoudingen ▨ bij de verschillende de verschillende knipregimes. (Gem. per bak ± standaardfout). Beide plantesoorten in mengkultures (onder) identiek geknipt.

knipt. De wortelmassa heeft ongeveer hetzelfde gewicht bij lang en kort knippen. De opbrengstverschillen tussen lang en kort knippen bij Calamagrostis zijn zeer gering. In de mengkultures leveren alle drie plantesoorten, maar vooral Calamagrostis, minder biomassa. De verschillen tussen lang en kort knippen zijn nu ook bij Agrostis en Phragmites veel kleiner. Ook bij de opbrengstgewichten van de totale eindplant (gewicht van tussentijds afgeknipte delen niet meegerekend) (fig. 3), is het geringe verschil in opbrengst tussen lang en kort knippen bij Calamagrostis te zien.
In konkurrentie met Agrostis levert Calamagrostis slechts ongeveer een derde van de opbrengst die hij in monokulture produceert; in konkurrentie met Phragmites iets meer als de helft. Calamagrostis en Phragmites hebben dus een veel minder groot opbrengstverlies bij konkurrentie.

Het gewichtsverlies van C in konkurrentie, komt voor een groot deel voor rekening van achteruitgang in spruitmassa. De wortelmassa blijft relatief hoog.

Het aantal scheuten (fig. 5) neemt over het algemeen af bij knippen.

De spruit/wortel verhoudingen (fig. 4) nemen bij Agrostis en Phragmites af naarmate er korter wordt geknipt. Phragmites laat echter in konkurrentie met Calamagrostis bij lang knippen een hogere S/W zien. Calamagrostis heeft een vrijwel gelijk blijvende S/W bij alle knipregimes. In kombinatie met Phragmites is de S/W van Calamagrostis bij lang knippen duidelijk hoger dan bij de andere regimes.

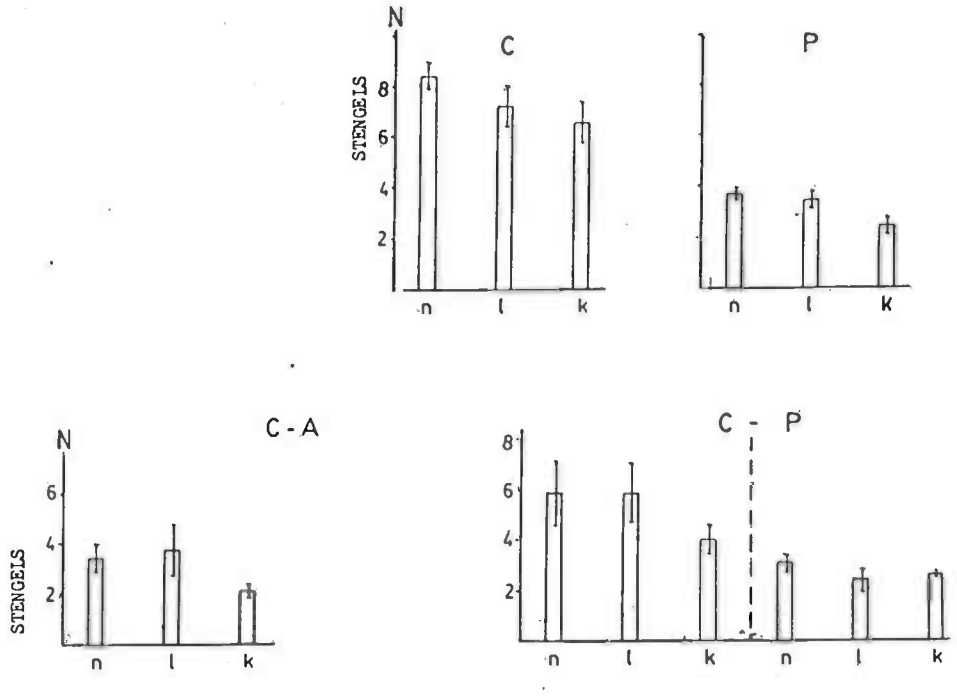


Fig. 5 Aantal stengels per plant bij de verschillende knipregimes (gem. per bak ± standaardfout). Beide plantesoorten in mengkultures (onder) identiek geknipt.

Deze vrijwel gelijk blijvende S/W van Calamagrostis is vnl. te wijten aan de zeer sterke afname van de wortelmassa bij knippen. Vooral bij Agrostis, maar ook bij Phragmites blijkt de reduktie van de wortelmassa bij knippen (veel) geringer te zijn.
Verder valt op dat de S/W van Agrostis en Phragmites in mengkultures hoger is dan in de monokultures, terwijl dit bij Calamagrostis juist andersom is.

Uit fig. 6 blijkt dat er bij Phragmites een sterk positieve korrelatie bestaat tussen de totale hoeveelheid geproduceerde spruit en het aanvangsgewicht van de wortel.

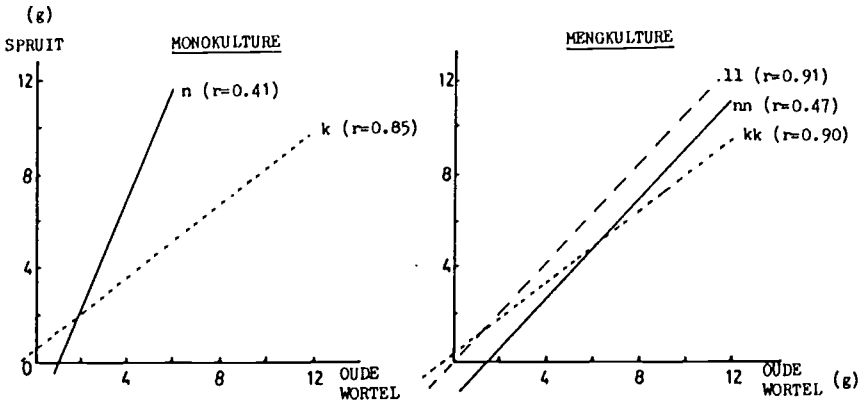


Fig. 6 Relatie oud wortelgewicht en totale spruitproduktie voor riet bij nutrientennivo's I en II. Gekorrigeerd voor plantenaantal.

			Eindspruit	Eindplant	Tot. opbr.
Calamagrostis	I	n	0.48	0.97	0.97
		l	0.11	0.25	0.37
		k	0.13	0.30	0.49
	II	n	0.48	1.02	1.02
		l	0.12	0.29	0.38
		k	0.05	0.17	0.28
Agrostis	I	n	1.57	1.75	1.75
		l	0.67	1.01	1.48
		k	0.41	0.73	1.31
	II	n	1.74	1.99	1.99
		l	0.47	0.63	0.94
		k	0.23	0.44	0.74
Phragmites	I	n	1.96	2.54	2.54
		l	0.43	0.51	0.87
		k	0.26	0.38	
	II	n	3.11	4.77	4.77
		l	1.66	2.83	4.77
		k	0.32	0.65	1.65

Tabel 2 Waarden van de potentiële opbrengst (Pot_x) voor de verschillende plantefrakties van C, A en P voor voedselnivo's I en II. Voor n (niet geknipt) experimenteel bepaald; de rest berekend.

De verschillende Pot_x waarden (opbrengst van een plant zonder enige vorm van konkurrentie), berekend uit de ongeknipte mono's met 1 plant en doorberekend voor de geknipte planten, staan in tabel 2 en bijlage 3. Bij Agrostis is van deze mono's 1 slechts de grootste biomassa genomen. Aangenomen is dat de plant met het laagste gewicht niet goed aangeslagen is en zodoende niet representatief. Overigens bleken de berekeningen met gebruik van een Pot_x, berekend uit beide plantegewichten niet wezenlijk te verschillen van de andere uitkomsten (zie voor berekening van Pot_x, α en β in dat geval bijlage 5).

In tabel 3 staan de intraspecifieke konkurrentiekoëfficienten (α). Dat de eindplant dezelfde α oplevert als de totale opbrengst komt door het feit dat de berekening is uitgevoerd voor ongeknipte planten. In dat geval is bij de eindoogst, eindplant (=spruit + wortel) natuurlijk gelijk aan de totale opbrengst.

Er blijkt dat C een gering voordelig effekt ondervindt van de aanwezigheid van meer planten van z'n eigen soort (negatieve α). A wordt licht benadeeld door buurplanten, P ook bij voedselnivo I, maar bij nivo II treedt er bij P meer konkurrentie op.

Tabel 3 Intraspecifieke konkurrentiekoëfficienten (α_x) voor C, A en P, voor de nivo's I en II. Drie verschillende berekeningswijzes (zie tekst).

		Eindspruit	Eindplant	Tot. opbr.
Calamagrostis	I	-0.126	-0.116	-0.116
	II	-0.147	-0.124	-0.124
Agrostis	I	0.076	0.050	0.050
	II	0.036	0.024	0.024
Phragmites	I	0.057	0.029	0.029
	II	0.290	0.433	0.433

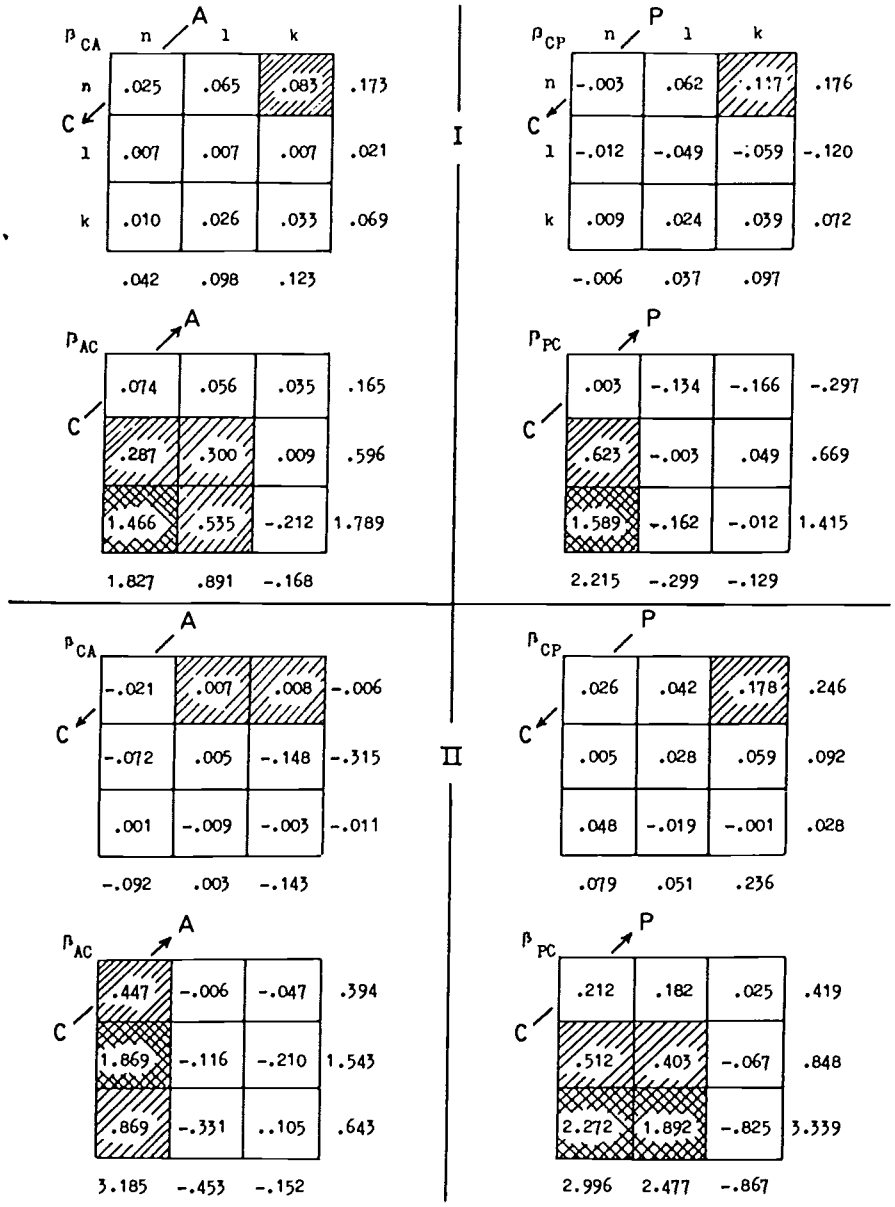


Fig. 7 Interspecifieke konkurrentiekoëfficienten (β_x) voor de verschillende knipkombinaties van CA en CP (met randtotalen) bij nutrientenivo's I en II.
$_{CA}$ is de invloed die C ondervindt van A etc. (β's niet"gesmoothed").
▨ = relatief tamelijk grote β , ▩ = relatief zeer grote β .

In fig. 7 staan de interspecifieke konkurrentiekoëfficienten (β's) weergegeven voor de verschillende knipkombinaties van C en A en C en P.

De in de vakjes vermelde getallen zijn uitkomsten na middeling van de duplowaarden, waarbij soms rekening werd gehouden met een bepaalde trend in een rij of kolom. Een enkele keer is slechts één van de waarden gebruikt indien een andere niet erg waarschijnlijk leek. (Duplowaarden staan vermeld in bijlage 14.) Uitkomsten na "smoothing" van de oorspronkelijk berekende interferentiekoëfficienten (weergegeven in bijlage 4) bleken niet erg bruikbaar bij de later toe te passen simulatie (zie diskussie). Overigens leverden ze wel een nagenoeg gelijk beeld op als de boven-

staande waarden (met uitzondering van β_{CA} bij voedselnivo II)
Smoothing is een methode om getallen een iets meer geëffend, gelijkmatiger verloop te laten aannemen, waardoor een bepaalde trend duidelijker zichtbaar wordt. In dit geval is ieder getal uit een hokje gemiddeld met de uitkomsten van alle aangrenzende hokjes, waarbij het desbetreffende getal 3 maal werd meegerekend. De randtotalen van de rijen en kolommen zijn ook weergegeven (zie verder foutendiskussie)
Voor de overzichtelijkheid zijn alleen de resultaten berekend uit de eindspruit gepresenteerd. (De andere getallen berekend uit de totale eindoogst en de totale produktie leverden een tamelijk overeenkomstig beeld op).

Uit deze interspecifieke konkurrentie tabellen is het volgende te halen:

- β_{CA} (de (negatieve) invloed die C van A ondervindt) is het grootst als C niet en A kort of lang geknipt wordt.
- β_{AC}, de remming van A t.g.v. C, is het grootst als C lang of kort wordt geknipt en A niet of lang (nivo I) of als A niet geknipt wordt. Bij voedselnivo II is lang en kort knippen relatief voordelig voor A.
- β_{CP} is het grootst als C niet en P kort geknipt wordt.
- β_{PC} is het grootst als P niet (of lang bij II) geknipt wordt en C lang of kort. Als P kort geknipt wordt leidt dit regelmatig tot voordeel (negatieve β), bij voedselnivo I zelfs al bij lang knippen.

Fig. 8 geeft de absolute hoeveelheid beinvloeding weer t.g.v. konkurrentie van de buursoort. Hiertoe zijn door simulatie de opbrengsten van beide soorten berekend, gebruik makend van de bekende Pot_x, α en β . Deze gesimuleerde opbrengsten zijn vergeleken met de biomassa die een plantesoort zou opleveren, indien er totaal geen konkurrentie zou plaatsvinden ($N.Pot_x$). Hieruit zijn percentages toe- of afname (of stimulans of remming) t.g.v. de α en β berekend t.o.v. de Pot_x. De gesimuleerde biomassa's en de percentages staan in bijlage 6 (zie voor voedselnivo II bijlage 6 en 7). De nodige problemen bij deze simulatie worden behandeld in de foutendiskussie.
Zodra één van de konkurrerende soorten een gesimuleerd negatief gewicht opleverde , zodat de buursoort theoretisch dus in monokultuur groeide, zijn van beide soorten geen percentages beinvloeding weergegeven.
De eventuele resultaten die fig. 8 oplevert zijn de volgende:

- Bij voedselnivo I heeft C relatief veel nadeel als het lang (en A niet), of kort geknipt wordt, terwijl A bij kort knippen juist minder konkurrentie ondervindt. Niet knippen is voor A ongunstig.
- Bij het 2e voedselnivo geldt voor C hetzelfde als voor I, met dit verschil dat kort knippen minder nadeel en deels zelfs voordeel oplevert voor C. A heeft bij dit nivo vaker voordeel van C, met name als het kort geknipt wordt en C niet en als A lang en C kort geknipt wordt.

- Bij voedselnivo I is lang knippen voor C gunstig terwijl A juist bij kort

knippen relatief veel voordeel heeft. Kort knippen is weer voor C ongunstig.

- Voedselnivo II laat nu voor C bij lang knippen juist een ongunstig effekt zien. Beide soorten kort knippen is in het voordeel van P.

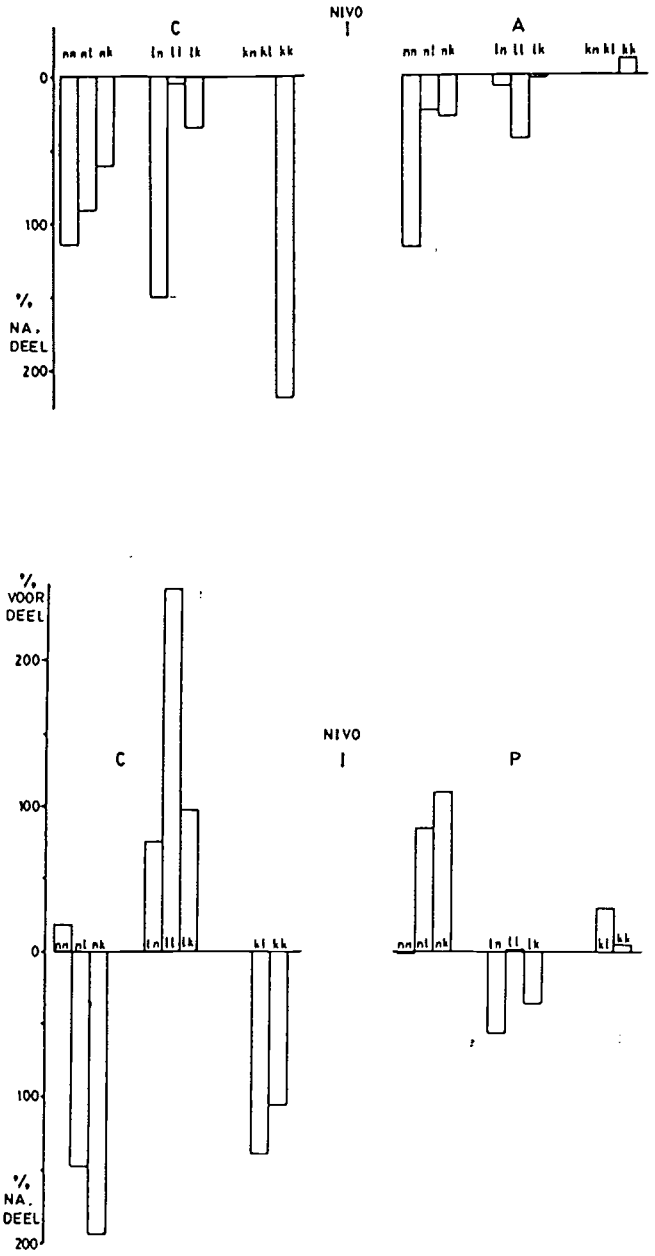


Fig. 8 Percentage voor- of nadeel wat de plant t.g.v. interspecifieke konkurrentie van de andere soort ondervindt. Uitgedrukt in % t.o.v. n.Pot$_x$ (theoretische opbrengst zonder enige vorm van konkurrentie),(Bij notatie nn, nl etc. is steeds eerstgenoemde de C, tweede de A of P.

4. DISKUSSIE

Het feit dat er bijna steeds een lagere biomassa-produktie valt waar te nemen bij verhoging van het nutriëntenaanbod kan er op wijzen dat in ieder geval voedselnivo II enIII een te hoog voedingsgehalte bevatten voor optimale groei. Of het optimum groeipunt nog beneden nivo I, dan wel tussen I en II ligt valt hieruit niet te konkluderen. Daartoe is de maksimale hoeveelheid gebruikte stikstof bij nivo I berekend, gebruik makend van literatuurgegevens over stikstofgehaltes in Agrostis stolonifera en Calamagrostis epigeios. Hieruit blijkt dat bij maksimale groei in dit experiment tussen de 0.28 en 0.42 g N door A.stolonifera (van Donk & Visser, 1983), resp. 0.16 g N door A. stolonifera en 0.12 g door C. epigeios (Dijkstra & Prins, in prep.) gebruikt zou zijn. In voedselnivo I is 0.42 g N gekomen zodat duidelijk mag zijn dat zelfs bij dit laagste nivo niet alle N is opgenomen door de planten, zodat stikstof niet beperkend kan zijn geweest. Het optimum-groei voedingsgehalte zal dus nog beneden nivo I liggen. Brouwer (1967) noemt dat planten na voortdurende stikstof tekorten - zoals dat in de veldsituatie in de Lauwerszee het geval zou kunnen zijn - weinig respons op vernieuwde N voorziening vertonen. Dat zou hier eventueel een rol kunnen spelen. De gemeten N-gehaltes in de bodem die vrijwel niet verschillen per voedselnivo zijn dus niet te gebruiken. Omdat de planten al genoeg stikstof in nivo I hebben zou het N-gehalte in II en III duidelijk hoger moeten zijn. Dat dit niet het geval is, is waarschijnlijk te wijten aan het in gasvorm verdwijnen van stikstof vooral in de nattere bakken. Dit is zeker bij het hoogste voedselnivo zeer goed denkbaar, daar de doorworteling (dus ook wateropname) daarin gering was, zodat een te vochtige bodem goed mogelijk is geweest.

Vooral Calamagrostis had blijkbaar te lijden van een verhoogd voedselaanbod gezien de sterke afname van biomassa bij nivo II t.o.v. I in de mono's en de minder sterke afname in konkurrentie met A of P. Blijkbaar heeft de plant voordeel van de aanwezigheid van meer planten van andere óf van eigen soort, zoals blijkt uit de negatieve intraspecifieke konkurrentie koëfficient. Wel moet gezegd dat Calamagrostis in konkurrentie met A en P een relatief grote wortelmassa in stand houdt, wat hem het grotere konkurrentievermogen kan opleveren.

Dat de spruit/wortel verhouding, meestal bij voedselnivo II het hoogst is, is het gevolg van een afname van de wortelmassa, zoals ook Brouwer (1983) en Deschênes & Marc (1974) dat vinden, bij verhoging van het nutriëntengehalte en het gelijk blijven of zelfs toenemen van de hoeveelheid spruit (Remison 1978).

De afname van de hoeveelheid biomassa naarmate er korter wordt geknipt, is in overeenstemming met wat Harris (1978) vond. Vooral het verschil wel en niet knippen is zeer duidelijk. Het onderscheid tussen lang en kort knippen is zeker bij Calamagrostis minder uitgesproken.

Doordat Calamagrostis bij knippen een relatief sterke afname heeft van de wortelmassa - veel meer dan A en P - en een minder sterke afname van de hoeveelheid spruit, neemt z'n spruit/wortel verhouding bij knippen relatief weinig af. Deze afname van wortelmassa bij knippen is al door vele anderen gevonden, met als verklaring dat veel assimilaten naar de nieuw te vormen scheuten worden vervoerd, ten koste van de hoeveelheid wortel (o.a. Harris 1978; Brouwer, 1983; Alberda, 1966; Ennik, 1976; Ryle & Powell, 1975; Chapin & Slack, 1979).

Agrostis en Phragmites besteden dus kennelijk veel energie aan het op peil houden van de wortelmassa, met als konsekwentie dat ze meer in spruitgewicht achteruitgaan.

Calamagrostis heeft dus bij knippen, door de geringe afname van de S/W op korte termijn een voordeel in de konkurrentie. Doordat echter A en P een uitgebreid wortelsysteem onderhouden zouden deze planten wel eens op langere termijn de sterkere konkurrenten kunnen zijn.

Opvallend is dat in de kombinatie CP beide plantesoorten relatief veel biomassa produceren. Ook het onderscheid tussen lang en kort knippen valt dan weg. Riet produceert bij kort knippen in dit geval zelfs evenveel totale opbrengst (en meer spruit) dan in de monokulture. Bij lang knippen hebben ze beide ook een hogere S/W. Dit is moeilijk te verklaren maar misschien dat toxiciteit van het nutriëntennivo een rol speelt.

De geringe afname van het aantal scheuten bij knippen, die hier te konstateren valt, is in tegenspraak met wat Harris (1978) vond. Misschien dat meerdere keren knippen wel een toename veroorzaakt.

De sterke positieve korrelatie die er bestaat tussen "oud-wortelgewicht" en de totale hoeveelheid geproduceerde spruit heeft het nadelige effekt opgeleverd van een niet-identieke beginsituatie. Ook de totale aanvangs-wortelmassa's per bak waren niet gelijk. Deze ondergrondse reservevoorraden kunnen een minder grote gevoeligheid veroorzaken voor knippen (Chapin & Slack, 1979; Sullivan & Sprague, 1943; Ward & Blaser, 1961). Mogelijk is dat de reden van de minder variërende S/W van Phragmites vergeleken met Agrostis. Bij knippen zal een deel van de reserve energie voor de spruitontwikkeling worden aangewend.

Het feit dat Calamagrostis een negatieve α heeft en bij het tweede voedselnivo in enkele gevallen "voordeel" ondervindt van de aanwezigheid van Agrostis is voornamelijk te wijten aan het feit dat de mono's 1 van Calamagrostis het zeer slecht deden. Dit wijst op een toxisch effekt van het hoge nutriëntennivo. Er is zodoende eerder sprake van een"nadeel" voor een plant alleen in een bak , dan "voordeel" van de aanwezigheid van andere planten, van zowel eigen als andere soort.
De werkelijke konkurrentie kan daarom ook het best worden bekeken bij het laagste voedselnivo, temeer daar dat een beter vergelijkbare situatie oplevert met de voedselarme Lauwerszeepolder.

Kort knippen heeft op het konkurrentievermogen van Agrostis en Phragmites (voedselnivo I, fig. 8) een tamelijk gunstig effekt. Uit de interspecifieke konkurrentie koëfficienten is gebleken dat P en A zwakkere konkurrenten waren. Dit verschijnsel dat zwakkere "competitors" relatief sterk konkurreren als ze kort geknipt worden werd ook gevonden door Grime (1973).
Vooral P en in mindere mate A heeft een hoge S/W verhouding bij kort knippen, maar de vrij konstant blijvende S/W van Calamagrostis bij "begrazing" is blijkbaar zoals al eerder genoemd, geen garantie voor een sterk blijvend konkurrentievermogen.
De hoge S/W verhouding van riet wordt vertekend door het voordeel dat de spruitgroei heeft van de reservevoorraad aan oude wortelmassa. Bij uitputting van deze massa zal P hoogstwaarschijnlijk veel minder goed bestand zijn tegen begrazing.

Zou men op grond van deze resultaten een uitspraak willen doen over een een beheersmaatregel om Calamagrostis-uitbreiding tegen te gaan, of zelfs het areaal in te krimpen d.m.v. begrazing, dan zijn de volgende knipkombinaties van belang:

1. nn (Calamagrostis niet en A en P niet geknipt) voor de onbegraasde situatie.
2. nl (C niet en A en P lang geknipt) indien men er van uit gaat (zoals Beemster & Terpstra, 19 vinden) dat koeien Calamagrostis niet eten en A en P lang afgrazen.
3. kk, indien men paardenbegrazing toepast.

ad. 1. Geen begrazing lijkt voor de kombinatie CA geen voordeel op te leveren voor Calamagrostis zoals uit de veldsituatie blijkt (er wordt alleen naar nivo I gekeken, fig. 8). Bij CP werkt niet begrazen wel in het voordeel van C.

ad. 2. Koeiebegrazing (nl) blijkt voor Agrostis relatief gunstig te zijn en

voor Phragmites helemaal. Deze soorten hebben duidelijk minder konkurrentie van C te duchten of hebben er zelfs "voordeel" van.

ad. 3. Paardebegrazing (kk) is ook in beide gevallen sterk in het voordeel van A en P. Calamagrostis wordt redelijk bekonkurreerd , en A en P hebben voordeel van deze situatie.

Uit recente gegevens van onderzoek van Dijkstra & Prins (in prep.) is gebleken dat koeien ook wel degelijk Calamagrostis eten, zodat ook de knipkombinatie ll van belang wordt. Dit blijkt echter gunstig op Calamagrostisuitbreiding te werken, wat men niet wil. In dit laatste onderzoek werd het eten van Phragmites door paarden niet waargenomen. He t effekt van de knipkombinatie kn voor CP is niet uit fig. 8 te halen, maar de β 's wijzen op een voordeel voor P.
Bij zowel de koeie- als paardebegrazing moet wel rekening gehouden wordem met de eerder genoemde"schijnbare" resistentie van Phragmites tegen begrazing op korte termijn dank zij z'n grote reservevoorraad in de wortels.

Duidelijk is dus dat voorkeur van dieren voor een bepaalde plantesoort een relatieve zaak is. Toch blijkt begrazing door paarden het meest in het nadeel van Calamagrostis te werken. Overigens moet niet teveel waarde aan deze konklusies gehecht worden.

5. FOUTENDISKUSSIE

5.1 Verwerking gegevens

Bij de simulatie van de eindgewichten van de spruit voor de verschillende konkurrerende plantesoorten, gebruik makend van de berekende Pot_x, α en β is gebleken dat er tamelijk veel negatieve biomassa's tevoorschijn komen. Dit betekent dat deze soort volgens de simulatie niet kan groeien en dat de buursoort dus in monokulture groeit. In werkelijkheid waren er wel degelijk spruit-opbrengsten van beide soorten.

Hieronder worden een aantal problemen en fouten betreffende de uitwerking van de gegevens behandeld met een enkele aanwijzing tot verbetering.

* Het gebruikte model gaat niet op bij zeer lage dichtheden. Door de slechte groei van één plant in een bak, vooral bij Calamagrostis, is er een zeer lage Pot_x geschat. Hierdoor is ook een lage zelfs negatieve waarde voor de intraspecifieke konkurrentie koëfficient (α) berekend. Het werken met de negatieve α's is waarschijnlijk niet toepasbaar. In dat geval is er nl. eigenlijk geen intraspecifieke konkurrentie aangetoond. Misschien dat het op nul stellen van deze α's funktioneler is. Waarschijnlijk kunnen de Pot_x en α beter berekend worden uit monokultures met verschillende dichtheden. De moeilijke groei van 1 plant in een bak wordt dan omzeild.
* De aanname dat de α voor ongeknipte en lang- of kortgeknipte planten dezelfde is, kan fout zijn. Doordat knippen effekt heeft op zowel de boven- als ondergrondse biomassa is het goed voor te stellen dat de invloed op elkaar geringer wordt bij knippen. Afgezien van de invloed van de β zouden echter de ongeknipte bakken nog wel een redelijke simulatie moeten opleveren.
* De duplowaarden van de interspecifieke konkurrentie koëfficienten liggen soms erg ver uiteen. Vaak is er gemiddeld, soms rekening houdende met de trend in een kolom of rij, soms zijn"vreemde afwijkende" waarden er uitgegooid. Dit kan grote invloed hebben op het verloop van de β's en de erna volgende simulatie. Meer replica-waarden zouden meer betrouwbare gemiddelden opleveren.
* De in eerste instantie toegepaste manier van "smoothing", waarbij de overeenkomstige randtotalen met elkaar worden vermenigvuldigd en daarna gedeeld door het eindtotaal (totaal van de randtotalen)bleek niet toepasbaar te zijn zodra er negatieve waarden in voorkomen. Deze techniek van smoothing

kan namelijk effekt hebben op het teken van de waarde. Het optellen van een vaste waarde bij alle getallen, zodat alles positief wordt, leidt tot verkeerde verhoudingen van de getallen.

* De manier van smoothen die daarna is gebruikt, nl. door de waarde uit een hokje te middelen met de waarden uit alle omliggende hokjes, waarbij het desbetreffende getal 3 maal werd meegerekend, bleek ook nog te veel invloed te hebben op het verloop van de β's. Bij simulatie kwamen er erg veel negatieve spruit-opbrengsten uit (soms in 6 van de 9 gevallen).
* Het alternatief, niet smoothen en werken met de direkte gemiddelde en verkozen β's heeft een redelijk resultaat opgeleverd (overigens nog met negatieve gewichten). Blijkbaar heeft deze voorbewerking van de β's al behoorlijk veel invloed op het verloop.
* Nadeel van niet smoothen is dat er weinig of niets gedaan wordt aan het duidelijker aangeven van bepaalde trends. Toch kan het "doordrukken" van van een bepaalde trend een erg vertekend beeld geven.

5.2 Proefopzet

* Om minder variatie in de groeiomstandigheden te hebben is het beter om de (Lauwerszee)grond eerst te zeven of eventueel zelfs potgrond te gebruiken. In dit laatste geval is het wel een nadeel dat de natuurlijke situatie minder goed nagebootst wordt.
* Er kan beter met twee nutriëntennivo's gewerkt worden, met meer replika's. Dit zal minder variabele gemiddelden opleveren.
* De nutriëntennivo's kunnen beter lager zijn, en waarschijnlijk beter over langere tijd verspreid toegevoegd kunnen worden, om te voorkomen dat de planten negatieve gevolgen ondervinden van de nutriënten-toevoeging.
* Het begingewicht van vooral de Phragmitesplanten moet meer gelijk zijn. Verschillen in de hoeveelheid reservevoorraadin oud wortelmateriaal zijn van behoorlijke invloed op de spruitmassa.
* Een minder lekke kas kan voorkomen dat de bakken bij regenbuien verzuipen.
* De tijdsduur van het groei-experiment zou langer kunnen, zeker om de effekten van het voedselnivo duidelijk te maken. Een keer vaker knippen zou misschien het effekt van knippen duidelijker aangeven.

6. SAMENVATTING

Een achterliggende vraag bij dit onderzoek was of paardenbegrazing - zoals dat door de RIJP (Rijksdienst voor Ijsselmeerpolders) aangewend zal gaan worden- een geschikte manier is om verruiging van de Lauwersmeerpolder door duinriet (Calamagrostis epigeios)(C), te voorkomen. Volgens eerder onderzoek eten koeien geen duinriet. Het is bekend dat paarden de vegetatie kort afgrazen, koeien juist lang.

In een kasexperiment zijn in plastic bakken in Lauwerszeezand mono- en mengkultures geplant van C met de andere, veel in de Lauwersmeerpolder voorkomende soorten, Agrostis stolonifera (A) en Phragmites australis (P). Om begrazing te simuleren zijn de planten na 40 dagen op een bepaalde lengte afgeknipt (niet, lang en kort), of een kombinatie hiervan en na 70 dagen geoogst.
Om de invloed van knippen op groei en konkurrentievermogen van C t.o.v. z'n buursoorten te kunnen bekijken, is gekeken naar biomassaopbrengsten (boven- en ondergronds), spruitdichtheden en allokatie van droge stof (o.a. spruitwortelverhouding, S/W). Het verschil tussen intra- en interspecifieke konkurrentie was te berekenen door te werken met een additieve opzet van de mengkultures. De gegevens zijn verwerkt met een konkurrentiemodel van Fresco. Het experiment is bij drie verschillende nutriëntennivo's uitgevoerd.

Tijdens het experiment blijkt dat bij de hogere nutriëntennivo's een geringere biomassaproduktie te zien is. Blijkbaar bevat het laagste nivo reeds voldoende stikstof, terwijl de overmaat aan N bij de hogere nivo's waarschijnlijk in gasvorm verdwijnt.
Vooral C blijkt minder goed te groeien bij de hogere nutriëntennivo's. Het heeft een hogere S/W verhouding bij nivo II t.g.v. een afname van de wortelmassa. Het heeft voordeel van meerdere buurplanten van zowel eigen als konkurrerende soort (negatieve intraspecifieke konkurrentiekoëfficient). Het beste kan daarom naar de effekten van knippen bij het laagste nivo gekeken worden, daar dit het meest vergelijkbaar is met de voedselarme Lauwersmeerpolder.

Bij knippen is een afname te zien van de bovengrondse biomassa en, vooral bij C,(veel sterker dan bij A en P) is er een sterke afname van de wortelmassa, zodat z'n S/W verhouding relatief weinig afneemt. Op korte termijn zal dit een voordeel zijn voor C, maar door het grotere

wortelstelsel van A en P zouden deze soorten op langere termijn wel eens de sterkere konkurrenten kunnen zijn. Er is een geringe afname van het aantal scheuten te zien.
De zwakkere "competitors" A en P (wat blijkt uit de interspecifieke konkurrentiekoëfficient) blijken, zoals ook in eerdere onderzoeken naar voren kwam, relatief voordeel te hebben van kort knippen. De vrij konstant blijvende S/W van C bij knippen is blijkbaar geen garantie voor een sterk blijvend konkurrentievermogen. Riet heeft in eerste instantie na knippen voordeel van z'n reserve-voorraad in de wortelstokken.

Worden de resultaten uit dit onderzoek met de nodige voorzichtigheid gerelateerd aan de werkelijke veldsituatie dan blijkt dat C alleen voordeel heeft (zal verruigen) bij niet begrazen als het samen met P groeit. Calamagrostis heeft er sterk nadeel van als het niet begraasd wordt terwijl A en P wel kort gehouden worden. Beide konkurrerende soorten (A en P) kort afgrazen, zoals bij paardenbegrazing zal gebeuren werkt ook nadelig op C. Paardenbegrazing zou dus een goede manier zijn om verruiging te voorkomen.
Indien koeien C niet eten (en A en P lang afgrazen) zoals in onderzoek van Beemster en Terpstra (1984) werd aangetoond zou ook koeienbegrazing duinriet kunnen terugdringen.

7. LITERATUUR

Alberda,Th., 1966: The influence of reserve substances on dry matter production after defoliation. Proc.10th Int. Grassl. Congr. pp 140-147.

Beemster, N. & H. Terpstra, 1985: Het gedrag van pinken en hun invloed op de vegetatie in het beweidingsgebied Schildhoek/ Pampusplaat in 1983. Dokt. verslag Pl. oec. RUG/RIJP

Brouwer, R., 1963: Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. Jaarboek I.B.S.:31-39.

Brouwer, R., 1967: Beziehungen zwischen Spross- und Wurzelwachstum. Angew. Bot. 41:244-254.

Brouwer, R., 1983: Functional equilibrium : sense or nomsense? Neth. J. Agric. Sci. 31:335-348.

Chapin, F.S. & M. Slack, 1979: Effect of defoliation upon root growth, phosphate absorption and respiration in nutrient-limited tundra graminoids . Oecologia 42:67-79.

Davidson, J.L. & F.L. Milthorpe, 1966: The effect of defoliation on the carbon balance in Dactylis glomerata. Ann. Bot. 30:185-198.

Deschênes, J.M., 1974: Intraspecific competition in experimental populations of weeds. Can. J. Bot. 52:1415-1421.

Dijkstra, N. & M. Prins, in prep

Donk, R.van & H. Visser, 1983: De werking van de response analyse en het dynamisch groeimodel, toegepast op vegetatiepatronen in de Lauwerszeepolder. Doct. verslag Lab. voor Plantenoecologie, Haren.

Eagles, C.F., 1972: Competition for light and nutrients between natural populations of Dactylis glomerata. J. Appl. Ecol. 9:141-151.

Ennik, G.C., 1976: De invloed van stikstofbemesting en oogstfrequentie op de beworteling van gras. De Buffer 22:1-5.

Fresco, L.F.M., A.O. Nicholls, M.P. Austin, R. Groves & P.E. Kaye, 1984: Yield-density relationships as a basis for the interpretation of mixed growth experiments, using an additive experiment with Sylibum marianum and Cirsium vulgare. Voortgangsverslag R.U. Groningen.

Grime, J.P., 1973: Control of species in herbaceous vegetation. J. Env. Management 1:151-167.

Harris, W., 1978: Defoliation as a determinant of the growth, persistence and composition of pasture. In: Wilson, J.R. Plant relations in pastures. Melbourne pp. 67-85.

Inouye, R.S. & W.M. Schaffer, 1981: On the ecological meaning of ratio (de Wit) diagrams in plant ecology. Ecology 62(6):1679-1681.

King, J., 1971: Competition between established and newly sown grass species. J. Br. Grassl. Soc. 26:221-229.

Marshall, C. & G.R. Sagar, 1968: The distribution of assimilates in Lolium multiflorum Lam. following differential defoliation. Ann. Bot. 32:715-719.

Remison, S.U., 1978: The effects of mineral nutrition density on root interactions in three grass species. Ann. Bot. 42:277-283.

Ryle, G.J.A. & C.E. Powell, 1975: Defoliation and regrowth in the Graminacious plant. Ann. Bot. 39:297-310.

Snaydon, R.W., 1971: An analysis of the competition between plants of Trifolium repens L. populations collected from contrasting soils. J. Appl. Ecol. 7:687-697.

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.

Sullivan, J.T. & V.G. Sprague, 1943: Composition of the roots and stubble of perennial ryegrass following partial defoliation. Pl. Physiol. 18:656-670.

Ward, C.Y. & R.E. Blaser, 1961: Carbohydrate food reserves and leaf area in regrowth of orchard grass. Crop. Sci. 1:366-370.

BIJLAGE 1

Recept 16 x ingedikt Hoagland. Hoeveelheden per vat van 67 liter:

5360 ml	1 Molair	KNO_3
5360 ml	1 M	$Ca(NO_3)_2$
2144 ml	1 M	$MgSO_4$
1072 ml	1 M	KH_2PO_4
+ sporenelementen en Fe-rexanol		

BIJLAGE 2

Zie tabel 2.

BIJLAGE 3

Dulplowaarden van de potentiële opbrengst (Pot_x) voor de verschillende plantefrakties van C, A, en P, voor voedselnivo's I en II. (zie ook tabel 2).

			Eindspruit	Eindplant	Tot. opbr.
Calamagrostis	I	n	0.38	0.79	0.79
			0.57	1.14	1.14
		l	0.11	0.25	0.41
			0.11	0.24	0.33
		k	0.09	0.22	0.39
			0.16	0.37	0.58
	II	n	0.54	1.21	1.21
			0.41	0.83	0.83
		l	0.06	0.15	0.19
			0.17	0.42	0.56
		k	0.02	0.11	0.17
			0.08	0.22	0.39
Agrostis	I	n	1.63	1.75	1.75
			1.58	1.75	1.75
		l	0.67	0.99	1.61
			0.71	1.02	1.34
		k	0.32	0.60	1.27
			0.52	0.86	1.34
	II	n	1.17	1.28	1.28
			2.41	2.69	2.69
		l	0.39	0.57	0.89
			0.57	0.69	0.99
		k	0.21	0.44	0.76
			0.26	0.44	0.72
Phragmites	I	n	1.52	2.16	2.16
			2.39	2.91	2.91
		l	0.35	0.41	0.85
			0.51	0.60	0.89
		k	0.34	0.54	1.45
			0.17	0.21	0.50
	II	n	2.51	3.92	3.92
			3.70	5.61	5.61
		l	1.57	2.83	5.18
			1.74	2.82	4.35
		k	0.38	0.66	1.74
			0.25	0.64	1.56

BIJLAGE 4

Interspecifieke konkurrentie koëfficienten (β_x) voor de verschillende knipkombinaties van CA en CP (met randtotalen) bij nutriëntennivo's I en II. De β's zijn "gesmoothed". ▨ = relatief tamelijk grote β, ▩ = relatief zeer grote β
Bij A alleen de hoogste mono 1 gebruikt.

I

β_{CA} (A: n, l, k; C: n, l, k)

	n	l	k	
n	.026	.041	.055	.121
l	.019	.025	.029	.074
k	.012	.018	.023	.053
	.057	.083	.107	

β_{CP} (P: n, l, k; C: n, l, k)

	n	l	k	
n	-.001	.023	.051	.072
l	.001	.003	.002	.006
k	-.002	0	.006	.004
	-.002	.025	.058	

β_{AC} (A: ↗; C: ↙)

.144	.109	.078	.332
.412	.286	.093	.791
.920	.432	.035	1.387
1.476	.827	.206	

β_{PC} (P: ↗; C: ↙)

.083	.013	-.098	-.002
.395	.162	-.041	.516
.871	.220	-.025	1.066
1.349	.395	-.164	

II

β_{CA} (A: ↙; C: ↙)

-.021	-.026	-.019	-.065
-.029	-.020	-.055	-.104
-.012	-.031	-.027	-.070
-.062	-.077	-.100	

β_{CP} (P: ↙; C: ↙)

.025	.053	.111	.189
.018	.038	.051	.107
.026	.010	.011	.047
.069	.101	.172	

β_{AC} (A: ↗; C: ↙)

.515	.241	-.079	.676
.809	.214	-.128	.894
.672	.191	.057	.805
1.995	.645	-.264	

β_{PC} (P: ↗; C: ↙)

.289	.204	.099	.592
.812	.492	.185	1.489
1.604	.996	-.041	2.559
2.705	1.692	.242	

BIJLAGE 5

β_{AC} waarden bij gebruik van beide mono's 1 voor het berekenen van Pot_x
Niet gesmoothed. Pot_x en α waarden zijn ook aangegeven.(van Agrostis)

I

β_{AC} (C \ A)	n	l	k	
n	.035	.030	.025	.090
l	.165	.111	.007	.283
k	.769	.364	-.144	.989
	.969	.505	-.112	

II

β_{AC} (C \ A)	n	l	k	
n	.134	-.003	-.029	.102
l	.731	-.216	-.112	.403
k	-.311	-.143	-.156	-.610
	.554	-.362	-.297	

Pot_x	I	n	1.01	II	0.85
		l	0.44		0.27
		k	0.27		0.13
α			.017		-.021

BIJLAGE 6

Volledig gesimuleerde waarden van $nPot_x$, X_{mon} en X_{mix} resp. $nPot_y$, Y_{mon} en Y_{mix}, voor C en A bij twee verschillende voedselnivo's. Ook zijn de percentages voor- of nadeel t.o.v. $nPot_x$ (of $nPot_y$) t.g.v. resp. intra- en interspecifieke konkurrentie weergegeven. Er is gewerkt met 'ongesmoothe' β's.

	C					A				
	$n.Pot_x$	X_{mon}	% 1)	X_{mix}	% 2)	$n.Pot_y$	Y_{mon}	%	Y_{mix}	%
					I					
nn	2.88	7.78	(170.1)	4.51	(-113.5)	18.84	10.26	(-45.5)	8.08	(-116.0)
nl				5.16	(-91.0)	8.04	4,38	(-45.5)	2.49	(-23.5)
nk				6.04	(-60.4)	4.92	2.68	(-45.5)	1.30	(-28.0)
ln	0.66	1.78	(169.7)	0.79	(-150.0)				8.79	(-7.8)
ll				1.75	(-4.5)				0.96	(-42.5)
lk				1.55	(-34.8)				2.59	(-1.8)
kn	0.78	2.11	(170.5)	-0.74	(-270.5)				17.42	(38.0)
kl				-0.55	(-270.5)				6.16	(22.1)
kk				0.40	(-219.2)				3.23	(11.2)
					II					
nn	2.88	10.87	(277.4)	6.36	(-156.6)	20.88	14.96	(-28.4)	-9.48	(-71.6)
nl				10.14	(-25.3)	5.64	4.04	(-28.4)	4.56	(9.2)
nk				9.79	(-37.5)	2.76	1.98	(-28.3)	5.93	(143.1)
ln	0.72	2.72	(277.8)	1.00	(-238.9)				-1.06	(-71.6)
ll				2.03	(-95.8)				6.06	(35.8)
lk				-1.85					-1.36	(-71.6)
kn	0.30	1.13	(276.7)	0.95	(-60.0)				7.82	(-34.2)
kl				4.65	(117.3)				17.27	(234.6)
kk				1.19	(20.0)				0.90	(-39.1)

1) is: $\frac{X_{mon} - n.Pot_x}{n.Pot_x} .100\ \%$

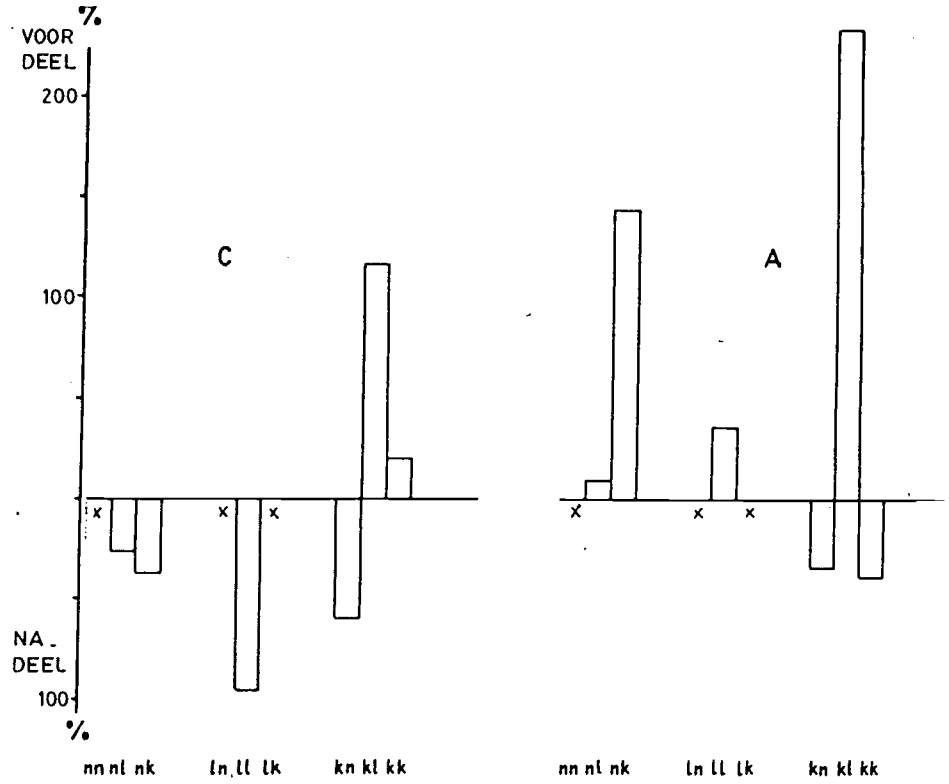
2) is: $\frac{X_{mix} - X_{mon}}{n.Pot_x} .100\ \%$ idem voor Y

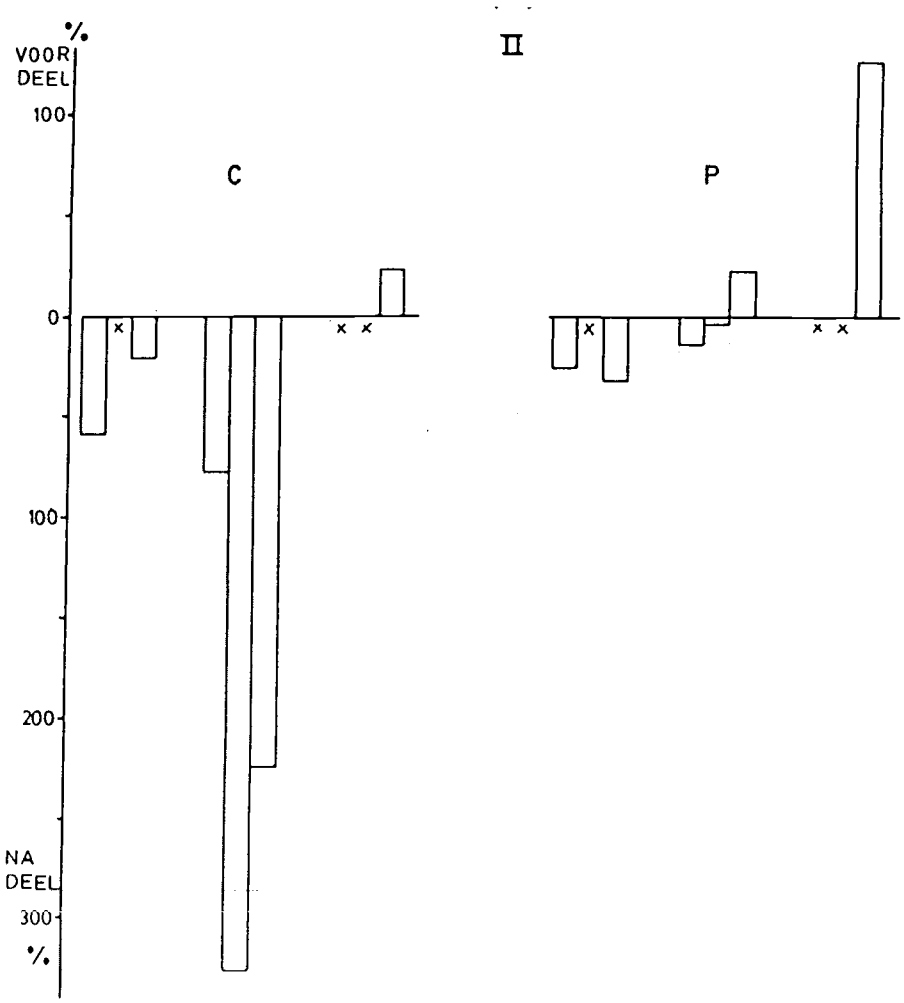
BIJLAGE 6a. Idem bijlage 6, voor de kombinatie C met P.

	C					P				
	$n.Pot_x$	X_{mon}	%	X_{mix}	%	$n.Pot_y$	Y_{mon}	%	Y_{mix}	%
					I					
nn	2.88	7.78	(170.1)	8.22	(15.3)	11.76	9.15	(-22.2)	9.04	(-0.9)
nl				3.54	(-147.2)	2.58	2.01	(-22.1)	4.22	(85.7)
nk				2.22	(-193.1)	1.56	1.21	(-22.4)	2.93	(110.3)
ln	0.66	1.78	(169.7)	2.28	(75.8)				2.53	(-56.3)
ll				3.42	(248.5)				2.06	(1.9)
lk				2.42	(97.0)				0.66	(-35.3)
kn	0.78	2.11	(170.5)	-9.33	(-270.5)				78.34	(588.4)
kl				1.03	(-138.5)				2.78	(29.8)
kk				1.29	(-105.1)				1.29	(5.1)
					II					
nn	2.88	10.87	(277.4)	9.19	(-58.3)	18.66	7.62	(-59.2)	2.84	(-25.6)
nl				12.15	(44.4)	9.96	4.07	(-59.1)	-1.35	(-40.9)
nk				10.24	(--21.9)	1.92	0.78	(-59.4)	0.16	(-32.3)
ln	0.72	2.72	(277.8)	2.16	(-77.8)				4.91	(-14.5)
ll				0.37	(-326.4)				3.70	(-3.7)
lk				1.10	(-225.0)				1.21	(22.4)
kn	0.30	1.13	(276.7)	1.42	(96.7)				-0.26	(-40.8)
kl				0.96	(-56.7)				-0.39	(-40.8)
kk				1.20	(23.3)				3.22	(127.1)

BIJLAGE 7

Percentage "voor"- of "nadeel" wat de plant t.g.v. interspecifieke konkurrentie van de andere soort ondervindt. Voor voedselnivo II. Uitgedrukt in % t.o.v. n . Pot_x . (Bij notatie nn, nl, etc. is steeds eerstgenoemde de C, tweede de A of de P.





BIJLAGE 8

Biomassa's (drooggewichten) in grammen van de monokultures

N: totaal aantal planten in een bak bij tussenkontrole; tussen haakjes staat evt. het aantal planten bij eindoogst vermeld.

a: drooggewicht tussenoogst op 12,13 juni

b: drooggewicht spruit bij eindoogst

c: " wortel " "

a+b: drooggewicht van totale produktie aan spruit.

b+c: " " " eindplant.

a+b+c: drooggewicht totale produktie.

S/W: spruit/wortel verhouding.

St : aantal stengels per plant.

Tussen haakjes staan achter a en b de aantallen stengels vermeld.
(Bij de tussen- en eindoogst op verschillende manieren geteld, dus als zodanig alleen binnen één oogst vergelijkbaar)

(A)

		N	a	b	c	a+b	b+c	a+b+c	S/W	St
I	n	12	-	10.417	3.128	10.417	13.545	13.545	3.33	
	n	12	-	10.056	3.496	10.056	13.552	13.552	2.08	
	l	12	4.855	4.255	3.386	9.113	7.641	12.499	1.26	
	l	11	2.270	4.345	3.187	6.615	7.532	9.802	1.36	
	k	12	5.173	2.044	2.620	7.217	4.664	9.837	0.78	
	k	12	3.776	3.329	3.305	7.105	6.634	10.410	1.01	
II	n	12	-	9.830	2.773	9.830	12.603	12.603	3.54	
	n	12	-	20.050	6.453	20.050	26.503	26.503	3.11	
	l	12	3.152	3.215	2.344	6.367	5.559	8.711	1.37	
	l	11	2.764	4.500	1.814	7.264	6.314	9.078	2.48	
	k	12	3.236	4.770	2.512	5.006	4.282	7.518	0.70	
	k	11	2.532	2.025	2.004	4.557	4.029	6.561	1.01	
III	n	10	-	1.980	0.802	1.980	2.782	2.782	2.47	
	n	12	-	5.228	1.438	5.228	6.666	6.666	3.64	
	l	12	0.633	1.073	0.698	1.706	1.763	2.356	1.56	
	l	12	0.814	0.785	0.742	1.599	1.527	2.341	1.06	
	k	12	1.328	0.236	0.634	1.564	0.870	2.198	0.37	
	k	12	0.579	0.110	0.406	0.684	0.516	1.085	0.27	

(C)

		N	a	b	c	a+b	b+c	a+b+c	S/W	St
I	n	6	-	6.541 (37)	5.295	6.541	11.836	11.836	1.24	6.17
	n	5	-	5.962 (50)	5.030	5.962	10.992	10.992	1.19	10.0
	l	6	2.362 (46)	1.822 (27)	2.001	4.184	3.823	6.185	0.91	4.5
	l	6	1.331 (67)	1.920 (46)	1.733	3.251	3.653	4.984	1.11	7.67
	k	6	2.579 (75)	1.478 (32)	1.776	4.057	3.254	5.833	0.83	5.33
	k	4	1.344 (41)	1.069 (25)	1.236	2.413	2.305	3.649	0.86	6.25
II	n	5	-	6.797 (41)	5.801	6.797	12.598	12.598	1.17	8.20
	n	5	-	5.082 (45)	3.606	5.082	8.688	8.688	1.41	9.00
	l	6	0.574 (44)	1.333 (39)	1.289	1.880	2.622	3.196	1.03	6.50
	l	3	0.592 (27)	0.724 (16)	0.962	1.316	1.686	2.278	0.75	5.33
	k	6	0.952 (71)	0.391 (22)	1.502	1.343	1.893	2.845	0.26	3.83
	k	4	1.078 (31)	0.570 (19)	0.882	1.648	1.452	2.530	0.65	4.75
III	n	3	-	0.556 (5)	0.455	0.556	1.011	1.011	1.22	
	n	-								
	l	5	0.118 (9)	0.044 (2)	0.108	0.162	0.152	0.270	0.41	
	l	-								
	k	2 (-)	0.077 (4)	0.108 (0)	0.732		0.185	0.84	0.917	0.15
	k	2	0.112 (4)							

(P)

		N	a	b	c nieuw	c oud	a+b	b+c	a+b+c	S/W	S
I	n	5	-	6.129 (19)	3.515	3.806	6.129	9.644	9.644	1.74	3.
	n	6	-	11.046 (28)	4.162	7.948	11.046	15.208	15.208	2.65	4
	l	6	2.296 (8)	1.626 (3)	0.531	4.125	3.922	2.157	4.453	7.06	2.
	l	5	1.300 (6)	2.048 (18)	0.631	2.751	3.348	2.679	3.979	3.25	3.
	k	6	4.714 (16)	1.575 (19)	1.263	6.290	6.289	2.838	7.552	1.25	3.
	k	4	1.045 (5)	0.537 (12)	0.241	2.575	1.582	0.778	1.823	2.23	3.
II	n	5	-	5.699 (14)	1.506	4.192	5.699	7.205	7.205	3.78	2.
	n	4	-	7.836 (14)	1.959	2.606	7.836	9.795	9.795	4.00	3.
	l	5	4.331 (11)	3.566 (20)	1.632	3.906	7.897	5.198	9.529	2.19	4
	l	4	2.675 (8)	3.672 (17)	1.258	1.887	6.347	4.930	7.605	2.92	4.
	k	5	1.979 (8)	0.853 (6)	0.366	2.761	2.832	1.219	3.198	2.33	1.
	k	4	1.611 (7)	0.530 (10)	0.589	3.052	2.141	1.119	2.730	0.90	2
III	n	4	-	0.925 (4)	0.000	2.583	0.925	0.925	0.925	-	1.
	n	2	-	0.463 (2)	0.175	1.980	0.463	0.638	0.638	2.65	1.
	l	4	0.210 (2)	0.176 (2)	0.384	4.132	0.386	0.560	0.770	0.46	0
	l	3	0.162 (3)	0.322 (5)	0.098	1.344	0.484	0.420	0.582	3.29	1.
	k	4	0.534 (3)	0.009 (2)	0.396	4.622	0.543	0.405	0.939	0.02	0
	k	3	0.470 (3)	0.119 (2)	0.213	2.719	0.589	0.332	0.802	0.56	0

BIJLAGE 9

Biomassa's (drooggewichten) in grammen van de monokultures met 1 plant per bak. Zie voor de betekenis van de afkortingen bijlage 8.

		N	b	c			b+c
(A)							
I	n	1	1.562	0.182			1.744
	n	–	~~0.452~~	0.904			~~1.356~~
II	n	1	1.527	0.261			1.788
	n	1	~~0.162~~	0.124			~~0.286~~
III	n	–					
	n	1	0.046	0.023			0.069
(C)							
I	n	1	0.371	(6)	0.457		0.828
	n	1	0.639	(8)	0.567		1.206
II	n	1	0.262	(5)	0.415		0.677
	n	1	0.697	(7)	0.702		1.399
III	n	–					
	n	1					
(P)		N	b		nieuw	oud	b+c
I	n	1	2.286	(4)	0.613	0.966	2.899
	n	1	1.320	(2)	0.639	0.320	1.959
II	n	1	2.988	(2)	1.694	0.413	4.682
	n	1					
III	n	–					
	n	–					

BIJLAGE 10 Biomassa's (drooggew.) in grammen van de mengkulturen

Zie voor de betekenis van de afkortingen bijlage 8.

CA		N	a	b	C c	a+b	b+c	a+b+c	S/W	St.	Nl	a	b	A c	a+b	b+c	a+b+c	S/W
I	nn	4	-	1.810 (18)	3.324	1.810	5.050	5.050	0.54	4.5	12	-	9.172	1.633	9.172	10.805	10.805	5.62
	nn	5	-	2.268 (15)	2.860	2.268	5.128	5.128	0.79	3.0	11	-	9.116	2.291	9.116	11.407	11.407	3.98
	nl	5	-	2.344 (40)	1.465	2.344	3.809	3.809	1.60	8.0	11	1.682	3.420	1.688	5.102	5.108	6.784	2.03
	nl	3	-	1.231 (15)	1.282	1.231	2.513	2.513	0.96	5.0	12	3.310	4.705	2.256	8.015	6.961	10.271	2.09
	nk	5	-	2.571 (16)	2.417	2.571	4.988	4.988	1.06	3.2	12	3.768	2.680	1.982	6.448	4.662	8.430	1.35
	nk	3	-	1.655 (22)	1.853	1.665	3.508	3.508	0.89	7.33	12	3.020	1.836	0.892	4.856	2.728	5.748	2.06
	ln	6	0.743 (34)	0.595 (12)	1.305	1.338	1.900	2.643	0.46	2.0	12	-	9.186	2.870	9.186	12.056	12.056	3.20
	ln	3	0.414 (16)	0.097 (4)	0.907	0.511	1.004	1.418	0.11	1.33	10	-	11.888	4.052	11.888	15.940	15.940	2.93
	ll	4	0.504 (25)	0.413 (8)	0.690	0.917	1.103	1.607	0.60	2.0	12	2.966	3.305	2.416	6.271	5.721	8.687	1.37
	ll	4	0.358 (42)	0.876 (27)	0.949	1.234	1.825	2.183	0.92	6.75	11	2.574	3.241	1.320	5.815	4.561	7.135	2.46
	lk	5	1.020 (45)	0.854 (21)	1.522	1.874	2.376	3.396	0.56	4.20	12	4.053	2.725	2.246	6.778	4.971	9.024	1.21
	lk	3	0.448 (14)	0.416 (9)	1.009	0.864	1.238	1.686	0.41	3.0	12	2.184	2.615	1.579	4.799	4.194	6.378	1.66
	kn	4	0.566 (18)	0.217 (9)	0.929	0.783	1.146	1.712	0.22	2.25	10	-	10.874	4.096	10.874	14.970	14.970	2.65
	kn	5 (2)	0.683 (31)	0.061 (4)	0.818	0.744	0.879	1.562	0.07	2.0	12	-	9.706	3.399	9.706	13.105	13.105	2.86
	kl	4	0.589 (25)								12	3.490	4.495	2.156	7.985	6.691	10.181	2.05
	kl	4	0.473 (22)	0.240 (10)	0.851	0.714	1.091	1.564	0.28	2.5	12	3.100	3.585	1.985	6.685	5.570	8.670	1.81
	kk	4	0.413 (16)	0.216 (6)	0.488	0.629	0.704	1.117	0.44	1.5	12	3.625	2.954	1.922	6.579	4.876	8.501	1.54
	kk	5	0.520 (17)	0.343 (10)	0.524	0.862	0.867	1.387	0.65	2.0	11	3.193	3.040	2.487	6.233	5.527	8.720	1.22
II	nn	3	-	1.062 (9)	1.225	1.062	2.287	2.287	0.87	3.0	12	-	10.964	2.525	10.964	13.489	13.489	4.34
	nn	4	-	0.000	(0.375)	0.000	0.375	(0.375)		-	12	-	8.534	3.401	8.534	11.935	(11.935)	
	nl	5	-	1.776 (20)	1.485	1.776	3.261	3.261	1.20	4.0	12	2.010	3.483	1.662	5.493	5.145	7.155	2.10
	nl	2	-	2.026 (12)	1.836	2.026	3.862	3.862	1.10	6.	11	1.872	4.525	1.997	6.397	6.522	8.394	2.27
	nk	3	-	2.856 (28)	2.670	2.856	5.526	5.526	1.07	9.33	11	2.882	2.966	1.462	5.848	4.428	7.310	2.03
	nk	4	-	1.997 (23)	1.575	1.997	3.572	3.572	1.27	5.75	11	1.386	2.613	1.560	3.995	2.173	3.559	1.68
	ln	4	0.642 (25)	0.510 (12)	0.829	1.152	1.339	1.981	0.62	3.	11	-	9.237	2.129	9.237	11.366	11.366	4.34
	ln	1	0.184 (5)	0.551 (16)	0.949	0.735	1.500	1.684	0.58	16.	10	-	2.902	1.877	2.902	4.779	4.779	1.55
	ll	2	0.230 (13)	0.453 (8)	0.482	0.683	0.935	1.165	0.94	4.	9	0.904	3.547	1.315	4.451	4.862	5.766	2.70
	ll	5	0.474 (32)	0.276 (12)	0.556	0.750	0.832	1.306	0.50	2.40	8	1.652	3.245	1.118	4.897	4.363	6.015	2.90
	lk	2	0.256 (37)	2.519 (6)	1.320	2.775	3.839	4.095	1.91	3.	12	2.906	6.412	1.982	9.318	8.395	11.301	3.23
	lk																	
	kn	2	0.102 (4)	0.229 (3)	0.447	0.331	0.676	0.778	0.51	1.50	12	-	13.258	3.255	13.258	16.513	16.513	4.07
	kn	5	1.231 (30)	0.514 (12)	0.965	1.745	1.479	2.710	0.53	2.40	10	-	14.232	2.990	14.232	17.222	17.222	4.76
	kl	4 (2)	0.522 (27)	0.171 (5)	0.543	0.693	0.714	1.236	0.31	2.50	12	2.451	4.425	2.001	6.876	6.426	8.877	2.21
	kl	3	0.718 (49)	0.510 (14)	1.200	1.228	1.710	2.428	0.43	4.67	12	2.632	5.544	3.342	8.176	8.886	11.518	1.66
	kk	2	0.151 (9)	0.088 (5)	0.229	0.239	0.317	0.468	0.38	2.50	9	1.645	1.544	0.789	3.189	2.333	3.978	1.96
	kk	5	0.718 (42)	0.891 (13)	1.044	1.609	1.925	2.653	0.85	2.60	11	1.374	1.604	1.018	2.878	2.522	3.896	1.48

CA

		N	a	b	C	c	a+b	b+c	a+b+c
	a n	2(1)	–	0.173 (4)		0.351	0.173	0.524	0.524
	n n		–						
	n l	2	–	0.142 (2)		0.344	0.142	0.486	0.486
	n l	2(-)	–	0.		0.249			0.249
	n k	2	–	0.104 (2)		0.426	0.104	0.530	0.530
	n k		–						
	l n	3(2)	0.129 (6)	0.101 (2)		0.351	0.230	0.452	0.581
	l n	1(-)	0.007 (1)	0.		0.604			0.611
	l l	1	0.011 (1)	0.		0.252			0.263
III	l l	3	0.065 (3)	0.029 (2)		0.078	0.094	0.107	0.172
	l k	1(-)	0.034 (2)	0.		0.056			0.090
	l k	3(-)	0.042 (3)	0.		0.076			0.118
	k n	2(-)	0.097 (3)	0.		0.098			0.195
	k n	2(-)	0.076 (4)	0.		0.187			0.263
	k l	2(-)	0.035 (3)	0.		0.349			0.384
	k l	2(-)	0.056 (4)	0.		0.359			0.415
	k k	2(-)	0.090 (6)	0.		0.347			0.437
	k k	1	0.121 (6)	0.050 (2)		0.110	0.171	0.160	0.281

N	a	b	A	c	a+b	b+c	a+b+c
12	–	1.034		0.365	1.034	1.399	1.399
	–						
10	0.573	0.797		0.505	1.370	1.302	1.875
11	0.442	0.187		0.353	0.629	0.540	0.982
12	0.779	0.305		0.280	1.084	0.585	1.364
9	–	1.816		0.559	1.816	2.375	2.375
9	–	0.683		0.277	0.683	0.960	0.960
11	0.303	0.374		0.296	0.677	0.670	0.973
12	0.262	0.533		0.270	0.795	0.803	1.065
12	0.501	0.325		0.354	0.826	0.679	1.180
9	0.185	1.116		0.428	1.301	1.544	1.729
12	–	1.942		0.587	1.942	2.529	2.529
12	–	1.112		0.467	1.112	1.579	1.579
10	0.131	0.284		0.335	0.415	0.619	0.750
10	0.476	0.345		0.364	0.821	0.709	1.185
11	0.554	0.194		0.260	0.748	0.454	1.008
11	0.583	1.057		0.494	1.640	1.551	2.134

BIJLAGE 11 Biomassa's (drooggew.) in grammen van de mengkulturen

Zie voor de betekenis van de afkortingen bijlage 8.

(CP)	N	a	b	(C) c	a+b	b+c	a+b+c	S/W	St	N	a	b	(P) nieuw	c oud	a+b	b+c	a+b+c	S/W	St
nn	6	-	4.090 (30)	4.137	4.090	8.227	8.227	0.59	5	4	-	6.331 (17)	1.813	2.601	6.331	8.144	8.144	3.49	4.25
nn	2	-	1.915 (22)	4.412	1.915	6.327	6.327	0.43	11	5	-	8.034 (14)	2.857	3.377	8.034	10.891	10.891	2.81	2.80
nl	3	-	1.997 (12)	2.186	1.997	4.183	4.183	0.91	4	4	2.012 (9)	3.267 (24)	1.178	3.198	5.279	4.445	6.457	2.77	6.0
nl	5	-	2.383 (24)	1.909	2.383	4.292	4.292	1.25	4.8	6	2.047 (7)	1.982 (20)	0.522	3.261	4.029	2.504	4.551	3.80	3.33
nk	4	-	2.011 (20)	2.449	2.011	4.460	4.460	0.82	5.0	6	6.835 (13)	2.175 (9)	1.388	6.122	9.010	3.563	10.398	1.57	1.50
nk	5	-	3.265 (33)	4.766	3.265	8.031	8.031	0.69	6.6	5	4.023 (11)	1.089 (13)	0.440	3.998	5.112	1.629	5.552	2.48	2.60
ln	5	0.425 (27)	0.697 (24)	1.388	1.122	2.085	2.610	0.50	4.8	5	-	5.596 (16)	1.091	2.673	5.596	6.687	6.687	5.13	3.20
ln	4	1.479 (28)	1.604 (15)	1.793	3.083	3.397	4.876	0.89	3.75	4	-	4.333 (8)	0.800	2.264	4.333	5.133	5.133	5.42	2.
ll	5	1.232 (58)	1.683 (37)	0.222	2.915	1.905	3.137	7.58	7.4	3	1.315 (4)	0.841 (7)	1.983	2.631	2.156	2.824	4.135	0.42	2.33
ll	4	0.787 (50)	1.148 (32)	1.094	1.935	2.242	3.029	1.05	8.0	4	2.015 (4)	1.750 (6)	0.707	3.415	3.769	2.457	4.476	2.48	1.5
lk	3	0.254 (14)	0.396 (14)	0.423	0.650	0.819	1.073	0.94	4.67	4	2.480 (6)	0.726 (6)	0.542	3.066	3.206	1.267	3.742	1.34	1.5
lk	4	1.006 (23)	1.582 (23)	1.449	2.588	3.031	4.037	1.09	5.75	4	1.700 (8)	0.576 (9)	0.431	5.240	2.676	1.407	3.107	2.26	2.25
kn	4	1.016 (35)	0.643 (16)	1.245	1.659	1.838	2.675	0.52	4.0	6 (4)	-	7.189 (16)	1.979	4.901	7.189	9.168	9.168	3.63	4.0
kn	4	0.635 (44)	0.389 (19)	0.333	1.024	0.722	1.357	1.17	4.75	5	-	5.411 (20)	1.967	1.800	5.411	7.378	7.378	2.75	4.0
kl	6	1.402 (60)	1.201 (24)	1.432	2.603	2.633	4.035	0.84	4.0	5	1.955 (10)	2.629 (13)	0.886	2.016	4.624	3.515	5.510	2.97	2.60
kl	3	0.949 (51)	0.683 (22)	0.899	1.632	1.582	2.531	0.76	7.33	6	2.662 (7)	2.423 (19)	0.732	3.068	5.085	3.155	5.817	3.21	2.17
kk	3	0.752 (29)	0.448 (12)	0.800	1.200	1.248	2.000	0.56	4.0	4	1.588 (8)	0.921 (10)	0.251	2.989	2.509	1.172	2.760	3.67	2.50
kk	5	1.503 (32)	0.836 (15)	1.773	2.339	2.609	4.112	0.47	3.0	5	2.495 (13)	0.885 (14)	0.177	3.243	3.380	1.062	3.557	5.00	2.80
nn	3	-	1.972 (28)	2.963	1.972	4.935	4.935	0.67	3.2	4	-	5.871 (10)	1.162	3.622	5.871	7.033	7.033	5.05	2.5
nn	5	-	2.572 (23)	2.776	2.572	5.348	5.348	0.93	4.60	6	-	5.862 (12)	1.172	3.317	5.862	7.034	7.034	5.00	2.0
nl	5	-	2.699 (24)	2.564	2.699	5.263	5.263	1.05	4.80	6	2.413 (9)	3.365 (23)	1.179	4.923	5.776	4.544	6.957	2.85	1.5
nl	3	-	2.002 (13)	1.552	2.002	3.554	3.554	1.29	4.33	5	2.885 (6)	2.559 (14)	0.466	5.228	5.444	3.025	5.910	5.49	2.8
nk	5	-	3.055 (32)	2.522	3.055	5.577	5.577	1.21	6.40	4	2.063 (8)	0.515 (6)	0.384	2.465	2.578	0.699	2.762	2.80	1.5
nk	4	-	3.853 (15)	2.403	3.853	6.256	6.256	1.60	3.75	4	2.192 (12)	0.483 (5)	0.384	1.910	2.675	0.867	3.059	1.26	2.25
ln	5	0.961 (35)	0.980 (20)	0.986	1.941	1.966	2.927	0.99	4.	5	-	4.813 (14)	2.067	5.577	4.813	6.880	6.880	2.33	2.8
ln	5	0.542 (17)	1.501 (17)	1.519	2.043	3.020	3.562	0.59	3.40	5(4)	-	6.515 (13)	0.844	3.504	6.515	7.359	7.359	7.72	3.25
ll	6	0.860 (50)	1.443 (29)	1.148	2.303	2.591	3.451	1.26	4.83	3	0.625 (2)	1.213 (6)	0.112	1.666	1.838	1.325	1.950	10.83	2.0
ll	1	0.031 (4)	0.097 (3)	0.193	0.128	0.290	0.321	0.50	3.0	6	2.813 (6)	3.960 (22)	0.873	6.630	6.773	4.833	7.646	4.54	3.67
lk	5	0.663 (51)	2.257 (37)	1.234	2.920	3.491	4.154	1.83	7.4	5(4)	2.285 (5)	2.675 (22)	0.745	3.244	4.964	3.424	5.709	3.60	5.50
lk	4	0.475 (20)	0.396 (9)	0.731	0.871	1.127	1.602	0.54	2.25	6.(5)	2.224 (6)	0.467 (6)	3.694	0.317	2.691	4.161	6.385	0.13	1.20
kn	5	0.665 (36)	0.432 (13)	1.186	1.097	1.618	2.283	0.36	2.6	6(5)	-	8.413 (12)	1.536	5.870	8.413	9.949	9.949	5.48	2.40
kn	4	0.468 (16)	0.066 (4)	0.421	0.534	0.487	0.955	0.16	1.0	5	-	5.204 (10)	0.901	4.707	5.204	6.105	6.105	5.78	2.
kl	4	1.281 (25)	0.852 (13)	1.237	2.133	2.089	3.370	0.69	3.25	5	1.690 (6)	1.888 (16)	0.267	3.925	3.578	2.155	3.845	7.07	3.20
kl	4	0.554 (28)	0.383 (11)	0.790	0.937	1.173	1.727	0.48	2.75	4	1.339 (6)	1.221 (7)	0.266	2.338	2.560	1.487	2.826	4.59	1.75
kk	4	0.637 (20)	0.372 (14)	0.540	1.009	0.912	1.549	0.69	3.50	6(5)	2.703 (8)	1.425 (12)	0.533	4.716	5.128	1.958	5.661	2.67	2.40
nn	5	-	2.901 (27)	2.812	2.901	5.713	5.713	1.03	5.40	6	-	5.270 (21)	1.473	6.673	5.270	10.743	10.743	6.29	2.50

CP	N	a	b	C	c	a+b	b+c	a+b+c
n n	1	-	0.290	(3)	0.262	0.290	0.552	0.552
n n	3	-	0.740	(4)	0.498	0.740	1.238	1.238
n l	3	-	0.568	(8)	1.012	0.568	1.580	1.580
n l	2	-	0.477	(4)	0.635	0.477	1.112	1.112
n k	2 (1)	-	0.103	(2)	0.075	0.103	0.178	0.178
n k	3 (-)	-						
l n	2 (-)	0.019	(1)	0.	0.256		0.256	0.280
l n	1 (-)	0.		0.	0.296		0.296	0.296
l l								
III l l	1 (-)	0.007	(1)	0.	0.172		0.172	0.179
l k	2 (-)	0.093	(5)	0.	0.413		0.413	0.510
l k								
k n	2 (1)	0.075	(4)	0.005	0.	0.005	0.005	0.08
k n	3 (-)	0.038	(3)	0.	0.		0.	0.038
k l	1 (-)	0.053	(5)	0.	0.		0.	0.053
k l	2 (-)	0.090	(3)	0.	0.		0.	0.090
k k	1 (-)							
k k	3 (-)	0.266	(12)	0.	0.400		0.	0.266

N	a	b	P	nieuw	c oud	a+b	b+a	a+b+c
4	-	1.975	(6)	0.152	2.921	1.975	2.127	2.127
1	-	0.253	(1)	0.058	0.330	0.253	0.311	0.311
2	0.558	(2)	0.208	(2)	0.076	1.882	0.766	0.284	0.842
4 (3)	0.439	(4)	0.302	(4)	0.046	1.588	0.741	0.348	0.787
2 (-)	0.011	(1)	0.		0.094	3.502	0.011	0.094	0.11
2 (-)								
6	-	3.029	(11)	0.761	7.002	3.029	3.790	3.790
5 (3)	-	1.025	(3)	0.244	3.523	1.025	1.269	1.269
3 (1)	0.236	(3)	0.085	(1)	0.180	3.383	0.321	0.265	0.501
4	0.510	(5)	1.070	(5)	0.220	1.776	1.580	1.290	1.800
3	-	2.346	(4)	0.252	2.202	2.346	2.598	2.598
4 (3)	-	1.927	(3)	0.124	1.358	1.927	2.051	2.051
3 (2)	0.682	(5)	0.282	(2)	0.413	3.628	0.914	0.645	1.327
1	0.069	(2)	0.144	(2)	0.068	2.452	0.213	0.212	0.281
2 (-)								
3 (1)	0.590	(2)	0.053	(2)	0.037	3.482	0.643	0.090	0.680

Gemiddelden van droge stof opbrengsten van de verschillende plantefrakties, van spruit/wortel verhoudingen (S/W), en van aantallen stengels per plant (st/pl), ± standaarddeviatie voor de verschillende nutrientennivo's

		N	eindspruit	wortel	tot. prod.	S/W	st/pl
A	I	6	5.74 ±3.58	3.19 ±0.32	11.61 ±1.79	1.77 ±1.06	
	II	6	6.90 ±7.08	2.98 ±1.74	11.83±11.83	2.04 ±1.17	
	III	6	1.57 ±1.91	0.79 ±0.34	2.91 ±1.94	1.56 ±1.30	
C	I	6	3.13 ±2.44	2.85 ±1.81	7.25 ±3.35	1.02 ±0.17	6.65 ±1.95
	II	6	2.48 ±2.75	2.34 ±1.97	5.36 ±4.29	0.88 ±0.41	6.27 ±2.02
	III	3	0.24 ±0.28	0.43 ±0.31	0.73 ±0.40	0.59 ±0.56	
P	I	6	3.83 ±4.03	1.72 ±1.68	7.11 ±4.84	2.36 ±0.77	3.40 ±0.84
	II	6	3.69 ±2.80	1.22 ±0.63	6.68 ±3.06	2.69 ±1.14	3.04 ±1.13
	III	6	0.34 ±0.33	0.21 ±0.16	0.78 ±0.15	1.39 ±1.47	0.89 ±0.44
					C		
CA	I	17	0.95 ±0.86	1.36 ±0.82	2.66 ±1.39	0.62 ±0.39	3.56 ±2.09
	II	17	0.97 ±0.91	1.04 ±0.62	2.32 ±1.42	0.82 ±0.42	4.54 ±3.62
	III	16	0.04 ±0.06	0.26 ±0.15	0.35 ±0.17		
					C		
CP	I	18	1.50 ±1.02	1.82 ±1.36	3.94 ±2.00	1.19 ±1.61	5.44 ±1.97
	II	18	1.53 ±1.15	1.53 ±0.90	3.45 ±1.77	0.90 ±0.44	3.92 ±1.52
	III	14	0.16 ±0.26	0.29 ±0.29	0.46 ±0.49		

eindspruit	wortel	tot.prod.	S/W	st/pl
		A		
5.47 ±3.40	2.30 ±0.86	9.82 ±2.83	2.34 ±1.11	n.b.
5.82 ±4.01	2.02 ±0.83	9.00 ±4.29	2.70 ±1.11	n.b.
0.76 ±0.55	0.39 ±0.11	1.44 ±0.54		n.b.
		P		
3.14 ±2.40	1.10 ±0.75	5.97 ±2.42	3.07 ±1.30	2.91 ±1.14
3.46 ±2.44	0.98 ±0.85	5.78 ±2.10	4.64 ±2.52	2.57 ±1.82
0.90 ±1.01	0.19 ±0.19	1.32 ±1.05		

Gemiddelden van droge stof opbrengsten van de verschillende plantefrakties, van spruit/wortelverhoudingen(S/W), en van aantallen stengels per plant (st/pl), ± standaarddeviatie voor de verschillende knipregimes.

		N	eindspruit	wortel	eindspr. + wortel	tot. prod.	S/W	st/pl
A	n	4	12.59 ±4.98	3.96 ±1.69	16.55 ±6.65	16.55 ±6.65	3.22 ±0.28	
	l	4	4.08 ±0.58	2.68 ±0.73	6.76 ±1.00	10.02 ±1.71	1.62 ±0.58	
	k	4	2.29 ±0.70	2.61 ±0.54	4.90 ±1.18	8.58 ±1.84	0.88 ±0.16	
C	n	4	6.10 ±0.76	4.93 ±0.94	11.03 ±1.69	11.03 ±1.69	1.25 ±0.11	8.34 ±1.62
	l	4	1.45 ±0.55	1.50 ±0.46	2.95 ±0.99	4.16 ±1.76	0.95 ±0.16	7.17 ±1.88
	k	4	0.88 ±0.49	1.35 ±0.38	2.23 ±0.77	3.71 ±1.49	0.65 ±0.28	6.46 ±1.90
F	n	4	7.68 ±2.43	2.79 ±1.26	10.46 ±3.38	10.46 ±3.38	3.04 ±1.05	3.69 ±0.77
	l	4	2.73 ±1.04	1.01 ±0.53	3.74 ±1.55	6.39 ±2.64	2.86 ±0.46	3.51 ±0.93
	k	4	0.87 ±0.49	0.61 ±0.46	1.49 ±0.92	3.83 ±2.55	1.68 ±0.71	2.47 ±0.89
					C			
CA	nn	3	1.72 ±0.59	2.47 ±1.10	4.16 ±1.62	4.16 ±1.62	0.73 ±0.17	3.50 ±0.87
	ll	4	0.50 ±0.26	0.67 ±0.21	1.17 ±0.45	1.57 ±0.45	0.74 ±0.22	3.79 ±2.16
	kk	4	0.38 ±0.35	0.57 ±1.34	0.96 ±0.69	1.41 ±0.92	0.58 ±0.21	2.15 ±0.51
	n(n,l,k)	11	1.96 ±0.54	2.00 ±0.71	3.66 ±1.46	3.95 ±1.09	1.03 ±0.28	5.37 ±2.14
	l(n,l,k)	11	0.69 ±0.65	0.96 ±0.32	1.63 ±0.87	2.11 ±0.92	0.69 ±0.46	4.33 ±4.14
	k(n,l,k)	11	0.32 ±0.24	0.73 ±0.30	1.05 +0.49	1.60 ±0.74	0.43 +0.21	2.40 ±0.85
					C			
CP	nn	5	2.69 ±0.89	3.42 ±0.79	6.11 ±1.29	6.11 ±1.29	0.81 ±0.25	5.84 ±3.00
	ll	4	1.09 ±0.70	0.66 ±0.53	1.76 ±1.02	2.48 ±1.45	2.60 ±3.34	5.81 ±2.32
	kk	3	0.55 ±0.25	1.04 ±0.65	1.59 ±0.90	2.55 ±1.37	0.57 ±0.11	3.98 ±1.03
	n(n,l,k)	13	2.67 ±0.73	2.88 ±0.97	5.55 ±1.40	5.55 ±1.40	0.99 ±0.31	5.29 ±2.04
	l(n,l,k)	12	1.15 ±0.65	1.02 ±0.52	2.16 ±1.02	2.89 ±1.33	1.60 ±1.95	4.94 ±1.86
	k(n,l,k)	11	0.57 ±0.31	0.97 ±0.45	1.54 ±0.72	2.42 ±1.06	0.61 ±0.27	3.65 ±1.57

	eindspruit	wortel	eindspr. + wortel	tot. prod.	S/W	st/pl
			A			
nn	9.75 ±1.05	2.15 ±0.46	11.91 ±1.15	11.90 ±1.41	4.65 ±0.86	n.b.
ll	3.33 ±0.14	1.54 ±0.59	4.88 ±0.60	6.90 ±1.33	2.36 ±0.68	n.b.
kk	2.46 ±1.12	1.55 ±0.79	3.81 ±1.63	6.27 ±2.70	1.55 ±0.31	n.b.
n(n,l,k)	10.05 ±2.95	2.83 ±0.83	12.80 ±3.33	12.88 ±3.48	3.66 ±1.14	n.b.
l(n,l,k)	3.96 ±0.75	1.94 ±0.60	5.90 ±1.28	8.29 ±1.78	2.14 ±0.42	n.b.
k(n,l,k)	2.81 ±1.32	1.63 ±0.56	4.26 ±1.74	6.99 ±2.50	1.86 ±0.64	n.b.
			P			
nn	7.07 ±1.52	1.69 ±0.71	8.77 ±1.92	8.28 ±1.82	4.09 ±1.12	3.01 ±0.88
ll	1.94 ±1.40	0.92 ±0.78	2.86 ±1.46	4.55 ±2.35	4.57 ±4.50	2.38 ±0.93
kk	1.08 ±0.30	0.32 ±0.19	1.40 ±0.49	3.99 ±1.50	3.78 ±1.17	2.57 ±0.21
n(n,l,k)	6.37 ±1.47	1.51 ±0.60	7.88 ±1.79	7.88 ±1.79	4.68 ±1.58	2.98 ±0.80
l(n,l,k)	2.26 ±0.96	0.76 ±0.52	3.01 ±1.15	5.01 ±1.69	4.26 ±2.66	2.82 ±1.24
k(n,l,k)	1.12 ±0.71	0.79 ±1.02	1.92 ±1.21	4.79 ±2.30	2.43 ±1.35	2.36 ±1.17

BIJLAGE 14

Interspecifieke konkurrentiekoëfficienten voor CA en CP berekend m.b.v. eindspruitgewichten en totale opbrengsten, voor nutriëntennivo's I en II. (β_{CA} is de invloed van A op C, of de benadeling van C door A)

		CA				CP			
		EINDSPRUIT		TOT. OPBR.		EINDSPRUIT		TOT. OPBR.	
		β_{CA}	β_{AC}	β_{CA}	β_{AC}	β_{CP}	β_{PC}	β_{CP}	β_{PC}
	nn	0.022	0.096	0.015	0.070	0.038	0.023	0.052	0.039
	nn	0.028	0.052	0.038	0.040	-0.044	-0.017	-0.635	0.016
	nl	0.075	0.056	0.085	0.146	-0.004	-0.267	-0.014	-0.213
	nl	0.038	-0.038	0.033	0.061	0.127	0.000	0.115	0.001
	nk	0.087	0.001	0.054	0.044	0.080	-0.105	0.025	-0.227
	nk	0.039	0.071	0.014	0.162	0.153	-0.226	0.024	-0.033
	ln	0.008	0.287	0.016	0.073	0.008	0.821	0.016	0.415
	ln	0.007	-4.482	0.001	-0.396	-0.031	0.425	-0.080	0.234
I	ll	0.014	0.417	0.013	-0.223	-0.061	0.069	0.011	-0.189
	ll	-0.007	0.182	0.003	0.232	-0.037	-0.075	-0.026	-0.116
	lk	0.010	-0.008	0.002	0.043	0.017	0.116	0.026	-0.038
	lk	0.003	0.025	-0.009	0.288	-0.135	-0.018	-0.089	0.033
	kn	0.009	-1.200	0.014	-0.246	0.004	-0.250	0.007	0.016
	kn	0.011	1.466	-0.015	0.037	0.013	1.589	0.037	0.654
	kl					0.023	-0.185	0.040	-0.090
	kl	0.026	0.535	0.028	0.230	-0.016	-0,139	-0.026	-0.097
	kk	0.033	-0.198	0.037	0.181	0.021	-0.026	-0.006	0.114
	kk	0.032	-0.226	0.040	0.087	0.056	0.049	0.018	0.045
	nn	-0.021	0.447	0.034	0.271	0.003	0.163	-0.028	0.151
	nn	-	-	-	-	0.027 0.047	-0.259 0.260	0.044 0.072	-0.152 0.201
	nl	0.097	0.035	0.099	0.065	0.079	0.096	0.074	0.212
	nl	-0.084	-0.047	-0.079	0.006	0.005	0.267	0.024	0.438
	nk	-0.063	-0.048	-0.047	-0.010	0.458	0.025	0.176	0.012
	nk	0.079	-0.046	0.134	0.099	-0.103	0.024	0.022	-0.016
	ln	0.005	1.205	0.007	0.379	0.009	1,013	0.014	0.351
	ln	-0.149	2.532	-0.273	0.847	0.000	0.010	0.005	0.156
II	ll	-0.020	-0.089	-0.022	0.169	0.049	0.702	0.092	1.032
	ll	0.030	-0.142	0.042	0.063	0.006	0.103	0.008	2.355
	lk	-0.148	-0.210	-0.124	-0.100	-0.023	-0.422	-0.003	-0.390
	lk	-	-	-	-	0.140	0.289	0.021	-1.129
	kn	-0.004	0.869	-0.004	0.400	0.002	-1.370	0.006	-0.281
	kn	0.006	-0.283	0.001	-0.016	0.094	12.428	0.022	1.517
	kl	-0.005	-0.298	-0.029	0.030	-0.036	0.973	-0.061	0.795
	kl	-0.012	-0.363	-0.028	-0.095	-0.002	2.820	0.006	1.825
	kk	0.008	0.154	0.019	0.486	-0.001	-0.825	0.008	-0.923
	kk	-0.014	0.055	0.007	0.119				