HECHTING EN GROEI BIJ STRIGA HERMONTHICA EN RHINANTHUS ANGUSTIFOLIUS : EEN OUDERDOMS- EN VOEDINGSPROBLEEM ?

D 300
317

D 300

En hoe je het ook bekijkt, altijd is daar het merkwaardige besef dat ons voornaamste werktuig, de Logos, die ons tot op duizelingwekkende hoogte voortstuwt op de zoölogische ladder, volmaakt bedrog is.

Julio Cortazar in "Rayuela, een hinkelspel",
p. 155, 1980, Meulenhoff Nederland, Amsterdam

voor Saskia, Han, Marjan en Arjen
(waarmee een oude belofte is ingelost)

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

VOORWOORD

Het verslag dat voor u ligt, is tot stand gekomen tijdens een doktoraalonderzoek plantenoecologie van december 1982 tot december 1983. De bedoeling was dat ik dit verslag zou uittypen op een IBM-typmachine met verwisselbare kop, maar door de kerstdrukte kon ik daar geen gebruik van maken. Hiervoor mijn excuses.
Tijdens dit onderzoek heb ik steun genoten van verscheidene personen. Hen wil ik graag bedanken voor hun praktische en/of stimulerende en motiverende hulp. De personen die ik speciaal wil noemen zijn de mensen van de kas (Sies Nijdam, Jakob Hoogendorp, Jouke Franke), de mensen van het lab (Jos de Wiljes, Nellie Eck, Willem van Hal), Cor Beukema, mijn huisgenoten en last but not least mijn begeleidster Ella de Hullu.

Groningen, december 1983
Fokke Fennema

1984

INHOUDSOPGAVE

	blz.
Samenvatting	4
Hoofdstuk 1: Inleiding	5
Vraagstellingen	8
Hoofdstuk 2: Materiaal en methode	9
Hoofdstuk 3: Resultaten	13
3.1. De resultaten van de proeven met S. hermonthica	13
3.2. De resultaten van de proeven met R. angustifolius	15
Hoofdstuk 4: Diskussie	27
4.1. De proef met S. hermonthica	27
4.2. De proeven met R. angustifolius	28
Literatuurlijst	34
Bijlagen	

SAMENVATTING

In dit onderzoeksverslag wordt gewag gemaakt van de invloed van de leeftijd, de worteldikte en de N-voorziening van de gastheer op de hechting en opbrengst van twee halfparasieten, te weten Striga hermonthica (een tropische soort) en Rhinanthus angustifolius (een europese soort).

Gebleken is dat:

1 een hogere leeftijd van de gastheer een negatief effekt heeft op de hechting en opbrengst van R. angustifolius (de leeftijdsproef met S. hermonthica is mislukt)

2 de invloed van de worteldikte van de gastheer op de hechting en opbrengst van R. angustifolius zeer onduidelijk is

3 de invloed van de N-voorziening van Pennisetum typhoides op de hechting van S. hermonthica een optimum kent en op de opbrengst van S. hermonthica vrijwel nihil is

4 een hogere N-voorziening van de gastheer een positief effekt heeft op hechting en opbrengst van R. angustifolius.

Tenslotte wordt nog ingegaan op een methode om S. hermonthica mogelijkerwijs terug te dringen. Tevens vindt er een oecologische interpretatie plaats van de gevonden invloeden op R. angustifolius.

Tenslotte wordt nog ingegaan op een methode om de vestiging en verspreiding van S. hermonthica mogelijkerwijs terug te dringen. Tevens vindt er een oecologische interpretatie plaats van de gevonden invloeden op R. angustifolius.

HOOFDSTUK 1: INLEIDING

Planten worden in het algemeen gekenmerkt door de mogelijkheid tot CO_2-fixatie en opname van mineralen door hun wortelstelsel, waardoor ze onder andere koolwaterstoffen en eiwitten kunnen produceren. Er zijn echter ook plantensoorten bekend die één of beide eigenschappen missen. Deze plantensoorten, die over de hele wereld voorkomen, worden parasieten genoemd. Men kan deze parasieten opsplitsen in halfparasieten (deze kunnen wel CO_2 fixeren, maar kunnen slecht tot in het geheel niet mineralen opnemen) en holoparasieten (zowel de CO_2-fixatie als de mineralenopname funktioneren uitermate slecht of bestaan in het geheel niet). Vele parasieten komen voor in de familie der Scrophulariaceae (Musselman, 1980). Voorbeelden uit deze familie zijn Striga hermonthica (een tropische soort, die zeer gastheersoortspecifiek is (Parker & Reid, 1979)) en Rhinanthus angustifolius (een europese soort, die niet gastheersoortspecifiek is).

S. hermonthica is een halfparasiet, die als gastheer gierst (Pennisetum), sorghumgierst (Sorghum) of maïs (Zea) gebruikt. De levenscyclus van S. hermonthica bestaat kort samengevat uit de volgende stadia: zaadzetting, zaadrijping, stratifikatie onder invloed van de temperatuur en vochtigheid tijdens de regenperiode (in proeven dikwijls 'pretreatment' genoemd), kieming (vindt alleen plaats wanneer er kiemstimulanten - wortelafscheidingsstoffen

van de gastheer - aanwezig zijn), hechting van de radicula aan de wortels van de gastheer door middel van haustoria, cotylenvorming, spruitontwikkeling, bloemvorming en bloei, zaadvorming, zaadzetting (Musselman, 1980).

De gebieden waar S. hermonthica voorkomt zijn vooral de droge gedeelten van tropisch Afrika en India (Reid & Parker, 1979). S. hermonthica heeft een duidelijk negatieve invloed op de gewasopbrengst (Bebawi & Farah, 1981b: tot 65% reduktie). Helaas is in deze gebieden een voedseltekort, dus wordt een opbrengstdaling van de oogst direkt gemerkt.

Er zijn verschillende methoden om S. hermonthica tegen te gaan. Men kan hier herbiciden, mechanische, kultuurtechnische en biologische middelen onderscheiden. Biologische middelen zijn onder andere: kiemstimulanten aan de bodem toevoegen in een voor S. hermonthica ongunstig seizoen; insekten en schimmels; 'trap crops' (gewassen waar S. hermonthica wel op kiemt maar niet tot bloei kan komen) en 'catch crops' (gewassen waar S. hermonthica op kiemt en tot bloei kan komen, maar die je voor de bloei van S. hermonthica onderploegt) en resistente gewasvariëteiten kweken. Mechanische middelen die daar mogelijk zijn, zijn wieden en schoffelen met de hand. Er zijn daar namelijk slechts kleinschalige, primitieve landbouwbedrijfjes (Musselman, 1980). Kultuurtechnische middelen zijn bijvoorbeeld het kweken van Sorghum in enkele rijen in plaats van dubbele (Bebawi & Farah, 1981a) en een verhoogde N-gift (Ogborn & Mansfield, 1979).

Op twee methoden om S. hermonthica tegen te gaan zal ik iets dieper ingaan, namelijk het verhogen van het nutriëntenaanbod en het zaaien van gierst voor de regenperiode (waarna S. hermonthica pas kan kiemen). Verhoging van het nutriëntenaanbod kan worden opgesplitst in een verhoging van onder andere het N-, K- en P-aanbod. Uit onderzoek blijkt, dat S. hermonthica positief beïnvloed wordt door een hoger P- en/of K-aanbod (Porwal & Mathur, 1972), zodat om S. hermonthica tegen te gaan het P- en K-gehalte van de grond omlaag moet, wat technisch tamelijk moeilijk is. Er zijn daarentegen wel aanwijzingen dat de opbrengst van Sorghum stijgt en die van S. hermonthica daalt bij een verhoogde N-gift (Last, 1960; Younis & Agabawi, 1965; Agabawi & Younis, 1965; Thakre & Deshmukh, 1978; Ogborn & Mansfield, 1979). Het vroeger gierst zaaien heeft betrekking op het slechter hechten van een

halfparasiet op oudere wortels dan op jonge. Er zijn namelijk aanwijzingen dat dit voor R. angustifolius het geval is (de Hullu, 1984b). Indien dit geldt voor S. hermonthica kan dit gebruikt worden om eerder gierst te zaaien en/of gewassen te kweken met houtiger wortels. Er is dan sprake van een mechanische barrière (Thakre, 1980).

Op basis van mogelijkheden van het onderzoek hier vallen een reeks mogelijkheden af (bijna alle biologische methoden, de mechanische en kultuurtechnische middelen, die men slechts in het veld kan onderzoeken). Tevens moet het Strigaprobleem worden opgelost op een manier die rekening houdt met de mogelijkheden van de primitieve landbouw daar en het gebrek aan geld en technologische middelen. Daarbij keur ik het gebruik van chemische middelen af, omdat het probleem dan slechts verplaatst wordt. In principe valt een verhoogde N-gift ook onder deze middelen, maar men kan ook denken aan 'mixed cultures' met leguminosen (vlinderbloemigen), die stikstof uit de lucht kunnen binden.

Een probleem bij het onderzoek naar S. hermonthica was, was dat van tevoren niet bekend was of het kweken van S. hermonthica wel zou willen. Dit is één van de redenen dat eenzelfde onderzoek gedaan is naar R. angustifolius (grote ratelaar). De levenscyclus van deze halfparasiet ziet er als volgt uit: zaadzetting, zaadrijping, stratifikatie onder invloed van koude en vochtigheid (de maanden november en december), kieming, cotylenvorming, spruitontwikkeling en hechting, bloemvorming, bloei, zaadvorming, zaadzetting (ter Borg, 1972).

R. angustifolius komt onder andere voor in de madelanden van de Drentse A, die eigendom zijn van Staatsbosbeheer (SBB) en waarop een verschralend beheer wordt toegepast. Zodra SBB met de verschraling begonnen is treedt een verandering van de vegetatie op (Bakker & de Vries, 1983). Men kan bovendien drie opeenvolgende stadia in de ontwikkeling van de Rhinanthuspopulatie onderscheiden. Na ongeveer twee jaar vestigt R. angustifolius zich en neemt de populatie jaarlijks toe (de voortop). De planten zijn dan groot (de Hullu, 1984b). Na zo'n acht à tien jaar beheer bereikt de populatie haar maximum (ongeveer 10 - 25% bedekking met kleinere planten (Nanninga, 1981)). Men noemt dit de toppop (toppopulatie). Hierna 'stort' de populatie in, waarbij R. angustifolius zich handhaaft met jaarlijkse opbrengstschommelingen (de

natop). Naar de oorzaken van dit populatieverloop is in Groningen al veel onderzoek gedaan, maar een eenduidige verklaring ervoor is nog niet gevonden.

Uit onderzoek blijkt dat er aanwijzingen zijn dat de opbrengst van R. angustifolius beïnvloed wordt door de N-voorziening van de gastheer (Brugman, 1983) en de leeftijd van de gastheer (van Dieten, 1974; de Hullu, 1984b). Aangezien de invloed van de leeftijd van de gastheer het gevolg kan zijn van het houtiger worden van de wortels zal onderzocht worden welke invloed de worteldikte van de gastheer heeft op R. angustifolius. En dit onderzoek wordt extra aandacht besteed aan één van de eerste fasen in het leven van R. angustifolius, de hechting, aangezien daar tot nu toe zeer weinig over bekend is.

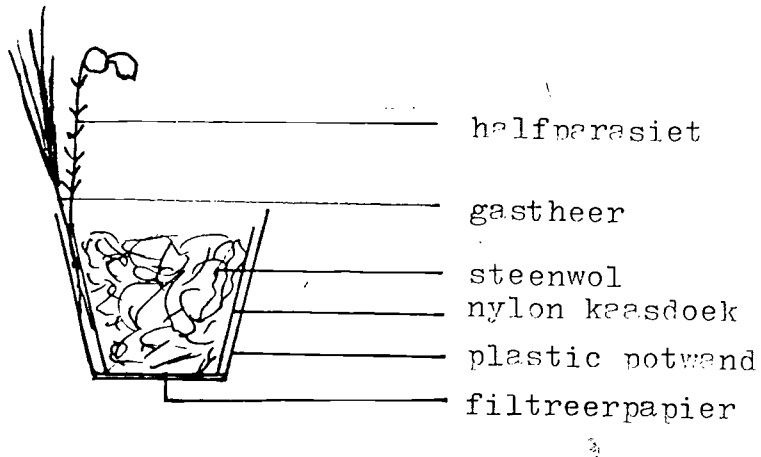
Vraagstellingen

Op basis van het voorafgaande verhaal kom ik tot de volgende vraagstellingen:

- Heeft de leeftijd van Pennisetum typhoides (parelgierst) invloed op de hechting van S. hermonthica en de opbrengst van zowel de gastheer als de halfparasiet?
- Bestaat er een relatie tussen de N-voorziening en de opbrengsten van P. typhoides en S. hermonthica?
- Heeft de leeftijd van de gastheer invloed op de hechting en opbrengst van R. angustifolius?
- Heeft de gastheersoort invloed op de hechting en opbrengst van R. angustifolius?
- Heeft de worteldikte (van wortels van verschillende gastheren) invloed op de hechting en opbrengst van R. angustifolius?
- Bestaat er een relatie tussen de N-voorziening van de gastheer en de hechting en opbrengst van R. angustifolius?

HOOFDSTUK 2: MATERIAAL EN METHODE

Om de hechting van S. hermonthica en R. angustifolius op de wortels van de gastheer te kunnen bestuderen is het noodzakelijk dat de wortels zichtbaar blijven. Daarom zijn de planten opgekweekt in plastic potten, tussen een cilinder van steenwol omwikkeld met nylon kaasdoek, en de plastic wand van de pot (zie figuur 1). De proeven met R. angustifolius werden uitgevoerd in potten met Ø 9 cm en die met S. hermonthica in potten met Ø 12 cm. De steenwol in de potten werd drie keer per week verzadigd met voedingsoplossing. De overige dagen werd indien nodig, demiwater gegeven. Om de invloed van de N-voorziening te bepalen werden drie voedingsoplossingen gebruikt met verschillende N-concentraties (1 ppm N, 10 ppm N en 100 ppm N). De samenstellingen van



Figuur 1. Schematische voorstelling van de proefopzet.

van deze voedingsoplossingen zijn vermeld in bijlage 1. Alle proeven werden uitgevoerd in de kas, bij een temperatuur die varieerde van 17 °C tot 40 °C. De temperatuur kwam alleen in de maanden juni, juli en augustus boven de 30 °C.

Zaden van S. hermonthica werden na de pretreatment ingezet bij twee weken oude P. typhoides-planten en bij acht weken oude P. typhoides-planten, in beide gevallen bij de drie verschillende N-nivo's. Deze proeven werden in viervoud uitgevoerd.

Om het Strigazaad te stratificeren werd de vogende pretreatment toegepast. De zaden werden gedurende 5 minuten gesteriliseerd in 3% chloorbleekmiddel, waarna het chloorbleekmiddel werd afgezogen in een Büchnertrechter en vijf keer nagespoeld met demiwater om de zaden niet te lang aan het chloorbleekmiddel bloot te stellen. Vervolgens werden de zaden in plastic petrischalen met vochtig filtreerpapier gedaan en gedurende 14 dagen geïncubeerd in een kiemkast van 25 °C (gebaseerd op Nickrent et al., 1979 en Parker & Reid, 1979). Daarna werd het filtreerpapier met de zaden tegen de wortels van de P. typhoides-planten gelegd, en dit geheel werd in de potten gedaan. De potten werden dan gedurende 5 dagen geïncubeerd in een kiemkast van 35 °C en daarna in de kas geplaatst of direkt in de kas gezet, wanneer de dagtemperatuur boven de 33 °C kwam. Per 12 potten werd 0.24 g Strigazaad gebruikt. De Strigaplanten en hun gastheer werden na 4½ maand geoogst, waarbij de lengte van de plant en de lengte van van de bloeiwijze van S. hermonthica en het aantal aren van P. typhoides werd bepaald. Vervolgens werden de planten gedroogd en gewogen, waarna het N-gehalte van de planten werd bepaald volgens lab-voorschrift. Deze gegevens werden geanalyseerd met behulp van de Mann-Whitney U-test (Daniel, 1978). Het aantal gehechte Striga-planten werd getoetst met behulp van de tekentoets volgens Dixon & Mood (Sachs, 1982).

Gekiemde Rhinanthuszaden (3 per pot) werden ongekweekt bij vier weken oude kiemplanten van de in tabel 1 genoemde gastheren en bij uit het veld gestoken exemplaren van die soorten, die vier weken zonder R. angustifolius in de potten zijn ongegroeid. Deze proeven werden in tienvoud uitgevoerd bij de drie N-nivo's. Bij de gastheren staat in tabel 1 vermeld in welk successiestadium ze voorkomen en of ze dunne of dikke wortels hebben. Rumex obtusifolius heeft wel een dikke penwortel, maar uiterst dunne secun-

Tabel 1. Plantensoorten, die gebruikt zijn als gastheer voor R. angustifolius, gerangschikt naar worteldikte en hun voorkomen in de successie.

gastheersoort	worteldikte	successiestadium
Lolium perenne (engels raaigras)	dun	voortop
Elytrigia repens (kweek)	dun	voortop
Rumex obtusifolius (ridderzuring)	dun	voortop
Anthoxanthum odoratum (reukgras)	dun	natop
Plantago lanceolata (smalle weegbree)	dik	toppop
Ranunculus repens (kruipende boterbloem)	dik	toppop
Carex nigra (gewone zegge)	dik	natop
Caltha palustre (dotterbloem)	dik	natop
Juncus acutiflorus (veldrus)	dik	natop

daire wortels, en is daarom ingedeeld in de categorie 'dun'.

Bij deze proeven werd drie weken nadat de gekiemde Rhinanthuszaden waren ingezet, het aantal gehechte ratelaarplanten per pot bepaald (haustoria waren te zien als een bolvormige verdikking van $\pm$ 1 mm doorsnee van de ratelaarwortel, waar deze een gastheerwortel kruiste (vgl. Weber & Weberling, 1975). Dit werd om de veertien dagen herhaald, evenals bij de oogst, die 65 dagen na het inzetten van de Rhinanthuszaden plaatsvond. Van de ratelaarplanten werd het aantal bloemen en bladparen bepaald, waarna zowel de gastheren als de ratelaarplanten werden gedroogd en gewogen (alleen de spruit) en vervolgens werd het N-gehalte van de spruit bepaald. Dit laatste werd gedaan volgens Deys (labvoorschrift). Deze gegevens werden geanalyseerd met behulp van de Mann-Whitney U-test (Daniel, 1978). Het aantal gehechte ratelaarplanten werd getoetst met behulp van de tekentoets van Dixon & Mood (5% signifikantienivo) en Duckworth & Wyatt (5% en 10% signifikantienivo) (Sachs, 1982).

Voor het bepalen van de verschillen in het aantal gehechte ratelaars aan gastheren uit de verschillende successiestadia zijn de gegevens als volgt verwerkt. Die van de gastheren uit de voortop werden opgeteld en vervolgens met 2 vermenigvuldigd. Dit is eveneens gebeurd met de gegevens van drie gastheren uit de natop (zonder J. acutiflorus). De gegevens van de twee gastheren uit de

toppop zijn eveneens opgeteld, maar met 3 vermenigvuldigd. Dit is gedaan om enigszins vergelijkbare hoeveelheden ingezette ratelaarplanten te verkrijgen.

HOOFDSTUK 3: RESULTATEN

Dit hoofdstuk is opgedeeld in twee gedeelten. Paragraaf 3.1 behandelt de resultaten van de proeven met S. hermonthica, paragraaf 3.2 behandelt de resultaten van de proeven met R. angustifolius.

3.1. De resultaten van de proeven met S. hermonthica.

De proeven, waarbij S. hermonthica werd opgekweekt bij twee weken oude P. typhoidesplanten, zijn mislukt, zodat over de invloed van de leeftijd van de gastheer niets te zeggen valt.

De resultaten van de proeven met S. hermonthica, waarbij deze opgekweekt werd bij acht weken oude P. typhoidesplanten, staan vermeld in tabel 2. De resultaten van P. typhoides staan vermeld in tabel 3. Indien er meerdere S. hermonthicaplanten gehecht waren aan één P. typhoidesplant werden per pot de gemiddelden van de lengte van de plant, de lengte van de bloeiwijze en het drooggewicht van de spruit genomen voor verdere berekeningen, omdat deze waarden van S. hermonthicaplanten, die in één pot staan, afhankelijk van elkaar zijn.

Uit tabel 2 blijkt dat het aantal bovengekomen S. hermonthicaplanten bij een N-voorziening van 10 ppm N groter is dan bij een N-voorziening van 1 ppm N en 100 ppm N (signifikant op 5%).

Er is echter geen verschil aan te tonen in de gemiddelde lengte van de spruit van S. hermonthica, lengte van de bloeiwijze, gewicht van de spruit, hoeveelheid N per kg droge stof en hoeveelheid N per plant bij de N-voorzieningen van 1 en 10 ppm N.

Tabel 2. Aantal bovengekomen S. hermonthicaplanten en het gemiddelde drooggewicht van de spruit, de gemiddelde lengte van de spruit, de gemiddelde lengte van de bloeiwijze, de gemiddelde hoeveelheid N per kg droge stof en de gemiddelde hoeveelheid N per plant bij drie N-voorzieningen. (SH_0= S. hermonthica bij 1 ppm N; SH_1= idem bij 10 ppm N; SH_2= idem bij 100 ppm N; ( )= S.D.)

	aantal bovengekomen Striga-planten	droog-gewicht (g)	lengte spruit (mm)	lengte bloei-wijze (mm)	hoev. N per kg dr. st. (meq)	hoev. N per plant (meq)
SH_0	1	2.84	648	1298	642	1.82
SH_1	9	2.69	677	2082	651	1.71
		(1.26)	(127)	(1358)	(59)	(1.12)
SH_2	0	-	-	-	-	-

Tabel 3. Gemiddelde lengte van de spruit, aantal aren, droogge-wicht van de spruit, hoeveelheid N per kg droge stof en hoeveelheid N per plant van P. typhoides bij drie N-voorzieningen en bij wel of niet geparasiteerd worden door S. hermonthica. (-= zonder Striga; += met Striga; 0= 1 ppm N; 1= 10 ppm N; 2= 100 ppm N; ( )= S.D.)

	lengte spr. (mm)	aantal aren	dr. gewicht spr. (g)	hoev.N per kg dr.st. (meq)	hoev.N per plant (meq)
PT_0^-	870 (260)	1.0 (0.0)	6.18 (0.36)	270 (21)	1.66 (0.03)
PT_0^+	395	0.0	0.95	372	0.34
PT_1^-	1195	2.0	12.74	231	2.94
PT_1^+	585 (18)	0.0 (0.0)	3.03 (0.54)	277 (51)	0.85 (0.26)
PT_2^-	1891 (328)	2.8 (1.5)	63.49 (6.58)	529 (82)	33.46 (4.92)

Aangezien het aantal ingezette planten vrij klein was, en

men voor het analyseren van gegevens met behulp van de Mann-Whitney U-test minimaal twee duplo's nodig heeft, zijn er weinig significante verschillen aan te tonen in het gemiddelde droogge-wicht van de spruit, de gemiddelde hoeveelheid N per plant en de aan deze beide gecorreleerde andere grootheden. Voor alle vijf is de waarde van P. typhoides, gekweekt bij 100 ppm N zonder Striga-infektie, groter dan de waarde van P. typhoides, gekweekt bij 1 ppm N zonder Striga-infektie.

3. 2 De resultaten van de proeven met R. angustifolius.

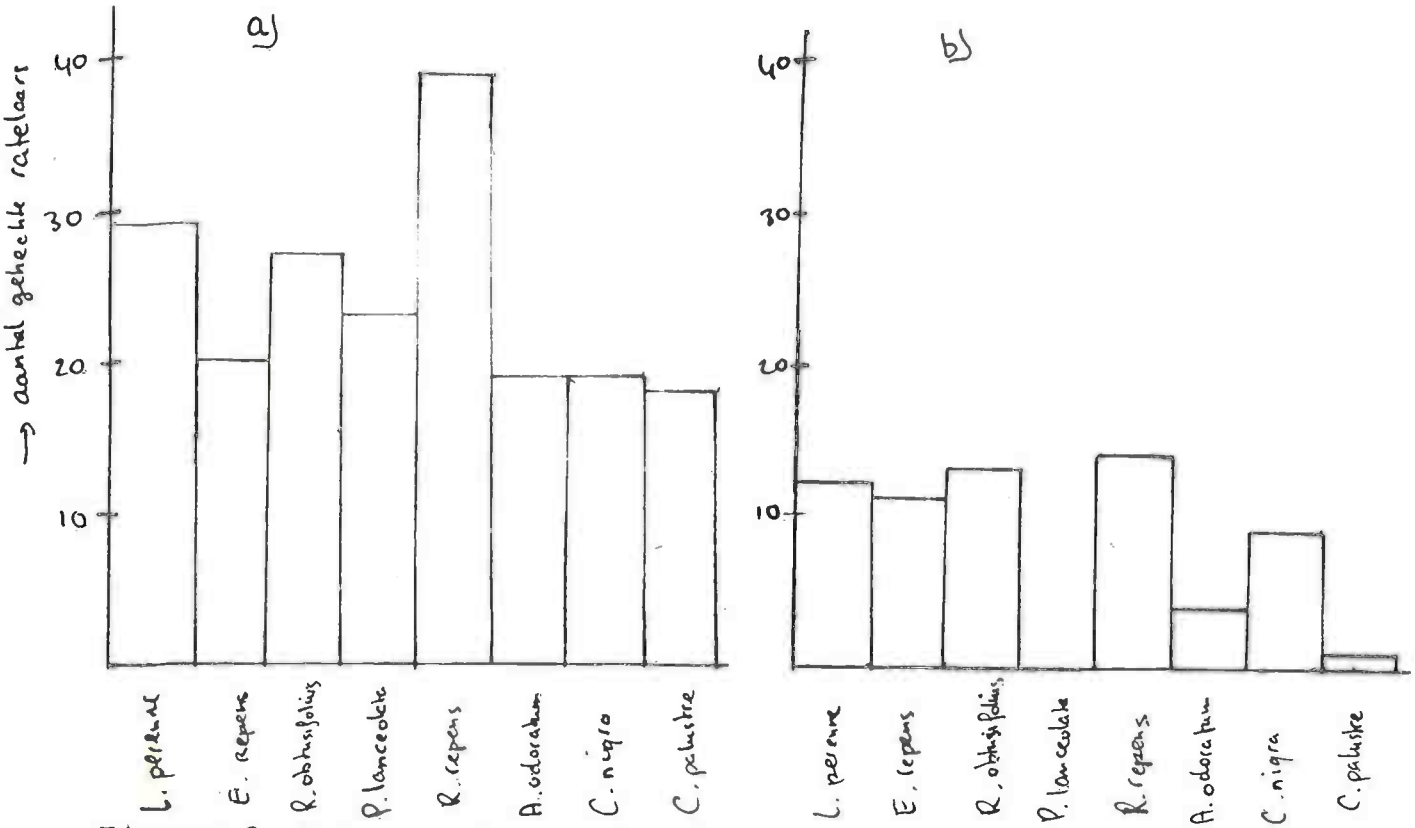
3. 2.1. Het aantal gehechte ratelaars.

De resultaten van het aantal gehechte ratelaars staan vermeld in bijlage 3 en 4. Deze zijn omgewerkt en grafisch weergegeven in de figuren 2-4. Uit figuur 2a blijkt dat het maximale aantal gehechte ratelaars bij R. repens signifikant groter [1] is dan dat bij E. repens, P. lanceolata, A. odoratum, C. nigra en C. palustre. Het maximale aantal gehechte ratelaars is bij L. perenne signifikant groter (op 10%) dan dat bij C. palustre. Kijkt men naar het aantal gehechte ratelaars bij de oogst (fig. 2b) dan blijkt dat dat aantal bij L. perenne, R. obtusifolius en R. repens signifikant groter is dan bij A. odoratum, P. lanceolata en C. palustre. Bij E. repens is dat aantal signifikant groter dan dat bij P. lanceolata en C. palustre en is op 10% signifikant groter dan bij A. odoratum. Bij C. nigra is dat aantal signifikant groter dan dat bij P. lanceolata en is op 10% signifikant groter dan dat bij C. palustre.

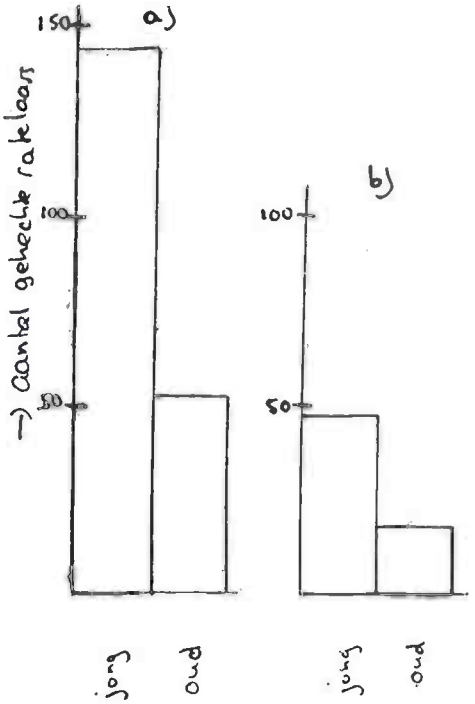
Uit figuur 3 (a en b) blijkt dat het aantal gehechte ratelaars aan jonge gastheren signifikant groter is dan dat aan oude gastheren. Uit figuur 4a blijkt dat het maximale aantal gehechte ratelaars bij een N-voorziening van 10 ppm N signifikant groter is dan dat bij een N-voorziening van 1 ppm N. Dat aantal is bij een N-voorziening van 100 ppm N op 10% signifikant groter dan dat bij een N-voorziening van 1 ppm N. Het aantal gehechte ratelaars bij de oogst is bij een N-voorziening van 100 ppm N signifikant groter dan dat bij 10 ppm N, wat weer signifikant groter is dan dat bij 1 ppm N.

---

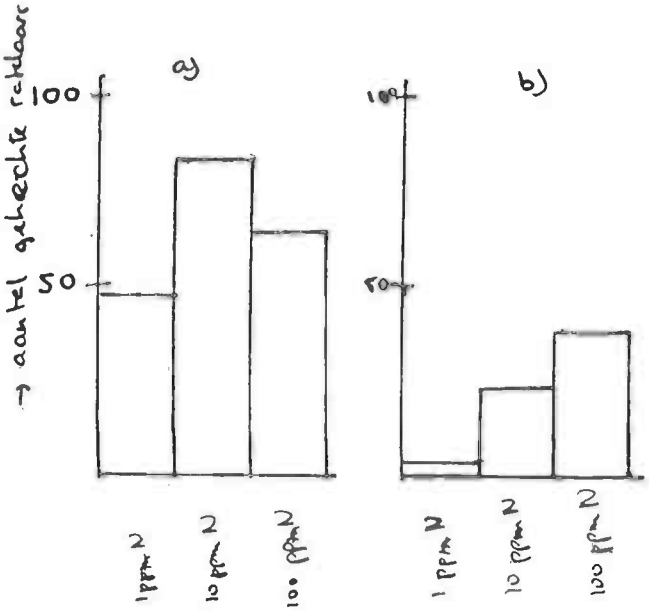
1) Wanneer gesproken wordt van een signifikant verschil wordt een nivo van 5% bedoeld, tenzij anders wordt vermeld.



Figuur 2. Het totaal aantal gehechte ratelaars bij de verschillende gastheren. (a: het maximale aantal; b: het aantal bij de oogst)



Figuur 3. Het totaal aantal gehechte ratelaars bij jonge en oude gastheren. (a: maximale aantal; b: aantal bij de oogst)



Figuur 4. Het totaal aantal gehechte ratelaars bij drie N-voorzieningen. (a: maximale aantal; b: aantal bij de oogst)

Tabel 4. Het maximale aantal gehechte ratelaars en het aantal gehechte ratelaars bij de oogst bij jonge en oude gastheren en bij verschillende N-voorzieningen, waarbij de gastheren zijn ingedeeld per successiestadium. (A=jong; B=oud; 0= 1 ppm N; 1= 10 ppm N; 2= 100 ppm N; t=totaal)

	0_t	1_t	2_t	A_t	B_t	t
max.						
voortop	42	58	52	82	70	152
toppop	48	87	51	156	30	186
natop	20	50	42	98	14	112
oogst						
voortop	8	22	42	44	28	72
toppop	0	18	24	36	6	42
natop	0	12	18	26	4	30

Tabel 5. Het maximale aantal gehechte ratelaars en het aantal gehechte ratelaars bij de oogst, waarbij de gastheren zijn ingedeeld per worteldikte.

	$max._{tot}$	$oogst_{tot}$
dun	95	40
dik	99	25

Uit tabel 4 blijkt dat het maximale aantal gehechte ratelaars aan gastheren uit de voortop en toppop signifikant groter is dan dat dat aan gastheren uit de natop, wanneer men kijkt naar de N-voorziening van 1 ppm N en dat het maximale aantal gehechte ratelaars bij 10 ppm N aan gastheren uit de toppop signifikant groter is dan dat aan gastheren uit de voor- en natop. Tevens blijkt dat het maximale aantal gehechte ratelaars aan jonge gastheren uit de toppop signifikant groter dan dat aan jonge gastheren uit de voor- en natop. Het maximale aantal gehechte ratelaars aan oude gastheren blijkt echter af te nemen in de volgorde voortop, toppop, natop. Tenslotte blijkt dat het in totaal het maximale aantal gehechte ratelaars aan toppopgastheren signifikant groter is (op 10%) dan dat aan voortopgastheren en dat dit (op 5%) geldt voor voortop- en toppopgastheren in vergelijking met natop gastheren.

Wanneer men kijkt naar het aantal gehechte ratelaars bij de oogst, dan blijkt dat dit aantal bij de voortopgastheren groter te zijn bij 1 ppm N, 100 ppm N, jonge en oude gastheren en in totaal dan bij de topnop- en natop gastheren.

Wanneer men nu naar de invloed van de worteldikte kijkt (tabel 5), kan men slechts een verschil op 10% signifikantienivo ontdekken in het aantal gehechte ratelaars bij de oogst, waarbij dat aantal bij dunne wortels groter is dan bij dikke.

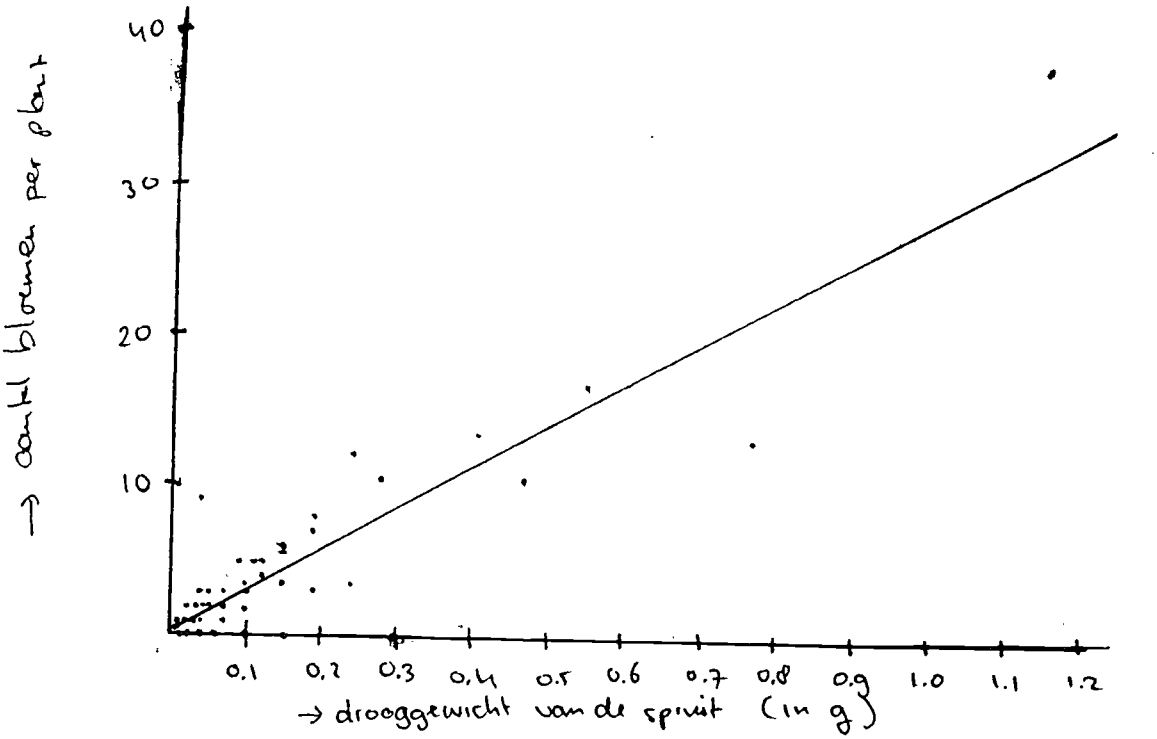
3.2.2. De drooggewichten van de spruit van zowel de gastheren als de grote ratelaars.

De resultaten van de drooggewichten van de spruit staan vermeld in bijlage 7. Een samenvatting hiervan is tabel 6. Hieruit blijkt dat er vrijwel geen verschil is tussen de gewichten van de gastheren, waarbij de één wel geparasiteerd wordt en de ander niet (bij dezelfde N-voorziening). De enige twee uitzonderingen hieron zijn jonge planten van R. obtusifolius en C. nigra bij 100 ppm N. Het gewicht van niet geparasiteerde R. obtusifoliusplanten is daar signifikant groter dan dat van geparasiteerde planten. Dit geldt ook voor C. nigra maar dat verschil is op 10% signifikant. Tevens blijkt dat voor L. perenne, E. repens, R. obtusifolius, A. odoratum en C. nigra geldt dat bij een hogere N-voorziening het gewicht signifikant groter is en dat oudere planten een signifikant groter gewicht hebben dan jongere planten. Voor P. lanceolata en R. repens geldt dit signifikante verschil alleen voor de N-voorziening, maar voor C. palustre geldt dit alleen voor de leeftijd van de planten. Voor J. acutiflorus is er geen verschil voor de N-voorziening.

Uit figuur 5 blijkt dat het aantal bloemen zeer sterk gecorreleerd is aan het gewicht van de ratelaarplanten (correlatiecoefficiënt =.0.902), daarom zal een bespreking van het aantal bloemen van de ratelaar achterwege gelaten worden. De resultaten van de drooggewichten van de spruit van R. angustifolius staan vermeld in bijlage 8A. De nummering correspondeert met de nummering van bijlage 7. Bijlage 9A is een samenvatting van bijlage 8A. Figuur 6 is de grafische weergave van bijlage 9A. Hieruit blijkt dat het gewicht van de ratelaar bij 10 ppm N bij oude planten van E. repens groter is dan bij oude planten van C. nigra en dat het gewicht van de ratelaar bij jonge planten van R. repens groter is bij 100 ppm N dan bij 10 ppm N.

Tabel 6. De drooggewichten (in g) van de spruit van de gastheren, geordend naar leeftijd, N-voorziening en het wel of niet geparasiteerd zijn. (A=jong; B=oud; Lp= L.perenne; Er= E. repens; Ro= R. obtusifolius; Pl= P. lanceolata Rr= R. repens; Ao= A. odoratum;Cn= C. nigra; Cp= C. palustre; Ja= J. acutiflorus; + = geparasiteerd; - = niet geparasiteerd; ( )= S.D.)

gastheer	1 ppm N	10 ppm N	100 ppm N
Lp A^-	0.06 (0.03)	0.46 (0.19)	6.98 (1.97)
Lp A^+	-.--	0.36 (0.21)	6.09
Lp B^-	0.21 (0.04)	0.96 (0.22)	9.32 (1.09)
Lp B^+	0.17 (0.05)	1.12	8.47 (0.80)
Er A^-	0.11 (0.06)	0.86 (0.32)	4.72 (2.25)
Er A^+	-.--	-.--	4.00 (1.96)
Er B^-	0.40 (0.08)	0.93 (0.19)	5.61 (1.16)
Er B^+	0.59	0.97 (0.34)	-.--
Ro A^-	0.17 (0.03)	0.64 (0.09)	5.24 (0.30)
Ro A^+	0.37	-.--	4.45 (0.31)
Ro B^-	1.12 (1.41)	1.79 (2.19)	13.91 (5.59)
Ro B^+	-.--	-.--	12.23 (7.44)
Pl A^-	0.23 (0.18)	1.25 (0.28)	9.26 (2.03)
Pl A^+	-.--	-.--	-.--
Pl B^-	0.70 (0.17)	1.32 (0.50)	6.25 (1.02)
Pl B^+	-.--	-.--	-.--
Rr A^-	0.01 (0.01)	0.03 (0.01)	3.24 (2.44)
Rr A^+	-.--	0.06 (0.05)	3.17 (1.89)
Rr B^-	0.17 (0.08)	0.19 (0.13)	3.49 (1.77)
Rr B^+	-.--	0.28	4.36
Ao A^-	0.06 (0.03)	0.28 (0.06)	3.98 (1.69)
Ao A^+	-.--	0.30 (0.09)	4.04
Ao B^-	0.34 (0.13)	0.84 (0.55)	8.06 (3.11)
Ao B^+	-.--	-.--	-.--
Cn A^-	0.07 (0.03)	0.30 (0.18)	3.24 (0.58)
Cn A^+	-.--	-.--	1.91 (0.75)
Cn B^-	0.94 (0.31)	1.08 (0.32)	6.83 (0.84)
Cn B^+	-.--	0.92 (0.12)	-.--
Cp A^-	0.00 (0.01)	0.01 (0.00)	0.03 (0.03)
Cp A^+	-.--	0.01	0.08
Cp B^-	0.34 (0.41)	0.31 (0.28)	0.56 (0.42)
Cp B^+	-.--	-.--	-.--
Ja B^-	0.22 (0.09)	0.19 (0.07)	0.28 (0.29)
Ja B^+	-.--	-.--	0.80 (0.60)

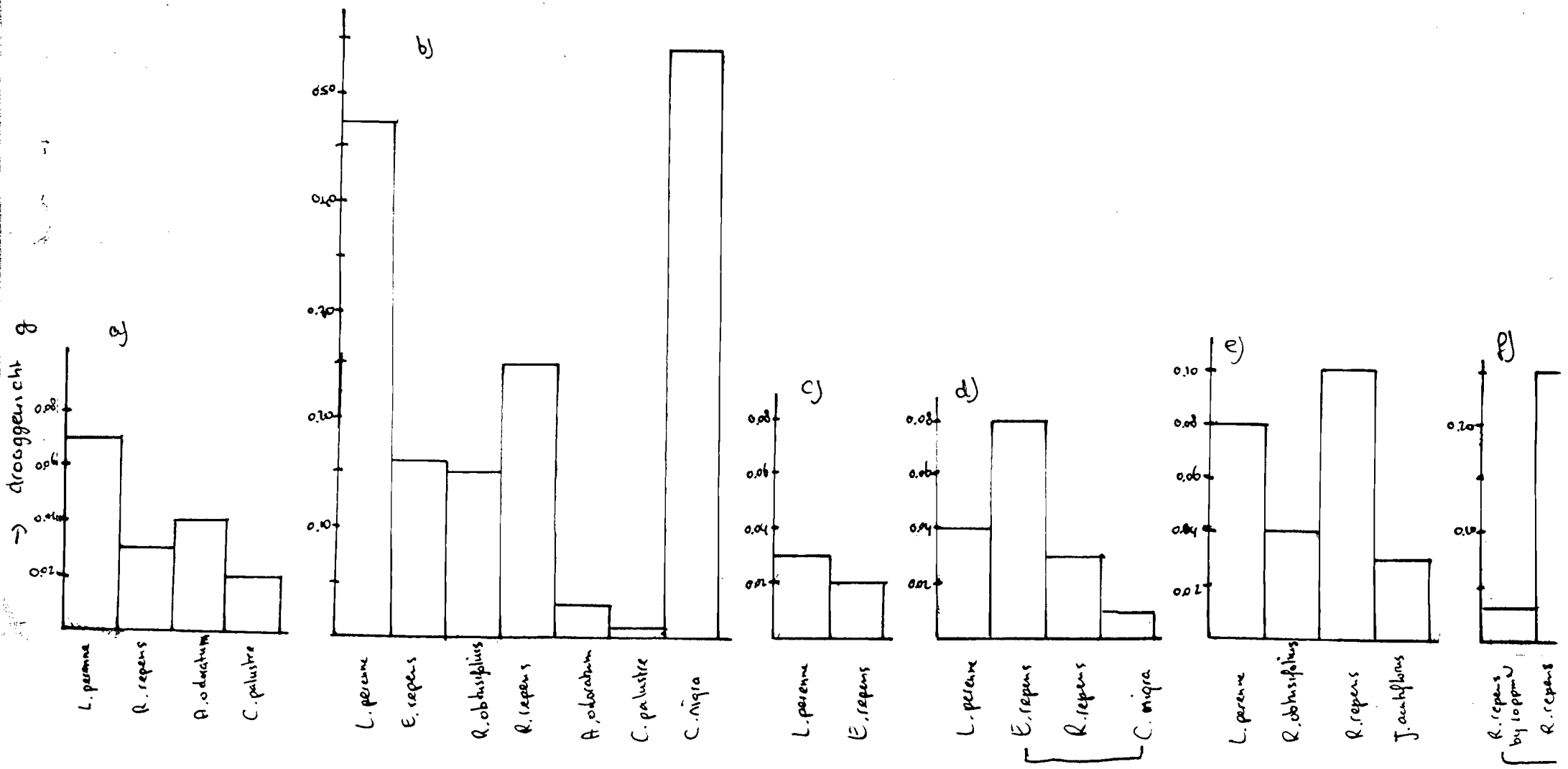


Figuur 5. Het verband tussen het aantal bloemen per ratelaarplant en het gewicht van de ratelaarplant.

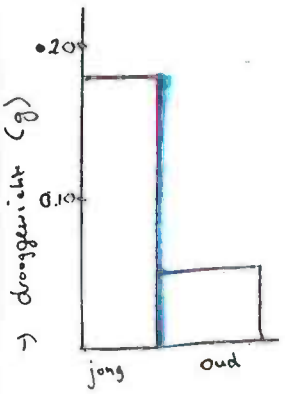
Uit bijlage 9A kan men de gegevens betreffende de leeftijd, N-voorziening, successiestadium en worteldikte destilleren. Dit staat vermeld in bijlagen 9B-9D. De figuren 7-10 zijn hier een grafische weergave van.

Uit figuur 7 blijkt dat het gewicht van een ratelaarplant die gehecht is aan een jonge gastheer significant groter (on 10%) is dan het gewicht van een ratelaar die gehecht is aan een oude gastheer. Uit figuur 8 blijkt dat bij 100 ppm N de gewichtsopbrengst van de ratelaar significant hoger is dan bij 10 ppm N.

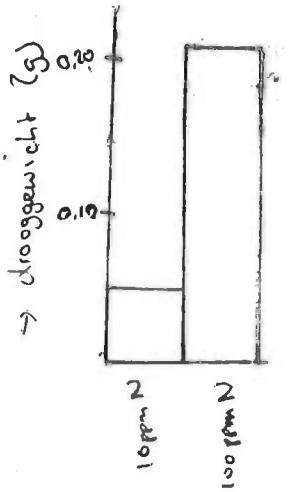
Uit figuur 9 kan men aflezen dat oude gastheren uit de voortop een hogere gewichtsopbrengst van de ratelaar opleveren dan oude gastheren uit de natop. Dit verschil geldt ook voor oude gastheren uit de toppop in vergelijking met oude gastheren uit de natop. Tevens ziet men dat bij een N-voorziening van 10 ppm N gastheren uit de voortop een hogere gewichtsopbrengst van de ratelaar opleveren dan gastheren uit de latere successiestadia. Volgens de test is ook de gewichtsopbrengst van ratelaarplanten die opgegroeid zijn bij gastheren uit de voortop significant groter dan de gewichtsopbrengst van ratelaars die opgegroeid zijn bij gastheren uit de natop, terwijl men uit figuur 9 juist het omgekeerde zou konkluderen.



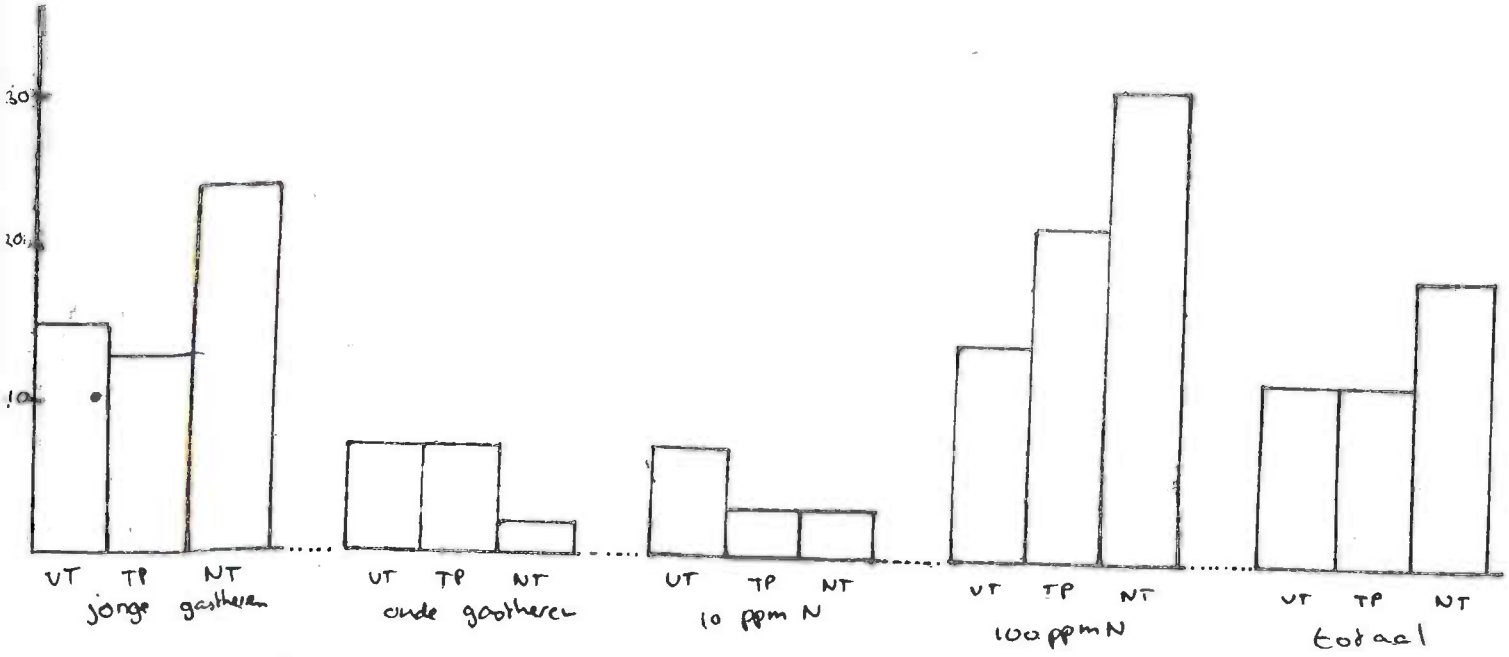
Figuur 6. Het gemiddeld gewicht van de ratelaarplant per gastheer, leeftijd van die gastheer en N-voorziening. (a: jonge gastheren bij 10 ppm N; b: jonge gastheren bij 100 ppm N; c: oude gastheren bij 1 ppm N; d: oude gastheren bij 10 ppm N; e: oude gastheren bij 100 ppm N; f: R. repens bij 10 ppm N en 100 ppm N; ——— = significant verschil op 5%)



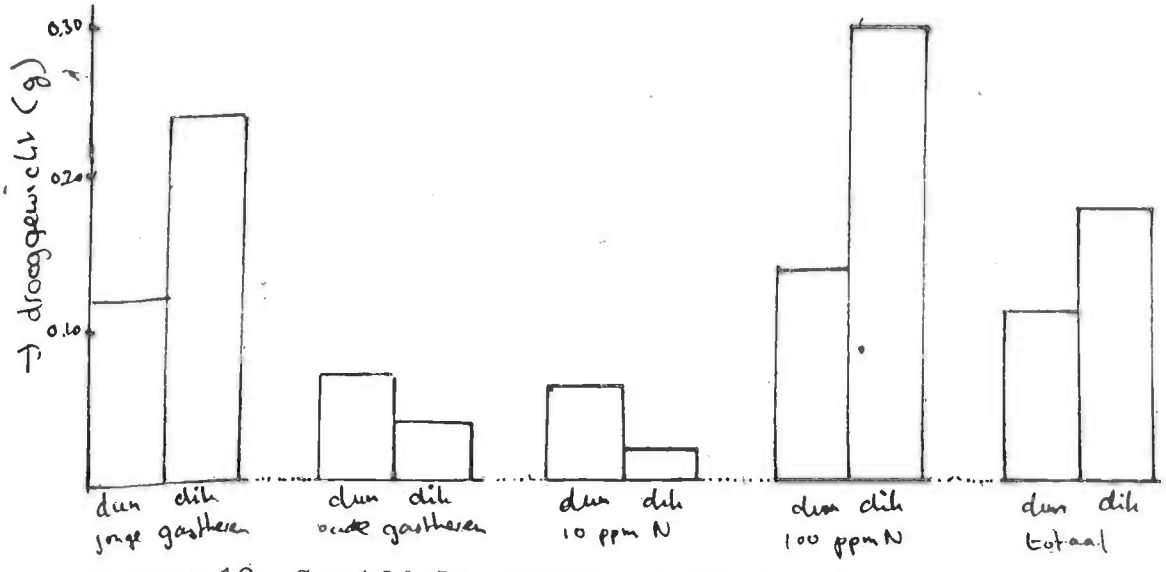
Figuur 7. Gemiddeld drooggewicht van de ratelaarspruit per leeftijd.



Figuur 8. Gemiddeld drooggewicht van de ratelaarspruit bij 10 en 100 ppm N.



Figuur 9. Gemiddeld drooggewicht van de ratelaarplant, waarbij de gastheren zijn gegroepeerd per successiestadium. (VT= voortop; TP= toppop; NT= natop)

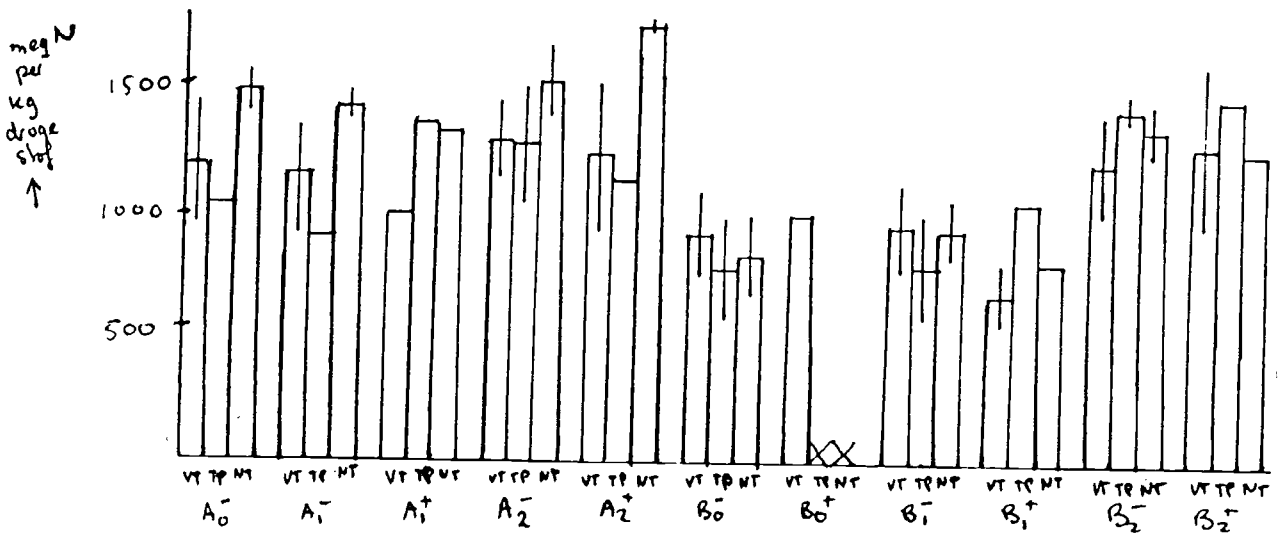


Figuur 10. Gemiddeld drooggewicht van de ratelaarspruit, waarbij de gastheren zijn ingedeeld naar worteldikte.

Wat betreft de invloed van de worteldikte, blijkt dat er een signifikant verschil in gewichtsopbrengst van de ratelaarplant te bestaan tussen dun en dik bij oude gastheren. Ook is de gewichtsopbrengst van ratelaarplanten die opgegroeid zijn bij dunne wortels signifikant hoger dan die van ratelaarplanten opgegroeid bij dikke wortels bij een N-voorziening van 10 ppm N (figuur 10).

3.2.3. Het N-gehalte van de spruit van de gastheren en de gehechte ratelaars.

In bijlage 10A staan de N-gehalten van de gastheren en de gehechte ratelaars vermeld. Hieruit is een tabel gedestilleerd, die de N-gehaltes van de gastheren per successiestadium weergeeft. Deze tabel (bijlage 10B) is grafisch weergegeven in figuur 11. Hieruit blijkt dat de N-gehaltes per successiestadium weinig van elkaar verschillen.



Figuur 11. Het N-gehalte per kg droge stof van gastheren gegroeperd per successiestadium bij de drie N-voorzieningen. (A=jong; B=oud; 0= 1 ppm N; 1= 10 ppm N; 2= 100 ppm N; VT= voorton; TP= toppon; NT= naton; ——— = S.D.; - = zonder R. angustifolius; + = met R. angustifolius)

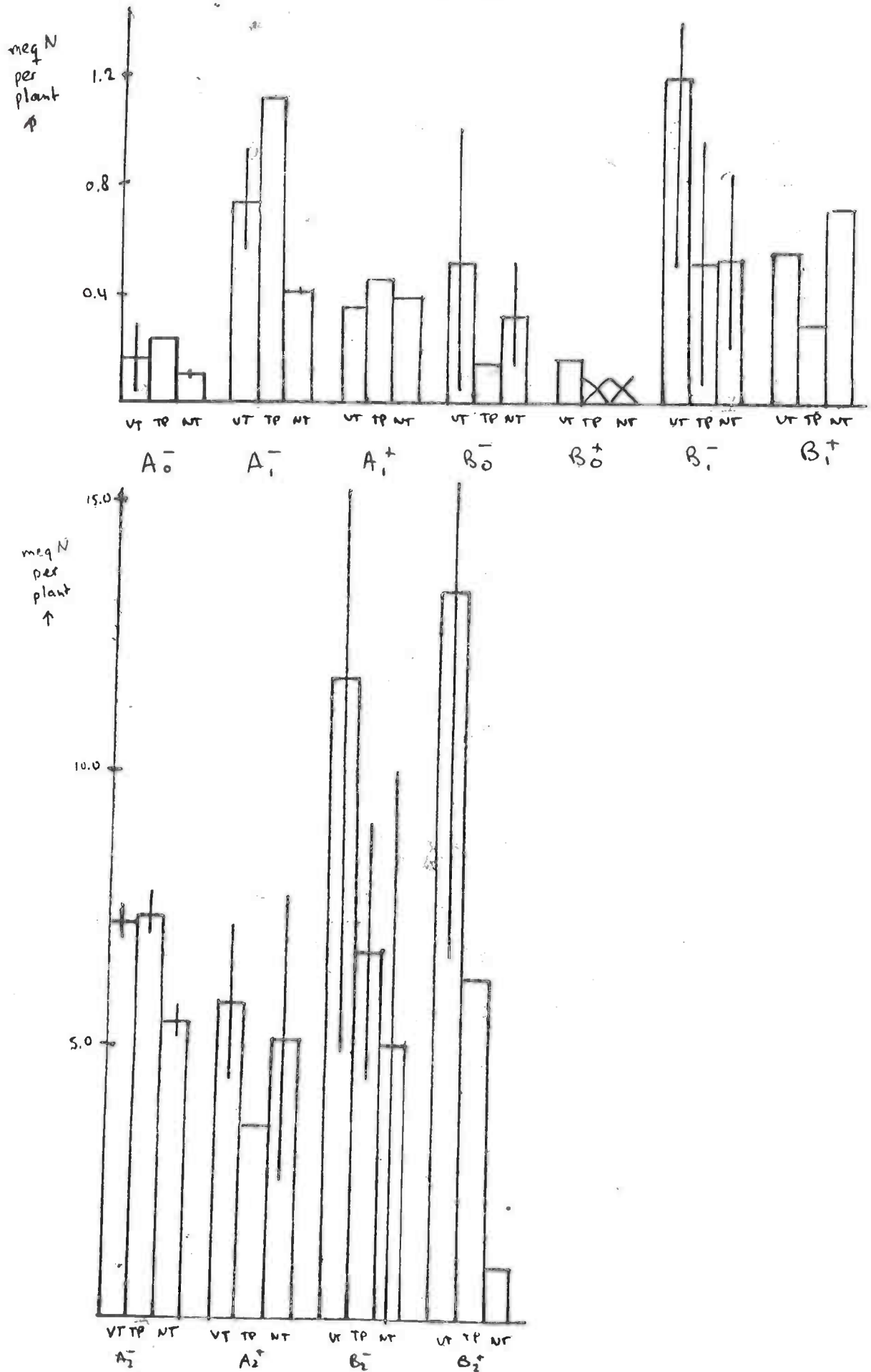
Wanneer men de N-gehaltes per kg droge stof omzet in N-gehaltes per plant krijgt men de gegevens die vermeld staan in tabel 7. Als men deze tabel bekijkt ziet men dat hoe hoger de N-voorziening is des te hoger het N-gehalte per plant is. Ook geldt in het algemeen dat de gastheren die niet geparasiteerd worden

Tabel 7. N-gehalte per plant van de gastheren bij de drie N-voorzieningen en de twee leeftijden (in meq N).
(A=jong; B=oud; - = niet geparasiteerd; + = wel geparasiteerd; 0= 1 ppm N; 1= 10 ppm N; 2= 100 ppm N; Lp=L. perenne; Er=E. repens; Ro=R. obtusifolius; Pl= P. lanceolata; Rr=R. repens; Ao=A. odoratum; Cp=C. palustre; Cn=C. nigra; Ja=J. acutiflorus; -.-- = niet aanwezig; x= te weinig droge stof om een bepaling te kunnen doen)

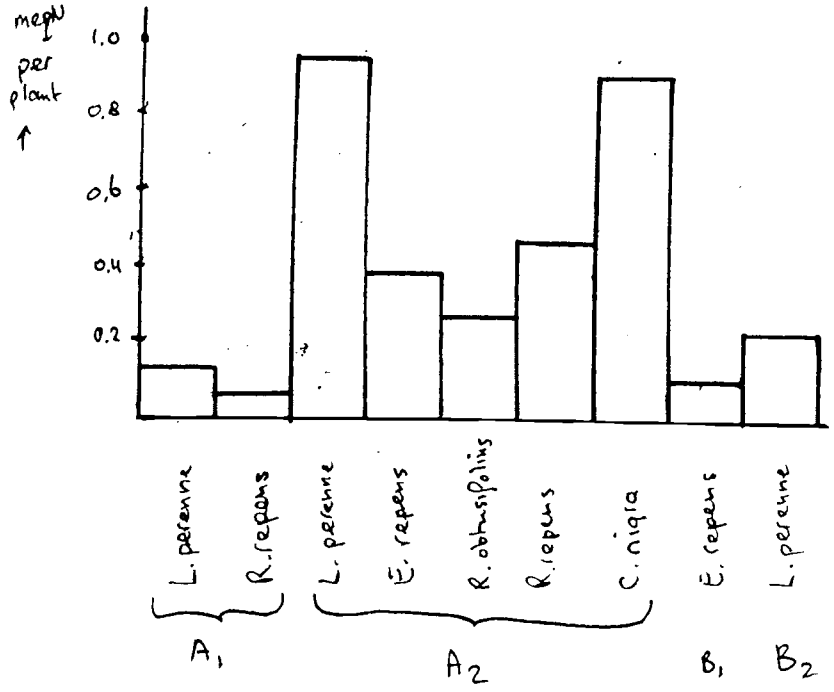
gastheer	A_0^-	A_1^-	A_1^+	A_2^-	A_2^+	B_0^-	B_0^+	B_1^-	B_1^+	B_2^-	B_2^+
Lp	0.06	0.53	0.35	9.17	6.32	0.21	0.17	0.77	0.84	9.62	8.64
Er	0.11	0.83	-.--	5.20	4.18	0.28	x	0.81	0.56	6.15	-.--
Ro	0.31	0.86	-.--	7.37	6.92	1.08	-.--	2.01	-.--	19.59	18.15
Pl	0.24	1.12	-.--	10.17	-.--	0.43	-.--	0.83	-.--	8.43	-.--
Rr	x	x	0.46	4.62	3.54	0.15	-.--	0.20	0.29	5.03	6.30
Ao	0.09	0.41	0.39	5.64	7.03	0.32	-.--	0.71	-.--	9.96	-.--
Cp	x	x	x	x	x	0.29	-.--	0.33	-.--	0.83	-.--
Cn	0.11	0.41	-.--	5.23	3.29	0.56	-.--	0.88	0.72	8.82	-.--
Ja	-.--	-.--	-.--	-.--	-.--	0.11	-.--	0.19	-.--	0.53	0.98

door R. angustifolius een hoger N-gehalte hebben dan de gastheren die wel geparasiteerd worden (bij dezelfde leeftijd en N-voorziening).

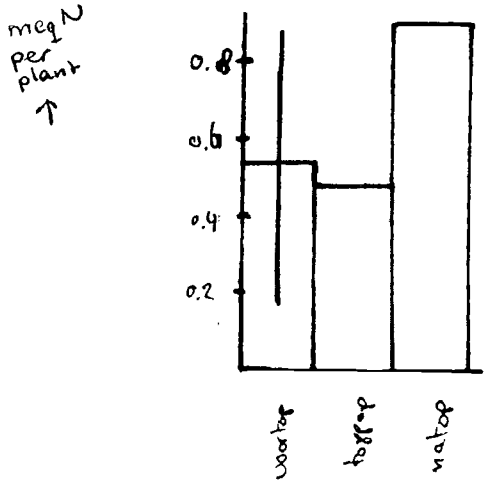
Wanneer men deze gegevens ook groepeert per successiestadium krijgt men bijlage 11A. Deze gegevens zijn grafisch weergegeven in figuur 12. Hier kan men ook geen verschillen ontdekken in het n-gehalte van de gastheren per successiestadium. In bijlage 11B staan de N-gehaltes per plant van de gehechte ratelaars vermeld, en deze zijn bovendien opgesplitst per successiestadium. Deze gegevens zijn grafisch weergegeven in figuur 13 en 14. Hier blijkt uit dat het N-gehalte per plant het hoogst is bij jonge gastheerplanten en een N-voorziening van 100 ppm N. Men kan geen verschil onderscheiden in het N-gehalte per plant wanneer men dit opsplitst per successiestadium.



Figuur 12. Het N-gehalte per plant van de gastheren bij verschillende leeftijd en N-voorziening, waarbij de gastheren zij ongesplitst naar successiestadium. (A=jong; B=oud; − =niet geparasiteerd; + = geparasiteerd; 0 = 1 ppm N; 1 = 10 ppm N; 2 = 100 ppm N; VT=voortop; TP=toppop; NT=natop)



Figuur 13. Het N-gehalte per plant van gehechte ratelaars bij verschillende gastheren, leeftijd van die gastheer en N-voorziening. (A=jong; B=oud; 1 = 10 ppm N; 2 = 100 ppm N)



Figuur 14. Het N-gehalte per plant van gehechte ratelaars bij verschillende jonge gastheren, een N-voorziening van 100 ppm N, waarbij de gastheren gegroepeerd zijn per successiestadium.(——— = S.D.)

HOOFDSTUK 4: DISKUSSIE

Dit hoofdstuk is net als het vorige ingedeeld in twee delen. Het eerste deel behandelt de proef met S. hermonthica, het tweede de proeven met R. angustifolius.

4.1. De proef met S. hermonthica.

De oorzaak van het mislukken van de proef met jonge kiemplanten van P. typhoides moet waarschijnlijk gezocht worden in de lage temperatuur in de kas. Strigazaad verlangt namelijk een temperatuur van 33 °C om te kiemen, te hechten en verder te groeien (Reid & Parker, 1979), terwijl de temperatuur gedurende die periode niet boven de 25 °C uitkwam. Ik heb de proefopzet wel gedurende vijf dagen in een kiemkast van 35 °C gezet, maar deze periode bleek te kort te zijn voor kieming, hechting en verdere groei van S. hermonthica. Door het mislukken van deze serie kan ik slechts iets zeggen over de invloed van de N-voorziening op de hechting en groei van S. hermonthica.

Last (1960) vond dat een vroege N-gift een negatievere invloed had op S. hermonthica dan een late N-gift. Uit mijn resultaten blijkt dat er een soort optimum voor S. hermonthica is wat betreft de N-voorziening. Ook blijkt dat de N-voorziening een grote invloed op de hechting en het bovenkomen van S. hermon-

thica heeft, maar dat de invloed van de N-voorziening op de opbrengst van S. hermonthica verwaarloosbaar klein is. Dit zou een reden kunnen zijn voor de resultaten van Last (1960).

Younis & Agabawi (1965), Agabawi & Younis (1965) en Ogborn & Mansfield (1979) signaleren allen een negatieve invloed van een hogere N-voorziening op S. hermonthica en een positieve invloed op de gastheer (in hun geval was dit Sorghum vulgare). Uit mijn resultaten kan men hetzelfde konkluderen voor mijn proef. Bovendien kan men uit de resultaten de negatieve invloed van S. hermonthica op P. typhoides zien. Aren zijn bijvoorbeeld wel aanwezig bij niet geparasiteerde P. typhoidesplanten, maar zijn totaal afwezig bij geparasiteerde P. typhoidesplanten. De gewasreduktie tot 65% (Bebawi & Farah, 1981b) wordt zo iets begrijpelijker.

Men kan dus stellen dat een vroege en hoge N-gift een negatieve invloed heeft op de vestiging van S. hermonthica en een positieve invloed op de opbrengst van P. typhoides. Dit pleit dus voor het gebruik van (kunst)mest. Aangezien kunstmest nogal duur is en de kleine boerenbedrijfjes in tropisch Afrika en India geen geld hebben, is kunstmest strooien geen oplossing. Men kan echter wel denken aan 'mixed cultures' met vlinderbloemigen (leguminosen), aangezien deze planten stikstof uit de lucht kunnen binden aan de grond. Ik denk hierbij onder andere aan cow pea (Vinea unguiculata), die wel geparasiteerd kan worden door Striga gesnerioides (Okonkwo & Nwoke, 1975) en waarvan het bekend is dat deze plant de kieming van S. hermonthica wel kan induceren, waardoor er hechting op kan treden, maar waarbij S. hermonthica niet tot bloei kan komen (een soort 'trap crop') (Doggett, 1965). Ogborn vermeldt dat 'mixed cultures' reeds worden toegepast in die gebieden, omdat dat een goede methode is voor kleinschalige landbouw, maar helaas is mij niet bekend welke gewassen daarvoor gebruikt worden. Zelf pleit ik voor een 'mixed' culture' van P. typhoides en een vlinderbloemige.

4.2. De proeven met R. angustifolius.

4.2.1. Vitaliteit van de gastheer.

Wanneer men ervan uitgaat dat het drooggewicht van een plant een maat is voor diens vitaliteit, dan blijkt (tabel 6) dat de

vitaliteit van de gastheer positief gekorreleerd is aan diens leeftijd en aan de N-voorziening. De vitaliteit van de gastheer daalt echter niet, wanneer deze geparasiteerd wordt door R. angustifolius, dit in overeenstemming met Weber (1976) en in tegenstelling tot Tolwinska (1962) en Myzienty (1975). Dat de vitaliteit van de gastheer de opbrengst van R. angustifolius daarentegen wel beïnvloedt, was reeds bekend (de Hullu, 1984b), maar ook hechting en overleving lijkt daardoor beïnvloed te worden (figuur 4 en 8, een lage N-voorziening geeft het kleinste aantal en de lichtste R. angustifoliusplanten, bovendien is de daling van het aantal gehechte ratelaars bij 10 ppm N groter dan bij 100 ppm N). Soms echter is de sterfte van R. angustifolius ook te wijten aan beschaduwing (P. lanceolata) of sterfte van de jonge gastheer (R. repens en C. palustre). Op de invloed van oudere gastheren, die een hogere vitaliteit hebben dan jongere, wordt in 4.2.3 ingegaan.

4.2.2. De kwaliteit van de gastheer.

Op basis van dit onderzoek (figuur 2 en 6) kan de volgende indeling in gastheren gemaakt worden [1]:

goede gastheren - L. perenne, E. repens, R. obtusifolius, R. repens en C. nigra

slechte gastheren - P. lanceolata, A. odoratum en C. palustre.

De Hullu (1984b) en ter Borg (1972) geven eveneens een indeling in goede en slechte gastheren. De Hullu (1984b) wijst erop dat gastheren uit het begin van de successie goede en gastheren uit de late successie slechte gastheren zijn. Uit dit onderzoek blijkt dat dit grotendeels overeenkomt, de enige uitzonderingen zijn P. lanceolata (toppopplant) en C. nigra (natopplant). Ter Borg (1972) noemt daarentegen P. lanceolata een zeer goede gastheer, evenals A. odoratum, wat door deze resultaten zeker niet onderschreven kan worden. Genetische veranderingen van de gastheer kunnen hierbij een rol spelen (vgl. Wilson-Jones, 1955, voor Striga). Weber (1976) vermeldt dat er geen haustoriën van Rhinanthoideae gevonden zijn in het veld op C. palustre, waardoor deze plant dus in de kategorie slechte gastheren valt.

---

1) J. acutiflorus is niet ingedeeld, omdat de serie met kiemplanten mislukt is. Men zou echter kunnen overwegen J. acutiflorus in te delen bij slechte gastheren, aangezien J. acutiflorus zich vegetatief voortplant in de madelanden (Bakker, 1981) en R. angustifolius dus slechts te maken heeft met oude gastheren van J. acutiflorus, waarop zij slecht hecht en groeit.

4.2.3. Leeftijd van de gastheer.[1)]

Zowel van Dieten (1974) als de Hullu (1984b) wijzen erop dat, evenals in dit experiment is aangetoond, de leeftijd van de gastheer een negatieve invloed heeft op de groei van R. angustifolius. Uit dit experiment blijkt dat bovendien geldt dat de leeftijd van de gastheer de hechting negatief beïnvloedt. Van Dieten bekeek het verschil tussen 0 en 4 weken oude gastheren, gegevens die niet vergelijkbaar zijn met dit onderzoek, de Hullu had daarentegen wel een vergelijkbare proefopzet.

Deze invloed van de leeftijd kan niet verklaard worden door de vitaliteit van de gastheer (deze is juist hoger bij oude planten dan bij jonge (tabel 6)). De oorzaak moet eerder gezocht worden in het "kwetsbaarder" zijn van kiemplanten in vergelijking met oude planten voor veranderingen in het milieu. Zekerheid hieromtrent bestaat echter allerminst.

4.2.4. De N-voorziening.[1)]

Brugman (1983) vond dat een N-deficiëntie een katastrofale invloed heeft op de opbrengst van R. angustifolius. Zowel de Hullu (1984b) als Brugman (1983) vonden een hogere opbrengst van R. angustifolius, wanneer deze een leguminose als gastheer gebruikte. Yeo (1964) vond hetzelfde voor Euphrasia. Alle drie schrijven ze dit effekt toe aan het N-bindend vermogen van leguminosen. Uit dit experiment blijkt dat de N-voorziening een positief effekt heeft op de hechting, overleving en opbrengst van R. angustifolius. Dit zou te maken kunnen hebben met een hoger N-gehalte van de gastheerspruit (tabel 7). De gastheerkwaliteit echter lijkt niet afhankelijk te zijn van het N-gehalte van de spruit, evenmin als de leeftijd (tussen de gastheren onderling is geen verschil te ontdekken in N-gehaltes, het N-gehalte van oudere planten is juist hoger dan dat van jonge planten, terwijl de opbrengst van R.angustifolius juist lager is). Het is dus niet alleen een invloed van het N-gehalte, ook andere omstandigheden

---

1) Bij de bepaling van de invloed van de leeftijd en de N-voorziening op het drooggewicht van R. angustifolius is de N-voorziening van 1 ppm N niet meegerekend, omdat er bij de serie met jonge planten slechts 1 ratelaar gehecht was en bij de oude serie slechts drie, laat geen betrouwbare konklusies toe.

spelen een rol. Een optimumkurve zoals bij S. hermonthica is hier niet gevonden. Dit kan echter liggen aan de keuze van de verschillende N-voorzieningen. Het kan zijn dat men wel een optimumkurve vindt wanneer men andere N-voorzieningen gebruikt.

4.2.5. De worteldikte van de gastheer.[1)]

De invloed van de worteldikte van de gastheer op R. angustifolius is onduidelijk. Verschil wordt slechts aangetoond in twee gevallen, maar voor één geval kan dit een gevolg zijn van de reeds eerder gememoreerde beschaduwing en sterfte van de gastheer, die juist plaatsvindt bij gastheren met dikke wortels en daardoor de invloed van de worteldikte vertroebelt. In het andere geval (fig. 10) is het verschil vrij klein en harde konklusies kunnen daar zeker niet uit getrokken worden.

4.2.6. Oecologische interpretatie.[1) 2)]

In het veld spelen de eerste vier bovengenoemde omstandigheden (vitaliteit, kwaliteit en leeftijd van de gastheer en de N-voorziening) een grote rol. Wanneer men de gegevens van dit experiment naar het veld gaat vertalen (zij het met de benodigde voorzichtigheid), dan ziet men dat de vitaliteit dankzij de nog relatief hoge N-voorziening in de voortop groot is vergeleken met de latere successiestadia. De Hullu (1984b) vond al dat de gastheerkwaliteit tijdens de successie afneemt. Al deze omstandigheden hebben een positieve invloed op R. angustifolius tijdens het begin van de successie (tabel 4) wat de hechting betreft. Wat

---

1) Met de interpretatie van tabel 4 en 5 moet men voorzichtig zijn, aangezien hier bij de samenstelling van de successiestadia een vermenigvuldiging is toegepast, die misschien niet helemaal terecht is, en er bovendien een overlapping is tussen de voortop en dunne wortels enerzijds en tussen de toppon en natop en de dikke wortels anderzijds.

2) Kijkt men naar fig. 9 totaal dan wijst de Mann-Whitneytest uit dat het gewicht van R. angustifolius gehecht aan gastheren uit de voortop signifikant groter is dan dat van R. angustifolius gehecht aan gastheren uit de natop. Fig. 9 laat juist zien dat het gemiddeld gewicht van R. angustifolius uit de natop hoger is dan dat van R. angustifolius uit de voortop. Dit is een gevolg van de testmethode en de grote variatie. De Mann-Whitneytest is gebaseerd op een 'rank-order systeem' en daarmee verdoezel je grote verschillen in gewicht. Zelf vind ik het geen overtuigend verschil en zal er verder ook geen konklusies aan verbinden.

betreft de opbrengst van R. angustifolius (fig. 9) is deze invloed niet duidelijk. De leeftijd van de gastheren speelt daarentegen in dit experiment een grote rol. Men ziet (tabel 4 en fig. 9) dat R. angustifolius een hogere opbrengst heeft wanneer hij gehecht is aan oude gastheren uit de voortop (bovendien is het aantal gehechte ratelaars groter) dan wanneer dat het geval is aan oude gastheren uit de latere successie stadia. Bovenstaande leidt tot de volgende hypothese.

In het begin van de verschraling (de voortop) vestigt R. angustifolius zich in de madelanden en breidt de populatie zich langzamerhand uit, hechtend op zowel jonge als oude planten. Jonge gastheren zijn aanwezig, aangezien er een wisseling van plantensoorten optreedt (Bakker & de Vries, 1983). Na verloop van tijd (de toppop) lenen oude gastheren zich minder voor hechting en wordt R. angustifolius grotendeels aangewezen op jonge gastheren. Tevens daalt de gastheerkwaliteit (de Hullu, 1984b) en eveneens daalt door de verschraling de N-voorziening (Bakker, 1982), wat via de daling van de vitaliteit van de gastheer een negatief effekt heeft op de opbrengst van R. angustifolius (de planten worden kleiner). Wanneer men nog verder gaat in de successie (de natop) wordt de vegetatie stabieler (Bakker & de Vries, 1983) en dit zou tot gevolg kunnen hebben dat er jaarlijks minder kiemplanten in de vegetatie verschijnen en/of een lager overlevingssucces voor kiemplanten ontstaat. Dit zou betekenen dat R. angustifolius, die in de natop vrijwel geheel op jonge (kiem)planten aangewezen is om als gastheer te gebruiken, een lagere dichtheid krijgt doordat het aantal potentiële gastheren afneemt. Over dit laatste bestaat echter geen zekerheid. Wel wordt hier momenteel onderzoek naar gedaan door Muller en Hoogveld, maar hun onderzoek is helaas nog niet afgerond.

Bakker (1982) vermeldt dat kieming steeds in open zodes plaatsvindt. Dit zou kunnen betekenen dat R. angustifolius de grootste kans op hechtingssucces heeft in open zodes. Oosterbaan (1983) en de Hullu (1984a) hebben dit onderzocht. De kieming van R. angustifolius bleek wel hoger te zijn in open zodes dan in dichte zodes, maar voor de overleving was geen verschil aan te tonen. Dit kan echter een gevolg zijn van grote temperatuursschommelingen, die een negatieve invloed hebben op de overleving van R. angustifolius (Dutman, 1984). Verder onderzoek zal misschien uitsluitsel geven.

Al met al kan men konkluderen dat het populatieverloop van R.

angustifolius van veel faktoren afhankelijk is. De hier onderzochte faktoren lichten slechts een tipje van de sluier op.

LITERATUURLIJST

Agabawi, K.A., & Younis, A.E., 1965, "Effect of nitrogen application on growth and nitrogen content of Striga hermonthica Benth. and Sorghum vulgare Lur. grown for forage", Plant and Soil, 23:295-304

Bakker, J.P., 1982, "Veranderingen in vochtige graslandvegetaties onder invloed van hooien zonder bemesting", Vakblad voor biologen, 62:43-48

Bakker, J.P., & de Vries, Y, 1983, "Natuurbeheer in het stroomdallandschap Drentse A", Natura, 80:4-8

Bakker, N., 1981, "Successie van Juncussoorten in het stroomgebied van de Drentse A", doctoraalverslag plantenoecologie, R.U. Groningen

Bebawi, F.F., & Farah, A.F., 1981a, "Effects of patterns and methods of sowing on Sorghum/Striga relations", Experimental Agriculture, 17:337-341

Babawi, F.F., & Farah, A.F., 1981b, "Effects of parasitic and non-parasitic weeds on Sorghum bicolor", Experimental Agriculture, 17:415-418

Borg, S.J. ter, 1972, "Variability of Rhinanthus serotinus (Schönh) Oborny in relation to the environment", Proefschrift, Groningen

Brugman, Paul, 1983, "Rhinanthus serotinus: gastheer-parasietrelaties in samenhang met het aantalsverloop", doctoraalverslag plantenoecologie, R.U. Groningen

Daniel, W.W., 1978, "Applied nonparametric statistics", Houghton Mifflin Company, Boston

Dieten, Frans van, 1974, "De eerste levensstadia van Rhinanthus serotinus", doctoraalverslag plantenoecologie, R.U. Groningen

Doggett, H., 1965, "Striga hermonthica on sorghum in East Africa", Journal for Agricultural Sciences, 65:183-194

Dutman, Gerdien, 1984, "De invloed van temperatuur en luchtvochtigheid op pas gekiemde zaden resp. kiemplanten van Rhinanthus angustifolius", doctoraalverslag plantenoecologie, R.U. Groningen

Hullu, Ella de, 1984a, "Population dynamics of Rhinanthus serotinus in a grassland succession", submitted

Hullu, Ella de, 1984b, "The distribution of Rhinanthus angustifolius in relation to host plant species", submitted

Last, F.I., 1960, "Incidence of Striga hermonthica on 2 varieties of irrigated sorghum, differently manured, spaced and thinned", Weed Abstracts, 10:12

Musselman, L.J., 1980, "The biology of Striga, Orobanche and other root-parasitic weeds", Annual review of phytopathology, 18:463-489

Myzianty, M., 1975, "Influence of Rhinanthus serotinus (Schönheit) Oborny on the productivity and floristic composition of the meadow plant association", Fragmenta Floristica et Geobotanica, 21:491-505

Nanninga, H.J., 1981, "Variatie van Rhinanthus serotinus in ruimte en tijd", doctoraalverslag plantenoecologie, R.U. Groningen

Nickrent, D.L., Musselman, L.J., Riopel, J.L., & Eplee, R.E., 1979, "Haustorial initiation and nonhost penetration in witchweed (Striga asiatica)", Annals of Botany, 43:233-236

Ogborn, J.E.A., "The significance of the seasonal pattern of emergence of Striga hermonthica Benth.", Samaru Research Bulletin, 239:562-571

Ogborn, J.E.A., & Mansfield, R.A., 1979, "Responses to Striga germinators in the Nigerian Savanne 1971-1978", 2nd Symposium on parasitic weeds, supplement

Okonkwo, S.N.C., & Nwoke, F.I.O., 1975, "Observations on haustorial development in Striga gesnerioides (Schrophulariaceae)", Annals of Botany, 39:979-981

Oosterbaan, Marjo, 1983, "Enkele factoren die een rol spelen bij het populatieverloop van de grote ratelaar in de successie", doctoraalverslag plantenoecologie, R.U. Groningen

Parker, C., & Reid, Diana C., 1979, "Host specificity in Striga species - some preliminary observations", 2nd Symposium on parasitic weeds, 79-90

Porwal, B.L., & Mathur, M.K., 1972, "Control of Striga - A Review", Indian Journal of Weed Science, 4:120-135

Reid, Diana C., & Parker, C., 1979, "Germination requirements of Strga species", 2nd Symposium on parasitic weeds, 202-210

Sachs, Lothar, 1982, "Applied Statistics: a handbook of techniques", Springer Verlag, New York; Berlin

Thakre, S.K., 1980, "HCN-content of Sorghum and its resistance to Striga II", Journal of Maharashtra Agricultural Universities, 5:163-164

Thakre, S.K., & Deshmukh, N.Y., 1978, " A note on the incidence of Striga in Sorghum growing area of Vidarbha India and relation between extent of infestation and physicochemical characters of the soil", Journal of Maharashtra Agricultural Universities, 3:267-269

Tolwinska, Maria, 1962, "The absorption of food, growth and development of Alectorolophus glaber (LA, Beck) and the attempt of its control on meadow", Polish Agricultural Annual, 75:497-519

Weber, Hans C., 1976, "Uber Wirtspflanzen und Parasitismus einiger mitteleuropäischer Rhinanthoideae (Schrophulariaceae)", Plant Systematic Evolution, 125:97-107

Weber, H.C., & Weberling, F., 1975, "Zur Morphologie der Haustorien von Rhinanthoideën (Schroph.)", Berichte der Deutsch Botanische Gesellschaft, 88:329-345

Wilson-Jones, K., 1955, "Further experiments on witchweed control II. The existance of physiological strains of Striga hermonthica", Empire Journal experimental Agriculture, 23:206-213

Yeo, P.I., 1964, "The growth of Euphrasia in cultivation", Watsonia, 6:1-24

Younis, A.E., & Agabawi, K.A., 1965, "Effect of Striga hermonthica Benth. and nitrogen application on the growth and nitrogen content of Sorghum vulgare Lur.", Acta Biologica Hungariaceae, 15:361-369

Bijlage 1. De samenstellingen van de gebruikte voedingsoplossingen, alles per liter H_2O.

1 ppm N: 0.05 ml 0.1 M NH_4NO_3; 0.65 ml 1 M KH_2PO_4; 3.005 ml 0.5 M K_2SO_4; 0.07 ml 1 M KNO_3; 2.0 ml 0.1 M KOH; 1.13 ml 1 M $MgSO_4$; 127 ml 0.01 M $CaSO_4$; 1.25 ml 1 M $CaCl_2$; 0.1 ml sporenelementoplossing; 0.1 ml ijzerchelaatoplossing.

10 ppm N: 0.06 ml 1 M NH_4NO_3; 0.65 ml 1 M KH_2PO_4; 2.34 ml 0.5 M K_2SO_4; 0.54 ml 1 M KNO_3; 0.20 ml 0.1 M KOH; 1.13 ml 1 M $MgSO_4$; 127 ml 0.01 M $CaSO_4$; 1.25 ml 1 M $CaCl_2$; 0.1 ml sporenelementoplossing; 0.1 ml ijzerchelaatoplossing.

100 ppm N: 0.59 ml 1 M NH_4NO_3; 0.65 ml 1 M KH_2PO_4; 2.34 ml 0.5 M K_2SO_4; 0.76 ml 1 M KNO_3; 2.0 ml 0.1 M KOH; 2.54 ml 1 M $Ca(NO_3)_2$; 1.13 ml 1 M $MgSO_4$; 0.1 ml sporenelementoplossing; 0.1 ml ijzerchelaatoplossing.

Bijlage 2. Lengte van de plant, lengte van de bloeiwijze, droog-gewicht van de spruit, het N-gehalte per kg droge stof en het N-gehalte per plant van S. hermonthica en P. typhoides.(SH_0 = S. hermonthica bij 1 ppm N; SH_1 = S. hermonthica bij 10 ppm N; nr. = nummer van de pot; a t/m e zijn de nummers van de Strigaplanten uit één pot; PT_0 = P. typhoides bij 1 ppm N; PT_1 = P. typhoides bij 10 ppm N; PT_2 = P. typhoides bij 100 ppm N; * = geparasiteerd)

A. Striga hermonthica.

	nr.	lengte (mm)	lengte bl.(mm)	gew. (g)	meq N per kg dr. stof	meq N per plant
SH_0	3	648	1298	2.84	642	1.82
SH_1	2a	617	696	1.45		
SH_1	2b	382	145	0.21		
SH_1	2c	468	164	0.36	699	0.90 ± 1.13
SH_1	2d	441	219	0.39		
SH_1	2e	774	2223	4.03		
SH_1	3a	660	2168	3.20	669	2.05 ± 0.12
SH_1	3b	761	2150	2.94		
SH_1	4a	879	2201	2.60	585	2.17 ± 0.92
SH_1	4b	690	4598	4.82		

B. Pennisetum typhoides

	nr.	lengte (mm)	aantal aren	gew. (g)	meq N per kg dr.st.	meq N per plant
PT_0	1	1054	1	6.43	255	1.64
PT_0	2	686	1	5.92	284	1.68
PT_0*	3	395	0	0.95	372	0.35
PT_1	1	1195	2	12.74	231	2.94
PT_1*	2	590	0	3.24	334	1.08
PT_1*	3	565	0	2.42	237	0.57
PT_1*	4	601	0	3.43	261	0.90
PT_2	1	2040	1	63.21	490	30.97
PT_2	2	2118	4	74.70	472	35.26
PT_2	3	1545	2	55.11	489	26.95
PT_2	4	1965	3	66.06	501	33.10
PT_2	5	1430	2	60.41	691	41.74
PT_2	6	2245	5	61.45	533	32.75

Bijlage 3. Het aantal gehechte ratelaars bij verschillende gastheren, leeftijd van die gastheren en N-voorzieningen. (A=jong; B=oud; 0 = 1 ppm N; 1 = 10 ppm N; 2 = 100 ppm N;Lol=L. perenne; Ely=E. repens; Rum=R. obtusifolius; Pla=P. lanceolata; Ran=R. repens; Ant=A. odoratum; Car=C. nigra; Cal=C. palustre; Jun=J. acutiflorus)

21 dagen na het inzetten van de ratelaars

	A_0	A_1	A_2	B_0	B_1	B_2
Lol	2	9	2	7	4	2
Ely	1	3	4	5	6	0
Rum	2	2	12	4	3	4
Pla	6	10	7	0	0	0
Ran	0	0	3	0	1	0
Ant	1	3	6	0	0	0
Car	1	4	7	2	4	0
Cal	0	0	0	0	0	0

35 dagen na het inzetten van de ratelaars

A_0	A_1	A_2	B_0	B_1	B_2
2	11	3	2	3	2
–	–	–	–	–	–
1	0	10	–	–	–
1	3	0	0	0	0
6	15	6	4	4	2
2	11	3	0	0	0
–	–	–	2	3	0
5	6	6	0	0	1

50 dagen na het inzetten van de ratelaars

	A_0	A_1	A_2	B_0	B_1	B_2
Lol	1	11	2	2	1	2
Ely	0	1	5	4	6	0
Rum	–	–	–	0	0	4
Pla	–	–	–	0	0	0
Ran	6	11	8	1	1	2
Ant	0	9	1	0	0	0
Car	0	0	8	–	–	–
Cal	0	1	2	0	0	0

65 dagen na het inzetten van de ratelaars (oogst)

A_0	A_1	A_2	B_0	B_1	B_2
0	5	2	2	1	2
0	0	5	1	5	0
1	0	9	0	0	3
0	0	0	0	0	0
0	5	7	0	1	1
0	3	1	0	0	0
0	0	7	0	2	0
0	1	1	0	0	0

21 dagen na inzetten

	B_0	B_1	B_2
Jun	0	0	0

35 dagen na inzetten

B_0	B_1	B_2
0	1	1

65 dagen na inzetten (oogst)

B_0	B_1	B_2
0	0	1

Bijlage 4. Het maximale aantal gehechte ratelaars bij verschillende gastheren, leeftijd van die gastheren en N-voorzieningen. (zie voor de verklaring der tekens bijlage 3)

	A_0	A_1	A_2	B_0	B_1	B_2
Lol	2	11	3	7	4	2
Ely	1	3	5	5	6	0
Rum	2	2	12	4	3	4
Pla	6	10	7	0	0	0
Ran	6	15	8	4	4	2
Ant	2	11	6	0	0	0
Car	1	4	8	2	4	0
Cal	5	6	6	0	0	1

Bijlage 5. Signifikante verschillen wat betreft het aantal gehechte ratelaars. (A=jong; B=oud; 0= 1 ppm N; 1= 10 ppm N; 2= 100 ppm N; Lol=L. perenne; Ely=E. repens; Rum= R. obtusifolius; Pla=P. lanceolata; Ran=R. repens; Ant=A. odoratum; Car=C. nigra; Cal=C. palustre)

A. Het maximale aantal gehechte ratelaars.

Lol A_1 > Lol A_0 **
Lol A_1 > Lol A_2 *
Lol A_1 > Lol B_1 *
Lol B_0 > Lol B_2 *
Lol B_0 > Lol A_0 *

Ely B_1 > Ely B_2 **
Ely A_2 > Ely A_0 *
Ely B_0 > Ely A_0 *

Rum A_2 > Rum A_0 **
Rum A_2 > Rum A_1 **
Rum A_2 > Rum B_2 **

Pla A_0 > Pla B_0 **
Pla A_1 > Pla B_1 **
Pla A_2 > Pla B_2 **

Ran A_1 > Ran A_0 *
Ran A_1 > Ran B_1 **
Ran A_2 > Ran B_2 *

Ant A_1 > Ant A_0 **
Ant A_1 > Ant B_1 **
Ant A_2 > Ant B_2 **

Car A_2 > Car A_0 **
Car A_2 > Car B_2 **

Cal A_1 > Cal B_1 **
Cal A_2 > Cal B_2 *

Pla A_0 > Ely A_0 *
Pla A_0 > Car A_0 *

Ran A_0 > Ely A_0 *
Ran A_0 > Car A_0 *

Cal A_0 > Ely A_0 *
Cal A_0 > Car A_0 *

Lol A_1 > Ely A_1 *
Lol A_1 > Rum A_1 **
Lol A_1 > Car A_1 *

Pla A_1 > Ely A_1 *
Pla A_1 > Rum A_1 **
Pla A_1 > Car A_1 *

Ant A_1 > Ely A_1 *
Ant A_1 > Rum A_1 **
Ant A_1 > Car A_1 *

Ran A_1 > Ely A_1 **
Ran A_1 > Rum A_1 **
Ran A_1 > Car A_1 **
Ran A_1 > Cal A_1 *

Rum A_2 > Lol A_2 **
Rum A_2 > Ely A_2 *

Lol B_0 > Pla B_0 **
Lol B_0 > Ant B_0 **
Lol B_0 > Cal B_0 **
Lol B_0 > Car B_0 *

Ely B_1 > Pla B_1 **
Ely B_1 > Ant B_1 **
Ely B_1 > Cal B_1 **

Lol_1 > Lol_2 **
Ant_1 > Ant_0 **

Rum_2 > Rum_0 *
Rum_2 > Rum_1 **

Ran_1 > Ran_0 *
Ran_1 > Ran_2 *

Lol_0 > Ant_0 *
Lol_0 > Car_0 *
Ran_0 > Ant_0 **
Ran_0 > Car_0 *
Lol_1 > Rum_1 **
Lol_1 > Cal_1 *

Ran_1 > Ely_1 *
Ran_1 > Pla_1 *
Ran_1 > Rum_1 **
Ran_1 > Cal_1 **
Ran_1 > Car_1 *

Ran_2 > Lol_2 **
Ran_2 > Ely_2 **
Ran_2 > Pla_2 *
Ran_2 > Ant_2 *
Ran_2 > Cal_2 *
Ran_2 > Car_2 *

Vervolg bijlage 5A.

Pla A > Pla B **	Ran A > Ran B **	Ant A > Ant B **	Car A > Car B *
Cal A > Cal B **			
Pla A > Ely A **	Ran A > Ely A **	Lol B > Pla B **	Ely B > Pla B **
	Ran A > Lol A *	Lol B > Ant B **	Ely B > Ant B **
Ant A > Ely A *	Ran A > Rum A *	Lol B > Cal B **	Ely B > Cal B **
	Ran A > Cal A *	Lol B > Car B *	
	Ran A > Car A **		
Rum B > Pla B **	Rum B > Cal B **	Ran B > Pla B **	Ran B > Cal B **
Rum B > Ant B **		Ran B > Ant B **	
Lol > Cal *	Ran > Ely **	Ran > Ant **	Ran > Car **
	Ran > Pla **	Ran > Cal **	
1 > 0 **	2 > 0 *		A > B **

Bijlage 5B. Het aantal gehechte ratelaars bij de oogst (na 65 dagen).

$Ran\ A_2 > Ran\ A_0$ **	$Rum\ A_2 > Rum\ A_0$ **	$Car\ A_2 > Car\ A_0$ **
	$Rum\ A_2 > Rum\ A_1$ **	$Car\ A_2 > Car\ A_1$ **
		$Car\ A_2 > Car\ B_2$ **
$Rum\ A_2 > Ant\ A_2$ **	$Ran\ A_2 > Pla\ A_2$ **	$Car\ A_2 > Pla\ A_2$ **
$Rum\ A_2 > Pla\ A_2$ **		
$Rum\ A_2 > Cal\ A_2$ **		

$Ely_1 > Ely_0$ *	$Ran_1 > Ran_0$ **	$Rum_2 > Rum_0$ **	$Car_2 > Car_0$ **
$Ely_2 > Ely_0$ *	$Ran_2 > Ran_0$ **	$Rum_2 > Rum_1$ **	$Car_2 > Car_1$ *
$Lol_1 > Rum_1$ **	$Ran_1 > Pla_1$ **	$Rum_2 > Ant_2$ **	$Car_2 > Pla_2$ **
$Lol_1 > Pla_1$ **	$Ran_1 > Rum_1$ **	$Rum_2 > Pla_2$ **	$Car_2 > Cal_2$ *
$Lol_1 > Cal_1$ *	$Ran_1 > Cal_1$ *	$Rum_2 > Cal_2$ **	$Car_2 > Ant_2$ *
$Ely_1 > Cal_1$ *		$Rum_2 > Lol_2$ *	
$Ely_2 > Ant_2$ *	$Ran_2 > Pla_2$ **	$Ran_2 > Ant_2$ *	
$Ely_2 > Cal_2$ *	$Ran_2 > Cal_2$ *		
Ran A > Ran B **	Rum A > Rum B *	Car A > Car B *	

Vervolg bijlage 5B.

Lol A > Pla A **	Rum A>Pla A **	Ran A>Pla A **	Ely B>Pla B **
Lol A > Cal A *	Rum A>Cal A **	Ran A>Cal A **	Ely B>Ant B **
Car A > Pla A **	Rum A>Ant A *	Ran A>Ely A *	Ely B>Cal B **
Car A > Cal A *		Ran A>Ant A *	

Lol > Ant	**	Ely > Ant	*	Rum > Ant	**	Ran > Ant	**
Lol > Pla	**	Ely > Pla	**	Rum > Pla	**	Ran > Pla	**
Lol > Cal	**	Ely > Cal	**	Rum > Cal	**	Ran > Cal	**
Car > Pla	**	Car > Cal	*				
1 > 0	**	2 > 0	**	2 > 1	**	A > B	**

** = 5% signifikantienivo
* =10% signifikantienivo

Bijlage 6. Signifikante verschillen tussen de successiestadia wat betreft het aantal gehechte ratelaars, en signifikante verschillen tussen de worteldiktes wat betreft het aantal gehechte ratelaars. (vt=voortop; tp=toppop; nt=natop; A=jong; B=oud; 0 = 1 ppm N; 1 = 10 ppm N; 2 = 100 ppm N)

A. Het maximum aantal gehechte ratelaars.

$tp\ A_0 > vt\ A_0$ **	$vt\ B_0 > tp\ B_0$ **	$vt\ B_1 > tp\ B_1$ **
$tp\ A_0 > nt\ A_0$ **	$vt\ B_0 > nt\ B_0$ **	$vt\ B_1 > nt\ B_1$ **
$tp\ A_1 > vt\ A_1$ **	$tp\ B_0 > nt\ B_0$ *	$tp\ B_1 > nt\ B_1$ **
$tp\ A_1 > nt\ A_1$ **		

$vt_0 > nt_0$ **	$tp_1 > vt_1$ **	
$tp_0 > nt_0$ **	$tp_1 > nt_1$ **	

tp A > vt A **	vt B > tp B **	tp B > nt B **
tp A > nt A **	vt B > nt B **	

vt > nt **	tp > vt *	tp > nt **

B. Het aantal gehechte ratelaars bij de oogst.

$vt\ A_2 > nt\ A_2$ **	$vt\ B_1 > tp\ B_1$ **	$vt\ B_2 > tp\ B_2$ **
$vt\ B_0 > tp\ B_0$ **	$vt\ B_1 > nt\ B_1$ **	$vt\ B_2 > nt\ B_2$ **
$vt\ B_0 > nt\ B_0$ **		

$vt_0 > tp_0$ **	$vt_1 > nt_1$ *	$vt_2 > tp_2$ **
$vt_0 > nt_0$ **		$vt_2 > nt_2$ **

vt A > nt A **	vt B > tp B **	vt B > nt B **

vt > tp **	vt > nt **	tp > nt niet sign.

dun > dik *

** = 5% signifikantienivo
* = 10% signifikantienivo

Bijlage 7. Drooggewichten van de spruit van de gastheren bij verschillende N-voorzieningen (A=jong; B=oud; 0 = 1 ppm N; 1 = 10 ppm N; 2 = 100 ppm N; Lol=L. perenne; Ely=E. repens; Rum=R. obtusifolius; Pla=P. lanceolata; Ran=R. repens; Ant=A. odoratum; Car=C. nigra; Cal=C. palustre; Jun=J. acutiflorus; * = geparasiteerd; -.-- = bij de oogst niet meer aanwezig)

gastheer	nr.	A_0	A_1	A_2	B_0	B_1	B_2
Lol	1	0.11	0.49	8.46	0.21*	0.69	9.36*
	2	0.02	0.37	4.23	0.12*	0.96	7.57*
	3	0.07	0.85	4.66	0.16	0.61	10.91
	4	0.09	0.11*	6.09*	0.22	0.90	10.45
	5	0.03	0.24*	7.97	0.18	1.18	7.97
	6	0.05	0.42*	5.24	0.28	1.34	8.97
	7	0.04	0.66*	9.41	0.17	1.06	7.64
	8	0.14	0.41	9.48	0.25	1.12*	9.35
	9	0.04	0.37	8.00	0.22	1.07	10.22
	10	0.04	0.25	5.35	0.23	0.81	9.06
Ely	1	0.15	0.55	3.39*	0.36	0.78	4.74
	2	0.12	0.68	1.97*	0.42	0.97	5.37
	3	0.08	0.32	6.65*	0.48	0.95	5.33
	4	0.03	0.87	3.28	0.48	1.31	6.53
	5	0.07	0.81	6.95	0.29	0.77	6.02
	6	0.18	1.37	0.55	0.35	0.82	5.72
	7	0.13	0.89	5.37	0.51	0.88*	3.08
	8	0.22	1.02	7.05	0.41	0.71*	5.46
	9	0.05	1.20	5.12	0.29	1.54*	7.33
	10	-.--	-.--	-.--	0.59*	0.75*	6.49
Rum	1	-.--	0.80	4.90	0.34	4.94	17.40
	2	-.--	0.59	5.63	0.32	0.31	21.06
	3	-.--	0.64	5.20	2.40	0.44	18.40
	4	-.--	0.53	4.52*	0.09	0.54	4.79*
	5	-.--	0.54	4.39*	0.41	0.53	19.67*
	6	0.15	0.68	4.67*	0.28	0.44	8.35
	7	0.13	0.64	4.77*	3.67	0.72	6.01
	8	0.18	0.69	3.77*	3.28	3.27	17.59
	9	0.20	0.55	4.71*	0.23	0.48	6.46
	10	0.37*	0.69	4.32*	0.22	6.18	15.97

Vervolg bijlage 7

gastheer	nr.	A_0	A_1	A_2	B_0	B_1	B_2
Pla	1	0.30	0.90	7.93	0.67	1.79	5.43
	2	0.19	0.89	12.28	0.75	0.96	4.46
	3	0.02	1.09	9.01	0.56	0.56	5.67
	4	0.47	0.91	12.19	0.57	1.67	5.97
	5	0.36	1.58	8.34	0.93	1.94	8.07
	6	0.12	1.51	8.33	0.71	1.10	5.99
	7	0.11	1.56	9.62	0.35	0.61	6.50
	8	0.06	1.47	5.40	0.82	1.28	6.19
	9	0.11	1.34	10.05	0.77	1.48	6.72
	10	0.52	1 26	9.43	0.84	1.84	7.46
Ran	1	-.--	-.--	-.--	0.16	-.--	2.72
	2	-.--	0.03	-.--	0.14	0.49	1.04
	3	-.--	0.01	0.23	0.17	0.23	1.85
	4	-.--	0.04	6.86	0.18	0.17	2.61
	5	-.--	0.02*	3.80	0.25	0.15	1.75
	6	-.--	0.00*	5.28*	0.34	0.11	6.08
	7	-.--	-.--	2.06	0.20	0.08	4.99
	8	0.00	0.14*	4.79*	0.04	0.03	5.74
	9	0.01	0.05*	1.64*	0.16	0.27	4.59
	10	0.02	0.07*	0.97*	0.07	0.28*	4.36*
Ant	1	0.08	0.19	2.21	0.16	0.19	9.29
	2	0.07	0.36	4.38	0.32	0.12	1.65
	3	0.08	0.39*	6.28	0.36	0.21	10.64
	4	0.07	-.--	5.10	0.46	0.66	10.58
	5	0.07	0.25*	3.99	0.44	1.52	9.06
	6	0.05	0.25	6.08	0.55	0.99	8.95
	7	0.06	0.37*	1.62	0.21	1.30	3.41
	8	0.05	0.25	1.63	0.26	0.66	8.69
	9	0.12	0.34	4.50	0.22	1.27	7.56
	10	0.01	0.17*	4.04*	0.39	1.52	10.75

Vervolg bijlage 7.

gast-heer	nr.	A_0	A_1	A_2	B_0	B_1	B_2
Car	1	0.05	0.31	3.55	0.39	0.80*	6.78
	2	0.07	0.33	2.21	0.99	1.03*	6.16
	3	0.05	0.35	3.78	0.78	1.82	8.28
	4	0.03	0.04	2.98	0.97	0.97	7.96
	5	0.07	0.22	3.68	0.47	0.86	6.43
	6	0.13	0.21	3.07*	1.15	0.95	6.18
	7	0.07	0.27	0.73*	1.37	1.22	5.38
	8	0.07	0.68	1.72*	1.08	0.79	7.12
	9	-.--	-.--	1.97*	1.32	0.77	6.59
	10	-.--	-.--	2.04*	0.93	1.23	7.45
Cal	1	-.--	-.--	-.--	0.21	0.60	-.--
	2	-.--	-.--	-.--	0.13	0.30	-.--
	3	-.--	0.01	-.--	0.10	0.19	0.22
	4	-.--	0.01	0.01	0.11	0.15	0.13
	5	-.--	0.00	-.--	0.10	0.06	0.42
	6	-.--	-.--	-.--	0.11	0.90	1.37
	7	-.--	-.--	-.--	0.29	0.53	0.81
	8	0.00	-.--	0.01	1.24	0.28	0.88
	9	0.00	0.01*	0.08	0.17	0.10	0.34
	10	0.01	0.01	0.08*	0.95	0.03	0.31
Jun	1	x	x	x	-.--	-.--	0.12
	2	x	x	x	-.--	-.--	0.08
	3	x	x	x	-.--	-.--	0.27
	4	x	x	x	0.20	0.27	-.--
	5	x	x	x	0.43	0.10	-.--
	6	x	x	x	0.23	0.16	1.40*
	7	x	x	x	0.29	0.21	0.11
	8	x	x	x	0.35	0.31	0.20
	9	x	x	x	0.16	0.09	0.20*
	10	x	x	x	0.17	0.21	0.91

Bijlage 8. Drooggewichten van de spruit en het aantal bloemen van R. angustifolius bij verschillende gastheren, ouderdom van die gastheren en N-voorziening (A= jong; B=oud; 0 = 1 ppm N; 1 = 10 ppm N; 2 = 100 ppm N; Lol=L. perenne; Ely=E. repens; Rum=R. obtusifolius; Ran=R. repens; Ant= A. odoratum; Car=C. nigra; Cal=C. palustre; Jun=J. acutiflorus)

A. Drooggewichten van de spruit van R. angustifolius.

gastheer	nr.	A_0	A_1	A_2	B_0	B_1	B_2
Lol	1				0.04		0.12
	2				0.02		0.04
	4		0.15	0.47			
	5		0.05				
	6		0.02				
	7		0.07				
	8					0.04	
Ely	1			0.07			
	2			0.30			
	3			0.10			
	7					0.04	
	8					0.10	
	9					0.07	
	10				0.01	0.11	
Rum	4			0.02			0.03
	5			0.04			0.05
	6			0.15			
	7			0.19			
	8			0.19			
	9			0.24			
	10	0.01		0.24			
Ran	5		0.01				
	6		0.02	0.28			
	8		0.04	0.12			
	9		0.03	0.19			
	10		0.04	0.41		0.03	0.10
Ant	3		0.03				
	5		0.02				
	7		0.01				
	10		0.08	0.03			
Car	1					0.01	
	2					0.01	
	6			0.15			
	7			0.06			
	8			1.15			
	9			0.56			
	10			0.77			
Cal	9		0.02				
	10			0.01			
Jun	6						0.04
	9						0.02

Bijlage 8B. Aantal bloemen van R. angustifolius.

gastheer	nr.	A_0	A_1	A_2	B_0	B_1	B_2
Lol	1				1		4
	2				1		1
	4		3.5	10.5			
	5		3				
	6		1				
	7		3				
	8					3	
Ely	1			1			
	2			0			
	3			0			
	7					1	
	8					3.5	
	9					2	
	10				1	5	
Rum	4			0			1
	5			2			2
	6			6			
	7			3			
	8			8			
	9			12			
	10	-		3.5			
Ran	5		1				
	6		2	10.5			
	8		2	5			
	9		1	7			
	10		9	13.3		2	2
Ant	3		1				
	5		2				
	7		1				
	10		5	1			
Car	1					0	
	2					0	
	6			0			
	7			0			
	8			38			
	9			16.7			
	10			13			
Cal	9		1				
	10			1			
Jun	6						0
	9						0

Bijlage 9. Het gemiddeld drooggewicht van de spruit van R. angustifolius bij verschillende gastheren, verschillende leeftijden van die gastheren, verschillende N-voorzieningen en waarbij de gastheren zijn opgesplitst naar voorkomen in de drie successiestadia en worteldikte (in g).

9A. Het gemiddeld drooggewicht van de spruit van R. angustifolius bij verschillende gastheren, verschillende leeftijden van die gastheren en verschillende N-voorzieningen. (A=jong; B=oud; Lol=L.perenne; Ely=E.repens; Rum=R.obtusifolius; Ran=R.repens; Ant=A.odoratum; Car=C.nigra; Cal=C.palustre; Jun=J.acutiflorus; ( )= S.D.)

gastheer	1 ppm N	10 ppm N	100 ppm N
Lol A	-.--	0.07 (0.06)	0.47
Lol B	0.03 (0.01)	0.04	0.08 (0.06)
Ely A	-.--	-.--	0.16 (0.13)
Ely B	0.02	0.08 (0.03)	-.--
Rum A	0.01	-.--	0.15 (0.09)
Rum B	-.--	-.--	0.04 (0.01)
Ran A	-.--	0.03 (0.01)	0.25 (0.12)
Ran B	-.--	0.03	0.10
Ant A	-.--	0.04 (0.03)	0.03
Car A	-.--	-.--	0.54 (0.45)
Car B	-.--	0.01 (0.00)	-.--
Cal A	-.--	0.02	0.01
Jun B	-.--	-.--	0.03 (0.01)

9B. Het gemiddeld drooggewicht van de spruit van R. angustifolius bij verschillende leeftijden van de gastheer en bij verschillende N-voorzieningen.(( )=S.D.)

	1 ppm N	10 ppm N	100 ppm N	totaal (van 10 en 100 ppm N)
jong	0.01	0.04 (0.03)	0.26 (0.28)	0.18 (0.24)
oud	0.02 (0.02)	0.05 (0.04)	0.06 (0.04)	0.05 (0.04)
totaal	0.02 (0.01)	0.05 (0.04)	0.21 (0.26)	

9C. Het gemiddeld droogewicht van de spruit van R. angustifolius bij verschillende leeftijden en N-voorzieningen waarbij de gastheren zijn gegroepeerd per successiestadium.(vt= voortop; tp=toppop; nt=natop; ( )= S.D.)

	10 ppm N	100 ppm N	totaal
vt jong	0.07 (0.06)	0.18 (0.13)	0.15 (0.12)
vt oud	0.07 (0.03)	0.06 (0.04)	0.07 (0.03)
tp jong	0.03 (0.01)	0.25 (0.12)	0.13 (0.14)
tp oud	0.03	0.10	0.07 (0.05)
nt jong	0.03 (0.03)	0.39 (0.45)	0.24 (0.38)
nt oud	0.01 (0.00)	0.03 (0.01)	0.02 (0.01)
vt tot.	0.07 (0.04)	0.14 (0.13)	0.12 (0.11)
tp tot.	0.03 (0.01)	0.22 (0.13)	0.12 (0.13)
nt tot.	0.03 (0.03)	0.31 (0.42)	0.19 (0.34)

9D. Het gemiddeld drooggewicht van de spruit van R. angustifolius bij verschillende leeftijden van de gastheren en N-voorzieningen, waarbij de gastheren gegroepeerd zijn per worteldikte. (( )= S.D.)

	10 ppm N	100 ppm N	totaal
dun jong	0.05 (0.05)	0.17 (0.13)	0.12 (0.12)
dun oud	0.07 (0.03)	0.06 (0.04)	0.07 (0.03)
dik jong	0.03 (0.01)	0.37 (0.36)	0.24 (0.33)
dik oud	0.02 (0.01)	0.05 (0.04)	0.04 (0.03)
dun tot.	0.06 (0.04)	0.14 (0.12)	0.11 (0.10)
dik tot.	0.02 (0.01)	0.30 (0.34)	0.19 (0.29)

Bijlage 10. N-gehalte van de gastheren en de gehechte ratelaars bij verschillende leeftijden van de gastheren en N-voorzieningen.(in meq N/kg droge stof).(A=jong; B= oud; R=R. angustifolius; - = niet geparasiteerd; + = geparasiteerd; 0 = 1 ppm N; 1 = 10 ppm N; 2 = 100 ppm N; x = te weinig droge stof om een N-bepaling te doen; -- = niet aanwezig)

10A. N-gehalte van de gastheren en de gehechte ratelaars bij verschillende leeftijden van die gastheren en N-voorzieningen. (Lol=L.perenne; Ely=E.repens; Rum=R.obtusifolius; Pla=P.lanceolata; Ran=R.repens; Ant=A.odoratum; Cal=C.palustre; Car=C.nigra; Jun=J.acutiflorus)

Soort	A_0^-	A_1^-	A_1^+	A_2^-	A_2^+	RA_1	RA_2	B_0^-	B_0^+	B_{11}^-	B_{11}^+	B_{22}^-	B_{22}^+	RB_1	RB_2
Lol	1029	1137	983	1314	1038	1784	2021	1015	977	802	748	1032	1020	x	2893
Ely	1035	960	--	1102	1045	--	2409	717	x	867	574	1097	--	1319	--
Rum	1456	1343	--	1406	1556	--	1828	966	--	1121	--	1409	1484	--	x
Pla	1028	896	--	1098	--	--	--	620	--	630	--	1348	--	--	--
Ran	x	x	1346	1425	1116	1889	1971	903	--	920	1025	1445	1444	x	x
Ant	1416	1461	1312	1418	1740	x	x	945	--	842	--	1236	--	--	--
Cal	x	x	x	x	x	x	x	843	--	1064	--	1482	--	--	--
Car	1537	1379	--	1615	1724	--	1671	585	--	812	785	1292	--	x	--
Jun	--	--	--	--	--	--	--	905	--	976	--	1253	1230	--	x

10B. N-gehalte van de gastheren bij verschillende leeftijden van die gastheren en N-voorzieningen, waarbij de gastheren gegroepeerd zijn naar successiestadium.

Stadium	A_0^-	A_1^-	A_1^+	A_2^-	A_2^+	B_0^-	B_0^+	B_1^-	B_1^+	B_2^-	B_2^+
voortop											
gemiddelde	1173	1147	983	1274	1213	899	977	930	661	1179	1252
stand.dev.	245	192	--	156	297	160	--	169	123	202	328
toppop											
gemiddelde	1028	896	1346	1261	1116	761	--	775	1025	1397	1444
stand.dev.	--	--	--	231	--	200	--	205	--	69	--
natop											
gemiddelde	1477	1420	1312	1517	1732	820	--	924	785	1316	1230
stand.dev.	86	58	--	139	11	162	--	118	--	113	--

Bijlage 11. Het N-gehalte van de spruit per plant van de gastheren (gegroepeerd per successiestadium) en van de gehechte ratelaars per gastheer en per successiestadium bij verschillende leeftijden van die gastheren en N-voorzieningen (in meq N per plant). (A=jong; B=oud; - = niet geparasiteerd; + = geparasiteerd; 0 = 1 ppm N; 1 = 10 ppm N; 2 = 100 ppm N; vt=voortop; tp=toppop; nt=natop; Lol=L.perenne; Ely=E.repens;Rum=R.obtusifolius; Pla=P.lanceolata; Ran=R.repens; Ant=A.odoratum; Car=C.nigra;Cal=C.palustre;Jun=J.acutiflorus)

11A. Het N-gehalte van de spruit per plant van de gastheren (gegroepeerd per successiestadium).

	A_0^-	A_1^-	A_1^+	A_2^-	A_2^+	B_0^-	B_0^+	B_1^-	B_1^+	B_2^-	B_2^+
vt	0.16	0.74	0.35	7.25	5.81	0.52	0.17	1.20	0.70	11.79	13.40
S.D.	0.13	0.18	-.--	1.99	1.44	0.48	-.--	0.70	0.20	6.98	6.72
tp	0.24	1.12	0.46	7.40	3.54	0.29	-.--	0.52	0.29	6.73	6.30
S.D.	-.--	-.--	-.--	3.92	-.--	0.20	-.--	0.45	-.--	2.40	-.--
nt	0.10	0.41	0.39	5.44	5.16	0.32	-.--	0.53	0.72	5.04	0.98
S.D.	0.01	0.00	-.--	0.29	2.64	0.18	-.--	0.32	-.--	5.05	-.--

11B. Het N-gehalte van de spruit per plant van R. angustifolius per gastheer en per successiestadium.

	A_1	A_2	B_1	B_2
Lol	0.13	0.95	x	0.23
Ely	-.--	0.39	0.11	-.--
Rum	-.--	0.27	-.--	x
Pla	-.--	-.--	-.--	-.--
Ran	0.06	0.47	x	x
Ant	x	x	-.--	-.--
Car	-.--	0.90	x	-.--
Cal	x	x	-.--	-.--
Jun	-.--	-.--	-.--	x
vt	0.13	0.54	0.11	0.23
S.D.	-.--	0.36	-.--	-.--
tp	0.06	0.47	x	x
S.D.	-.--	-.--	-.--	-.--
nt	x	0.90	x	x
S.D.	-.--	-.--	-.--	-.--