

DE WERKING VAN DE RESPONSE ANALYSE EN HET DYNAMISCH
GROEIMODEL, TOEGEPAST OP VEGETATIEPATRONEN IN DE
LAUWERSZEEPOLDER

Rikje van Donk en Henk Visser

Haren,

Lab. voor Plantenoecologie

1983

DE WERKING VAN DE RESPONSE ANALYSE EN HET DYNAMISCH
GROEIMODEL, TOEGEPAST OP VEGETATIEPATRONEN IN DE
LAUWERSZEEPOLDER.

Verslag van een doktoraalonderwerp
plantenoecologie, zomer 1982, door:

Rikje van Donk

Henk Visser.

Begeleider: Latzi Fresco.

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

Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN (Gn.)

1303

Doktoraalverslag

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

Doktoraalverslagen van de Vakgroep Plantenoecologie zijn interne rapporten, dus geen officiële publikaties.

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

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

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

INHOUD.

Hoofdstuk I. Algemene inleiding.....	1
I.1 Algemene inleiding	1
Hoofdstuk II. De response analyse.....	3
II.1 Materiaal en methode	3
II.1.1 De gebiedsbeschrijving	3
II.1.2 Het veld- en labwerk	3
II.1.3 De verwerking van de gegevens	4
II.2 Resultaten	7
II.3 Discussie	12
II.4 Conclusies	16
Hoofdstuk III. Het dynamisch groeimodel.....	18
III.1 Materiaal en methode	18
III.1.1 Inleiding	18
III.1.2 De voorproef	19
III.1.3 De stikstofinterferentieproef	20
III.1.4 De stikstofgehalteproef	22
III.1.5 De chlorideproef	22
III.1.6 De simulatie	23
III.2 Resultaten	25
III.2.1 De stikstofproeven	25
III.2.2 De chlorideproef	27
III.3 Discussie	28
Hoofdstuk IV. Algemene discussie.....	33
IV.1 Algemene discussie	33
Hoofdstuk V. Samenvatting.....	35
Geraadpleegde literatuur.....	37
Bijlage 1. Plaatsaanduiding van de op de Schildhoek gemaakte vegetatieopnamen.	
Bijlage 2. De bedekkingspercentages van alle soorten in de 39 gemaakte opnamen, met de gegevens van de gemeten milieufactoren.	
Bijlage 3. De waargenomen en gesimuleerde bedekkingspercentages, gesimuleerd met de best fittende curvencombinaties, bepaald uit de gegevens van 39 opnamen.	

- Bijlage 4. Gegevens gebruikt voor het maken van ijklijnen om standing crop te kunnen schatten.
- Bijlage 5. Het maken van ijklijnen om standing crop te schatten.
- Bijlage 6. Een fiktief rekenvoorbeeld ter illustratie van het schatten van de parameters a en k van het dynamisch groeimodel.
- Bijlage 7 A. Stikstofgehaltes van de standing crop bij drie N-nivo's.
- Bijlage 7 B. Stikstofgehaltes als functie van de standing crop.
- Bijlage 8 A. Gemeten en gesimuleerde standing crop bij groei in monoculture op drie stikstof nivo's.
- Bijlage 8 B. De bij de simulaties gebruikte parameterwaarden.
- Bijlage 9. Gemeten standing crops van gemengde groei van 2 soorten op 250 30 en 3 p.p.m. N.
- Bijlage 10. Gemeten standing crops van gemengde groei van de 3 soorten op 250, 30 en 3 p.p.m. N.
- Bijlage 11. Gemeten en gesimuleerde totale bladlengtes bij groei bij verschillende NaCl nivo's.

Hoofdstuk I. Algemene inleiding.

In de Lauwerszeepolder wordt een soortenarme vegetatie aangetroffen, waarin o.a. *Aster tripolium*, *Agrostis stolonifera* en *Puccinellia maritima* voorkomen. *A. stolonifera* is vooral op de wat hogere delen een dominante soort, *P. maritima* vooral op de lagere. *A. tripolium* komt zowel op de hogere als op de lagere delen voor.

Vegetaties waarin *P. maritima* domineert, blijken na verloop van tijd te worden vervangen door vegetaties met veel *A. stolonifera*. Waarschijnlijk is de ontziltting hierbij een belangrijke faktor (Joenje, mondelinge mededeling). Ook de relatieve hoogte kan op indirecte wijze invloed hebben op dit verdringingsproces. Hoger gelegen gedeelten blijken volgens Reitsma (1981) sneller te ontzilten dan de lager gelegen delen. Een derde van invloed zijnde faktor is waarschijnlijk de hoeveelheid stikstof in de bodem. Dit wordt gesuggereerd door Joenje (1978) op grond van bemestingsexperimenten in de Lauwerszeepolder.

Het bovengenoemde verdringingsproces wordt behalve door response van soorten op abiotische factoren ook bepaald door interferentie tussen soorten. De meeste voor het veld ontwikkelde methodes geven geen inzicht in de afzonderlijke werking van de factoren. Hiervoor zijn meestal kasexperimenten nodig, waarbij slechts één faktor gevarieerd wordt. Experimenten zoals uitgevoerd door De Wit (C.T. de Wit en J. Goudriaan 1974), kunnen vervolgens inzicht geven in de interferentie (A.J. Gray en R. Scott 1967). Fresco (1982) heeft een vegetatiekundige verwerkingstechniek (de response analyse) ontwikkeld, waarbij vanuit de veldgegevens voor elke soort response curves per faktor en soortinterferentie bepaald kunnen worden. Deze techniek kan in principe, zonder uitvoering van kasexperimenten, inzicht geven in de vegetatiepatronen zoals die in de Lauwerszeepolder optreden.

Bij een onderzoek berustend op deze techniek wordt, evenals bij andere onderzoekingen (Hodson et al. 1981; Lin Wu 1981; Bradshaw et al. 1984; Austin en Austin 1980), uitgegaan van een eindsituatie, ontstaan na een periode van groei. Het groeiproces zelf is hierbij een black box.

Er ontstaat geen inzicht in het verloop van de groei. Dit zou wel kunnen worden verkregen door het volgen van de groei van planten in mono- en mengculture onder verschillende omstandigheden. Fresco (1982) ontwikkelde een dynamisch groeimodel dat meer inzicht zou kunnen geven in het groeiproces zelf en vooral in het tot stand komen van de interferentie. In dit model wordt de groei gezien als een functie van:

- maximum groeisnelheid
- maximum standing crop
- interferentie om ruimte en licht
- interferentie om nutriënten
- toxiciteit van stoffen in het systeem

Noch de verwerkingstechniek, noch het model zijn experimenteel op hun bruikbaarheid getoetst.

Ons onderzoek concentreerde zich op de volgende vraagstellingen:

- 1a Zijn de verwerkingstechniek en het model in de praktijk toepasbaar en wat zijn hierbij de beperkingen?
- b Wat is de relatie tussen de verwerkingstechniek en het model en kan m.b.v. dit laatste inzicht verkregen worden in het tot stand komen van de interferentie zoals die in het veld optreedt?
- 2 In welke mate zijn de factoren stikstof, chloride en de relatieve hoogte van invloed op de verdringing van *P.maritima* door *A.stolonifera* in de Lauwerszeepolder?

I.v.m. de tweede vraagstelling zijn bij het onderzoek de monocotylen *A.stolonifera* en *P.maritima* betrokken. Verder is gebruik gemaakt van een dicotyl nl. *A.tripolium*.

Om bovenstaande vragen te beantwoorden is zowel op de Schildhoek in de Lauwerszeepolder (i.v.m. de verwerkingstechniek) als in de kas (i.v.m. het model) onderzoek gedaan. Eerst zal het veldonderzoek besproken worden, vervolgens de kasexperimenten. In de Algemene discussie zullen beide delen met elkaar verbonden worden en zal nagegaan worden in hoeverre bovengenoemde vraagstellingen beantwoord zijn.

Hoofdstuk II. De response analyse.

II.1 Materiaal en methode.

II.1.1 De gebiedsbeschrijving.

Het veldwerk in verband met het onderzoek is verricht op de Schildhoek, die gelegen is in de Lauwerszeepolder.

Voor de afsluiting in 1969 maakte dit gebied deel uit van de Waddenzee. Vanwege de dagelijkse herhalingen van eb en vloed bewegingen vormden zich platen, die grotendeels uit zandig materiaal bestonden, en derhalve arm aan stikstof waren. Na de afsluiting werd het waterpeil in het boezemmeer tot op ongeveer het laagwaterniveau van voor de afsluiting ingesteld. Zodoende kwamen de platen, zoals de Schildhoek, min of meer konstant droog te liggen. Vanwege het onttrekken van de polder aan de zeeinvloed trad een ontziltting in, die niet overal even snel verliep (Joerje, 1978). Het snelst ontziltten de hoger gelegen zandige gedeelten van de platen. In 1982 waren deze in ieder geval tot 20 centimeter beneden het maaiveld ontzilt. Op de lager gelegen gedeelten kan, vanwege de sterke schommelingen van de grondwaterstand, de chloride concentratie in de bovenste lagen sterk variëren.

Gepaard gaande met de geleidelijke ontziltting veranderde ook de vegetatie in de Lauwerszeepolder. In het voorjaar van 1982 worden de ontziltte, hogergelegen zandige gedeelten gekenmerkt door wilgenstruweel met onder andere riet in de ondergroei. De lager gelegen, wat minder ver ontziltte, gedeelten van de platen worden gekenmerkt door een mozaïekvormige vegetatie waarin *A. tripolium*, *A. stolonifera* en *P. maritima* voorkomen.

II.1.2 Het veld- en labwerk.

In het veld werden vegetatieopnamen gemaakt en werd per opname een grondmonster genomen. De opnamen werden zodanig gekozen dat alle zichtbare variatie in de bedekking van *A. tripolium*, *A. stolonifera* en *P. maritima* beschreven werd. In totaal werden van eind juni tot begin juli 39 opnamen van twee bij twee meter gemaakt. Van alle in de opname voorkomende soorten werd, steeds door ons beiden, de bedekking volgens de schaal van Londo geschat. Deze bleek voor vooral lage bedekkingspercentages nogal onnauwkeurig. Voor *A. tripolium* werd, wanneer dit mogelijk was, op één procent nauwkeurig geschat.

Per opname werd de relatieve hoogte bepaald, ten opzichte van een referentiepunt (de bodem voor de ingang van de keet op de Schildhoek). Per opnameplaats werd met een steekboor een grondmonster op een diepte van 1 tot 21 centimeter genomen. Ieder monster bestond uit de grond, verzameld door tien keer random te steken. In het laboratorium werd hiervan het gehalte N-totaal (volgens Deyss) en chloride bepaald.

II.1.3 De verwerking van de gegevens.

Voor de verwerking van de gegevens hebben wij gebruik gemaakt van de response analyse techniek, zoals deze door Fresco (1982) is beschreven. Het doel van deze techniek is, om vanuit de in het veld bepaalde bedekkingspercentages met de daarbij gemeten waarden van de milieufactoren, per soort potentiële response curven te bepalen, alsmede de soort interferentiecoëfficiënten.

De techniek gaat uit van de volgende aannamen:

1. alle soorten kunnen maximaal 100 procent bedekken.
2. de bedekking van de soorten moet in evenwicht zijn met de milieumomstandigheden, die meetbaar dienen te zijn.
3. de potentiële response van soorten ten opzichte van de afzonderlijke milieufactoren kan opgevat worden als één van de volgende functies: de normale verdeling, de positieve en negatieve log normale verdeling.
4. de bedekking van iedere soort wordt bepaald door die milieufactor, die in het groeiseizoen een minimale bedekking toestaat. Deze factor wordt de beperkende factor genoemd. Er treedt geen interactie op tussen de milieufactoren. De, op grond van de beperkende factor, potentiële bedekking kan door interferentie met andere soorten verlaagd worden.

Van de 39 gemaakte opnamen werden er 20 gebruikt voor de verwerking en de overige 19 om de resultaten daarvan te toetsen.

De bedekkingspercentages van de drie door ons onderzochte soorten werden in de volgende grotteklassen verdeeld:

- *A.tripolium* in 0-5%; 6-10%; 11-15%,
- *A.stolonifera* in 0-30%; 31-60%; 61-90%,
- *P.maritima* in 0-17%; 18-34%; 35-51%.

Het zelfde werd gedaan voor de waarden van de gemeten milieu-

aktoren;

- N-totaal in 14-27; 28-40; 41-53 mg. N per 100 g. droge grond,
- Cl⁻ in 1-100; 191-380; 381-570 mg. Cl⁻ ,, ,, ,, ,,
- de rel. hoogte in 3-31; 32-59; 60-87 cm. beneden N.A.P.

De 20 opnamen voor de verwerking werden zodanig gekozen dat iedere grootteklasse, zoals boven genoemd, door minstens drie opnamen vertegenwoordigd werd.

De eerste bewerking van de gegevens werd verricht met het computerprogramma ECAM. Dit berekent uit de bedekkingspercentages en de waarden van de drie gemeten milieufactoren, per soort ^{per milieufaktor} initiële response curven, welke gekenmerkt worden door:

- de vorm (zie onder punt 3 op p.4)
- de waarde van de milieufaktor, waarbij de response in de opnamen maximaal is (M-waarde), deze wordt op 100% gesteld
- de waarde van de "standaarddeviatie", als maat voor de breedte van de curve (de D-waarde).

Vanwege het vroege tijdstip van opnamen, en de lage bedekkingspercentages, werd voor A.tripolium de faktor tijd ingevoerd, die op het tijdstip van de opnames een bedekking van maximaal 15% toestond.

De verdere verwerking per soort gebeurde met het programma FYSAM. Uitgaande van de drie initiële response curven per soort werden er vanuit de gegevens van het abiotische milieu per soort, per opname de potentiële bedekking berekend. Deze volgens de beperkende faktor (zie onder punt 4 op p. 4). De interferentiecoëfficiënten met de andere soorten worden met multiple regressie berekend volgens de formule:

$$O_{ij} = P_{ij}(\text{min.}) + \sum_{l=1}^s V_{il} D_{lj}$$

O_{ij} is de in het veld waargenomen bedekking, voor de te bewerken soort i in opname j.

$P_{ij}(\text{min.})$ is de op grond van de drie initiële response curven van de te bewerken soort i in opname j berekende potentiële bedekking (volgens de beperkende faktor).

s is het aantal te bewerken soorten.

O_{lj} de gemeten bedekking van soort l in opname j.

V_{il} is de interferentiecoëfficiënt van soort l op de te behandelen soort i. De berekening ervan vindt zodanig plaats dat voor alle opnamen de waargenomen bedekking (het linker deel) en de gesimuleerde bedekking (het rechter deel van de formule) zoveel mogelijk overeenkomen.

De mate van overeenkomst (de fit) tussen de waargenomen en de gesimuleerde bedekking, werd volgens de volgende selectiecriteria berekend:

- de euclidische afstand kwalitatief
- ,, ,, ,, na worteltransformatie
- ,, ,, ,, kwantitatief (deze werd door Fresco, 1982, gebruikt)
- ,, ,, ,, na kwadrateren
- ,, correlatie
- volgens Czeska:
$$\frac{2 \sum_j \min(C'_{1j}, C'_{2j})}{\sum_j C_{1j} + \sum_j C_{2j}}$$
 , waarbij C_{ij} de som van de importantiewaarden is.

Het doel van de volgende stap van de verwerking is, te komen tot de potentiële response curven, waarbij de fit optimaal is. Met behulp van het programma FYSAM kunnen we de parameters M en D van de uit ECAM verkregen, initiële response curven variëren. De vorm van de curven blijft onveranderd. Dit gedeelte van de verwerking wordt de screening procedure genoemd. Om hierbij, op zoek naar de best fittende potentiële response curven, niet de gehele parameter ruimte te hoeven aftasten worden de parameterwaarden volgens Fig.1 gevarieerd. De veranderingen van + of - 25%, werden niet door Fresco (1982) toegepast.

Vervolgens kiezen we een selectie criterium, waar verder op geselecteerd wordt. De run, met de daarbij behorende waarden van de M's en D's, die volgens het ingestelde selectie criterium de grootste verbetering van de fit geeft, wordt het startpunt voor een nieuwe herhaling. Deze procedure wordt zo vaak herhaald, dat er voor het ingestelde criterium geen verbetering van de fit op treedt. Uitgaande van deze response curven wordt aanvullend gekeken of de fit volgens de andere criteria verbeterd kan worden.

Deze gehele procedure werd voor elk selectie criterium uitgevoerd.

Het uiteindelijke resultaat was dan voor iedere soort, voor iedere gemeten milieufactor, potentiële response curven en de interferentie coëfficiënten tussen de soorten.

De toetsing hiervan werd uitgevoerd met de gegevens van de overige 19 opnamen, met het computerprogramma FINAM. Deze berekent uit de eerder bepaalde resultaten en de ingevoerde mi-

Figuur 1. De nomenclatuur van de bewerkingen tijdens de screening procedure.

	N-tot.		Cl ⁻		rel. hoogte		fit	
	M	D	M	D	M	D		
één run →	0*	0	0	0	0	0	A B C D E F	← een serie fitwaarden, berekend volgens de zes <u>selectie criteria</u> (zie p. 6).
	10	0	0	0	0	0		
	-10	0	0	0	0	0		
	0	10	0	0	0	0		
	0	-10	0	0	0	0	etc.	
	0	0	10	0	0	0		
	0	0	-10	0	0	0		
	0	0	0	10	0	0		
	0	0	0	-10	0	0		
	0	0	0	0	10	0		
	0	0	0	0	-10	0		
	0	0	0	0	0	10		
	0	0	0	0	0	-10	etc.	
	25	0	0	0	0	0		
	-25	0	0	0	0	0		
	0	25	0	0	0	0		
	0	-25	0	0	0	0		
	0	0	25	0	0	0		
	0	0	-25	0	0	0		
	0	0	0	25	0	0	etc.	
	0	0	0	-25	0	0		
	0	0	0	0	25	0		
	0	0	0	0	-25	0		
	0	0	0	0	0	25		
	0	0	0	0	0	-25	A B C D E F	

Deze 25 runs worden één herhaling genoemd.

1. Het getal geeft de "stapgrootte" weer, uitgedrukt in procenten van de laatst gebruikte waarde.

lieugegevens per opname, de bedekkingspercentages van de drie soorten. Deze kunnen daarna met de waargenomen bedekkingspercentages vergeleken worden. Hiervoor bestaat nog geen toetsingscriterium in statistische zin.

Tevens zijn er nog potentiële response curven en soortsin-terferentie coëfficiënten berekend aan de hand van de gegevens van alle 39 opnamen. Dit is op twee wijzen gebeurd:

- de screening procedure startte met de initiële response curven, met ECAM uit de gegevens van 39 opnamen verkregen,
- de screening procedure startte met de potentiële response curven, zoals deze tijdens de screeningprocedure met de gegevens van de 20 opnamen waren verkregen.

Op deze wijze kon inzicht ontstaan in de invloed van het aantal gemaakte opnames, alsmede in de invloed van de verschillende startpunten van de screeningprocedure, op de resultaten.

Ten slotte werden er met behulp van FINAM uit de resultaten, de bedekking van *A.stolonifera* en *P.maritima* op een chloride gradient gesimuleerd bij twee verschillende stikstof niveau's.

II.2 Resultaten.

Tabel 1 geeft per opname de bedekkingspercentages van *A.tripolium*, *A.stolonifera* en *P.maritima* met de daarbij behorende waarden van de drie gemeten milieufactoren. De linker 20 opnamen zijn voor de verwerking gebruikt. Bijlage 1 geeft de plaatsaanduiding van de gemaakte opnamen weer. Bijlage 2 geeft per opname de bedekkingspercentages van de overige soorten.

Tabel 2a geeft de parameters van de bepaalde potentiële response curven. Deze worden in Fig.2 grafisch weergegeven. Tabel 2b geeft de soortsin-terferentie coëfficiënten.

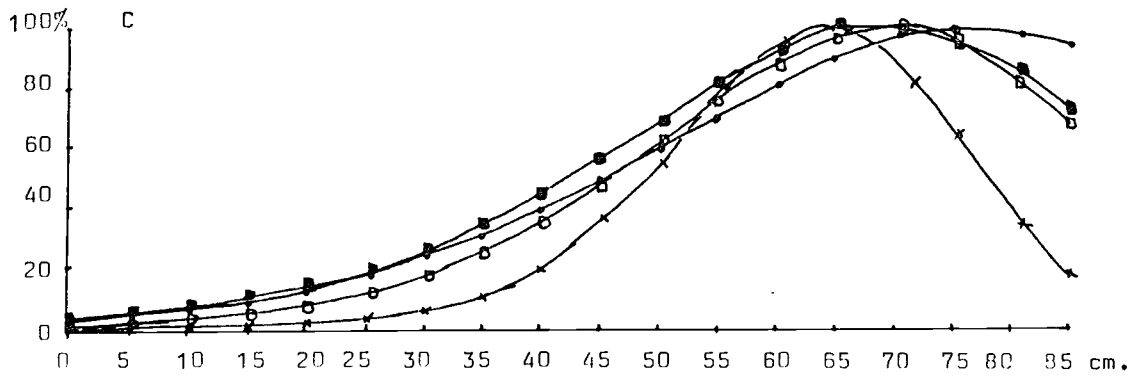
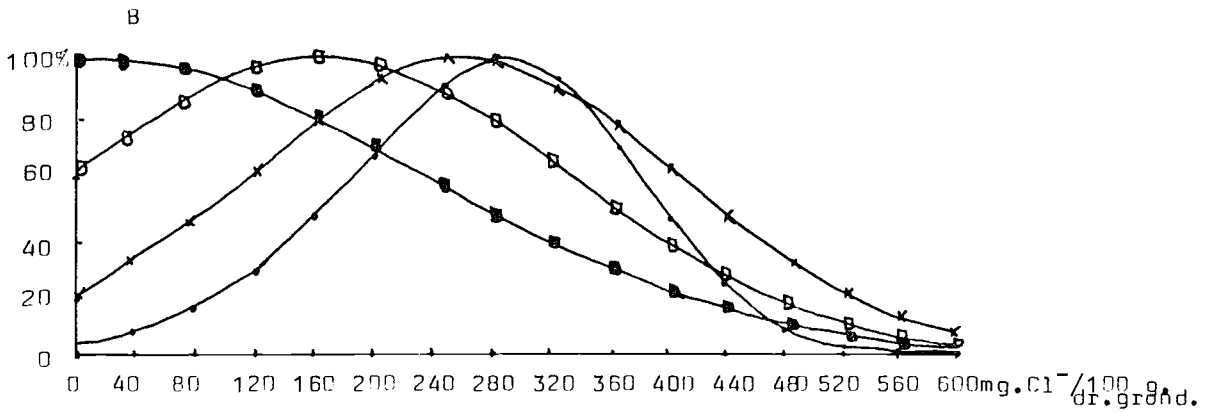
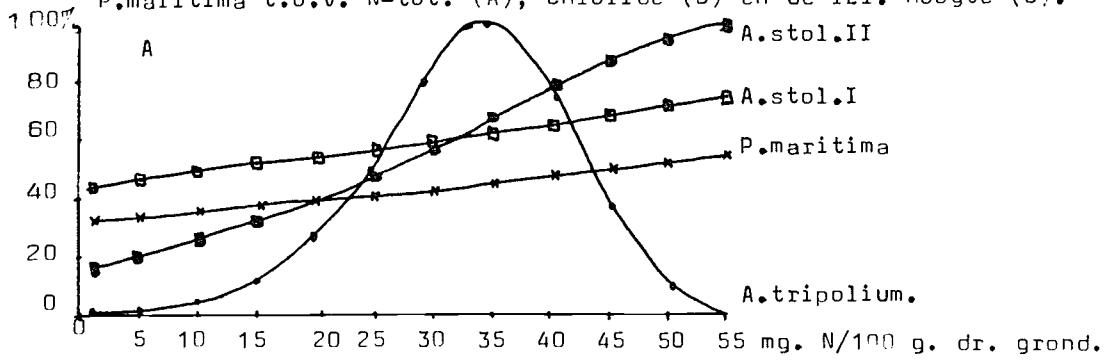
Opmerkelijk is dat we voor *A.stolonifera* twee combinaties van response curven vonden. De curven onder *A.stol.II* werden volgens de in II.1.3 beschreven methode gevonden. Omdat de M_{-} waarde voor chloride steeds in het bereik tussen de nul en de 50 mg. $Cl^{-}/100$ g. droge grond gescreend werd, besloten we zelf een ander deel van de parameterruimte te screenen, namelijk boven de 100 mg. $Cl^{-}/100$ g. droge grond. Zodoende vonden we een andere combinatie van potentiële response curven, welke vermeld staan onder *A.stol.I*. Deze curven fitten vrijwel even

Tabel 1. De waarden van de gemeten milieufactoren, per opname, en de bedekkingspercentages van de drie onderzochte soorten.

opn.nr.	N-totaal *1	chloride *2	rel.hoogte *3	A. tripolium	A. stolonifera	P. maritima	opn.nr.	N-totaal	chloride	rel.hoogte	A. tripolium	A. stolonifera	P. maritima
5	23	40	13	12.5	1a	-	1	16	31	3	<1a	1p	-
6	17	39	15	4.5m	<1a	-	3	18	37	8	7.5	-	-
12	14	24	3	1m	<1m	-	4	20	37	9	7.5	-	-
23	15	30	34	2m	40	-	7	22	40	17	5m	7.5	-
26	18	293	48	4m	20	20	8	27	59	22	7.5	4m	-
27	21	556	51	-	-	7.5	9	38	7	33	3m	2m	-
29	20	270	47	7.5	7.5	40	10	16	23	7	2a	4m	-
33	19	316	46	2a	7.5	40	24	17	173	44	4m	50	4m
38	45	164	69	<1a	80	<1a	25	18	380	49	2a	-	7.5
39	47	238	71	2a	<1a	50	28	18	363	52	<1a	<1a	30
41	39	220	75	7.5	35	15	31	24	270	46	1p	60	4m
43	53	124	77	2m	90	4m	34	23	392	49	<1a	<1a	40
44	39	560	84	<1p	-	15	35	40	218	55	<1a	65	<1m
45	51	186	80	<1a	50	<1/4a	36	31	285	56	2a	2m	40
46	38	157	80	<1p	70	<1/4a	37	35	250	65	4m	20	30
47	42	290	85	15	70	7.5	42	37	482	81	<1p	-	7.5
52	23	339	76	7.5	30	20	50	19	413	81	4m	2m	40
53	25	480	77	1a	<1/4a	30	56	21	306	55	7.5	2m	30
55	34	333	79	<1p	20	40	57	22	46	42	-	25	-
59	15	271	41	7.5	30	7.5							

1. Uitgedrukt in mg. N/100 g. droge grond
2. Uitgedrukt in mg, Cl⁻/100 g. droge grond
3. Uitgedrukt in centimeter beneden het referentiepunt.

Figuur 2. De potentiële response curven van *A.tripolium*, *A.stolonifera*, *P.maritima* t.o.v. N-tot. (A), Chloride (B) en de rel. hoogte (C).



goed als de curven onder A.stol.II (zie Tabel 3).

Tabel 2a. De parameters van de potentiële response curven, bepaald met 20 van de 39 opnamen.

soort	N-totaal*1			Chloride*2			rél. hoogte		
	vorm*3	M	D	vorm	M	D	vorm	M	D
A.trip.*4	Ne	34.650	0.140	Ne	290.000	0.122	Ne	76.50	0.153
A.stol.I	Ne	110.223	0.454	No	165.000	171.410	Ne	69.30	0.126
A.stol.II	Ne	58.300	0.273	No	8.797	228.546	Ne	69.30	0.140
P.mar.	Ne	162.624	0.411	No	261.800	146.810	Ne	63.90	0.086

1. Uitgedrukt in mg. N/100. g. droge grond
2. Uitgedrukt in mg. Cl⁻/100 g. droge grond
3. No: normale verdeling; Ne: negatieve log normale verdeling
4. Voor A.tripolium is de faktor tijd als volgt ingeseld: vorm: No
M:4.50; D: 1.283.

Tabel 2b. De soortsinterferentie coëfficiënten.

De beïnvloede soort	De beïnvloedende soort		
	A.tripolium	A.stolonifera	P.maritima
A.tripolium	-	-0.095	-0.244
A.stolonifera I	+0.072	-	-1.143
A.stolonifera II	+0.431	-	-0.797
P. maritima	+0.532	-0.558	-

Tabel 3 geeft een overzicht per soort, per opname van de gesimuleerde en waargenomen bedekkingspercentages, met de fit volgens de verschillende selectiecriteria.

De gesimuleerde waarden blijken vooral voor A.tripolium slecht overeen te komen met de waargenomen. Dit blijkt echter niet altijd uit de waarde van het selectie criterium. Dit wordt vooral veroorzaakt door de lage waarden van de bedekking. De correlatie en de fit volgens Czeska lijken de slechte overeenkomst beter weer te geven.

label 3. Overzicht van de waargenomen en gesimuleerde bedekkingspercentages, per soort, per opname, alsmede de fit volgens de selectiecriteria.

opn nr	A. tripolium			A. stol. I			A. stol. II			P. maritima						
	bep fakt	pot	sim act	bep fakt	pot	sim act	bep fakt	pot	sim act	bep fakt	pot	sim act				
5	cl-	8	8	13	h -	4	4	1	h -	7	7	1	h -	0	0	0
6	cl-	8	8	5	h -	5	5	1	h -	9	9	1	h -	0	0	0
12	h -	4	4	1	h -	1	1	1	h -	3	3	1	h -	0	0	0
23	cl-	7	3	2	h -	24	24	40	n -	32	32	40	h -	9	0	0
26	t	15	8	4	n -	52	29	20	n -	36	22	20	n -	38	29	20
27	cl+	0	0	0	cl+	7	0	0	cl+	6	0	0	cl+	13	13	8
29	t	15	4	8	n -	53	8	8	n -	39	11	8	n -	39	39	40
33	t	15	4	2	h -	52	6	8	n -	37	6	8	n -	39	36	40
38	t	15	7	1	n -	69	68	80	cl+	79	79	80	n -	50	6	1
39	t	15	3	2	n -	70	13	1	cl+	60	21	1	n -	51	51	50
41	t	15	8	8	n -	65	48	35	cl+	65	56	35	n -	47	32	15
43	n +	4	0	2	n -	74	70	90	cl+	88	86	90	n -	54	5	4
44	cl+	0	0	1	cl+	7	0	0	cl+	5	0	0	cl+	13	13	15
45	n +	8	3	1	n -	73	73	50	cl+	74	74	50	cl+	39	12	0
46	t	15	8	1	n -	64	64	70	n -	73	73	70	h +	39	0	0
47	t	15	6	15	n -	67	59	70	cl+	47	47	70	h +	18	0	8
52	t	15	7	8	n -	55	33	30	cl+	35	23	30	n -	40	28	20
53	cl+	9	2	1	cl+	18	0	0	cl+	12	0	0	cl+	33	33	30
55	t	15	3	1	n -	62	16	20	cl+	37	6	20	h +	44	33	40
59	n -	13	8	8	h -	39	30	30	n -	32	29	30	h -	23	11	8
Euc.afst. kwal.	0.071			0.000			0.000			0.071						
Euc.afst. wort.tr.	0.201			0.213			0.286			0.266						
Euc.afst. kwant.	0.809			2.199			2.451			1.398						
Euc.afst. kwadr.	12.242			257.638			230.617			59.783						
Correl.	0.551			0.943			0.929			0.933						
Czeska	30.337			12.477			13.082			13.437						

- De beperkende factoren kunnen zijn: chloride (cl), tijd (t, alleen voor A. trip), de relatieve hongte (h) en N-totaal (n). Een + of een - geeft aan dat er van de beperkende factor resp. te veel of te weinig aanwezig is.
- De potentiële (pot), gesimuleerde (sim) en waargenomen (act) bedekkingspercentages.

De berekende potentiële response curven en de soortsinterferentie coëfficiënten werden vervolgens getoetst met de overige 19 opnamen. Dit is verricht voor de beide curven combinaties van *A.stolonifera* verricht. Tabel 4 geeft de resultaten.

Tabel 4. De resultaten van de toetsing met de 19 opnamen.

opn. nr.	A.trip		A.stol.I		P.mar		A.trip		A.stol.II		P.mar	
	sim	act	sim	act	sim	act	sim	act	sim	act	sim	act
1	4	1	0	1	0	0	4	1	3	1	0	0
3	5	8	0	0	0	0	6	8	5	0	0	0
4	6	8	0	0	0	0	6	8	5	0	0	0
7	8	5	4	8	0	0	8	5	10	8	0	0
8	10	8	6	4	1	0	11	8	14	4	0	0
9	4	3	22	2	0	0	4	3	30	2	0	0
10	5	2	0	4	0	0	5	2	4	4	0	0
24	7	4	16	50	27	4	7	4	16	50	27	4
25	5	2	0	0	38	8	5	2	0	0	38	8
28	5	1	13	1	34	30	5	1	0	1	38	30
31	5	1	10	60	37	4	6	1	26	60	28	4
34	4	1	0	1	40	40	4	1	0	1	40	40
35	4	1	26	65	35	1	5	1	50	65	22	1
36	5	2	21	2	34	40	5	2	24	2	33	40
37	4	4	23	20	35	30	5	4	38	20	27	30
42	0	1	0	0	32	8	0	1	0	0	32	8
50	5	4	0	2	34	40	6	4	0	2	34	40
56	5	8	17	2	33	30	5	8	17	2	33	30
57	4	0	27	25	13	0	4	0	39	25	15	0
Eucl.afst. kwal.	0.0744	0.1053	0.0744	0.0744	0.0744	0.1177	0.0526					
Eucl.afst. kwant.	0.6205	4.1980	3.5470	0.6842	3.6136	3.0752						

Uit de tabel blijkt dat de fit bij simulatie met de curven onder *A.stol.II* iets beter is dan met de curven onder *A.stol.I*.

De verwerking van de gegevens van alle 39 opnamen is op de twee wijzen uitgevoerd, zoals op p. 7 is beschreven. De tabel-

len 5a en 5b geven hiervan de resultaten.

Tabel 5b. De soortsinterferentie coëfficiënten.

De beïnvloede soort	De beïnvloedende soort		
	A.tripolium	A.stolonifera	P.maritima
A.tripolium st. ECAM 39	-	-0.144	-0.172
A.tripolium st. FYSAM 20	-	-0.148	-0.242
A.stolonifera st. ECAM 39	+0.332	-	-0.663
A.stolonifera st. FYSAM 20	-0.206	-	-1.039
P.maritima st. ECAM 39	+0.225	-0.121	-
P.maritima st. FYSAM 20	+0.091	-0.180	-

Bijlage 3 geeft van de best fittende curvencombinaties uit de tabellen 5a en 5b (A.trip.st.EC39: A.stol.st.FYS20 en P.mar.st.FYS20), per soort per opname, de waargenomen en gesimuleerde bedekkingspercentages, alsmede de fit.

De resultaten uit de tabellen 5a en 5b plus uit bijlage 3 kunnen als volgt worden samengevat:

- De invloed van het startpunt van de screening procedure op de resultaten:

Uit de tabellen 5a en 5b blijkt dat, wanneer we de screening procedure startten met de M's en D's gevonden uit de screening procedure met 20 opnamen, we voor vooral A.stolonifera een betere fit verkregen, in vergelijking met de start van de screening procedure met de resultaten uit ECAM met de 39 opnamen. Het startpunt maakt dus verschil.

- De invloed van het aantal gemaakte opnamen op de resultaten:

Uit de vergelijking van de tabellen 5a en 5b met de tabellen 2a en 2b blijkt, dat de potentiële response curven van de soorten, met name voor de milieufactoren N-totaal en chloride, nogal sterk verschillen. De invloed van het aantal gemaakte opnamen op de resultaten zou aanzienlijk kunnen zijn.

Met FINAM zijn voor A.stolonifera en P.maritima bedekkingspercentages gesimuleerd langs een chloride gradient, met een hoog en een laag N-totaal niveau. Deze simulaties zijn twee

keer uitgevoerd:

- met de curvencombinaties onder A.stol.II en P.mar uit de tabellen 2a en 2b.
- met de curvencombinaties onder A.stol.st.FYS20 en P.mar.st.FYS 20 uit de tabellen 5a en 5b.

De resultaten daarvan zijn weergegeven in respectievelijk de figuren 3 en 4 (p.13/13a).

Uit figuur 3 blijkt dat A.stolonifera zich bij een laag N-totaal niveau, alleen onder zoete omstandigheden voor' komt. P.maritima blijkt over vrijwel de gehele gradient aanwezig. Bij het hoge N-totaal niveau blijkt A.stolonifera onder zoutere omstandigheden voor te komen, terwijl P.maritima juist op de minder zoute en zoete plaatsen ontbreekt.

Dit heeft als konsekwentie dat Astolonifera toe zou nemen wanneer het N-totaal gehalte in de bodem zou stijgen, en dat P.maritima verdrogen zou worden en zich alleen op de zoutere delen kan handhaven.

In figuur 4 zien we juist het tegengestelde optreden. Wanneer het N-totaal gehalte zou toenemen, zou P.maritima zich uitbreiden naar de zoete delen ten koste van A.stolonifera.

Gezien de beide opmerkingen die wij op p. 11 moesten maken durven wij geen keuze te maken uit de patroonsverschuivingen zoals gesimuleerd in de figuren 3 en 4.

II.3 Discussie.

Screening procedure.

Zoals onder meer op p. 11 blijkt, is het startpunt van de screening procedure van veel belang voor de bepaling van de potentiële response curven. Het lijkt ons derhalve zinvol om naast de door Fresco (1982) beschreven procedure, minstens een globale indruk van de gehele parameter ruimte te krijgen. Dit zou kunnen gebeuren door de assen van de parameter ruimte in een aantal stukken te delen, om daarna deze mogelijkheden systematisch te screenen.

Mogelijk zouden hierbij ook stappen van bijvoorbeeld 50% genomen kunnen worden.

Misschien is het ook zinvol tijdens de screeningprocedure de vorm van de curven te variëren. Dit zou ECAM overbodig

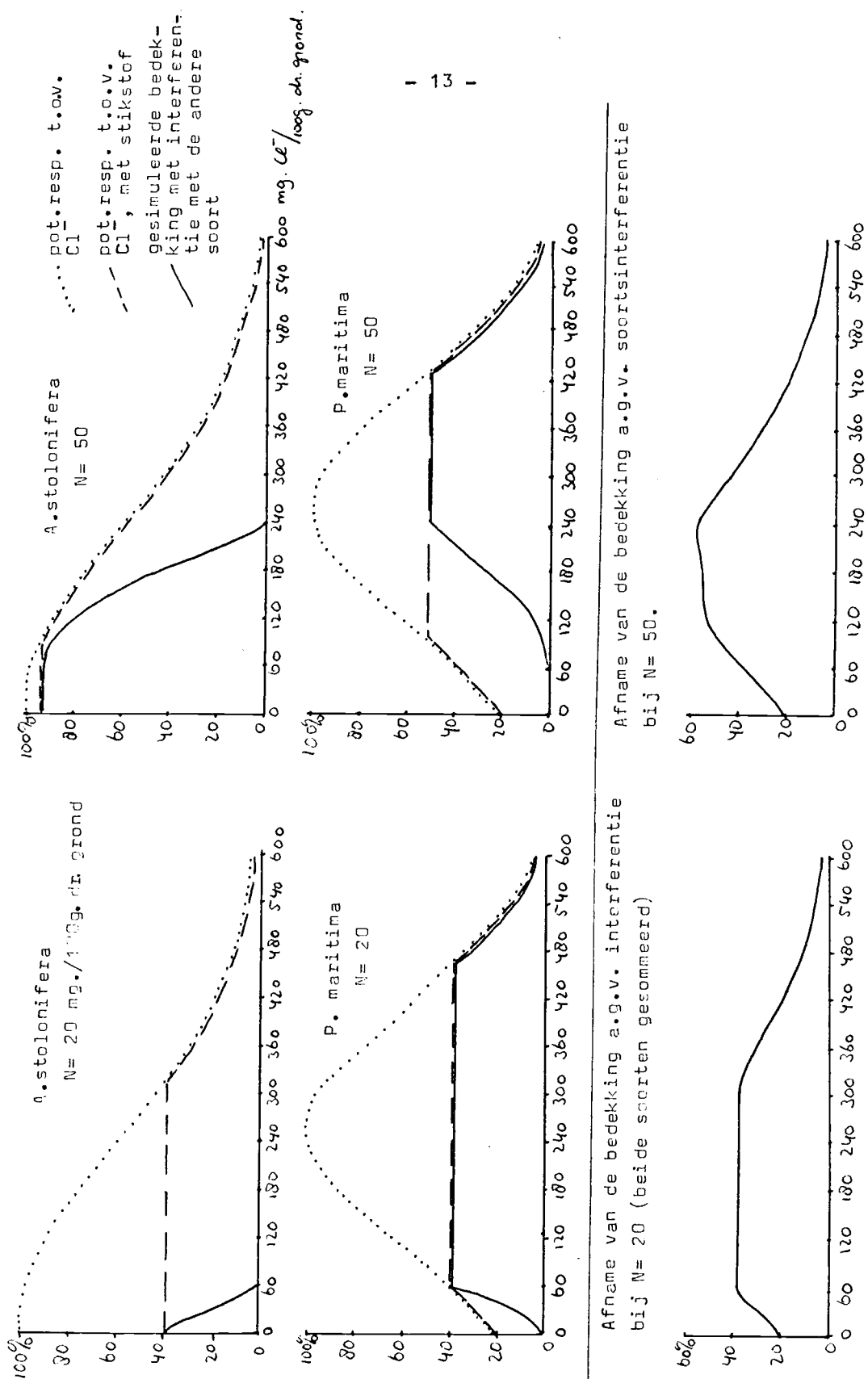


Fig. 3. Simulatie van groei van *A. stolonifera* en *P. maritima*, langs een chloride gradiënt bij twee verschillende N-totaal niveau's, vanuit de resultaten van de verwerking van de gegevens van 20 opnamen.

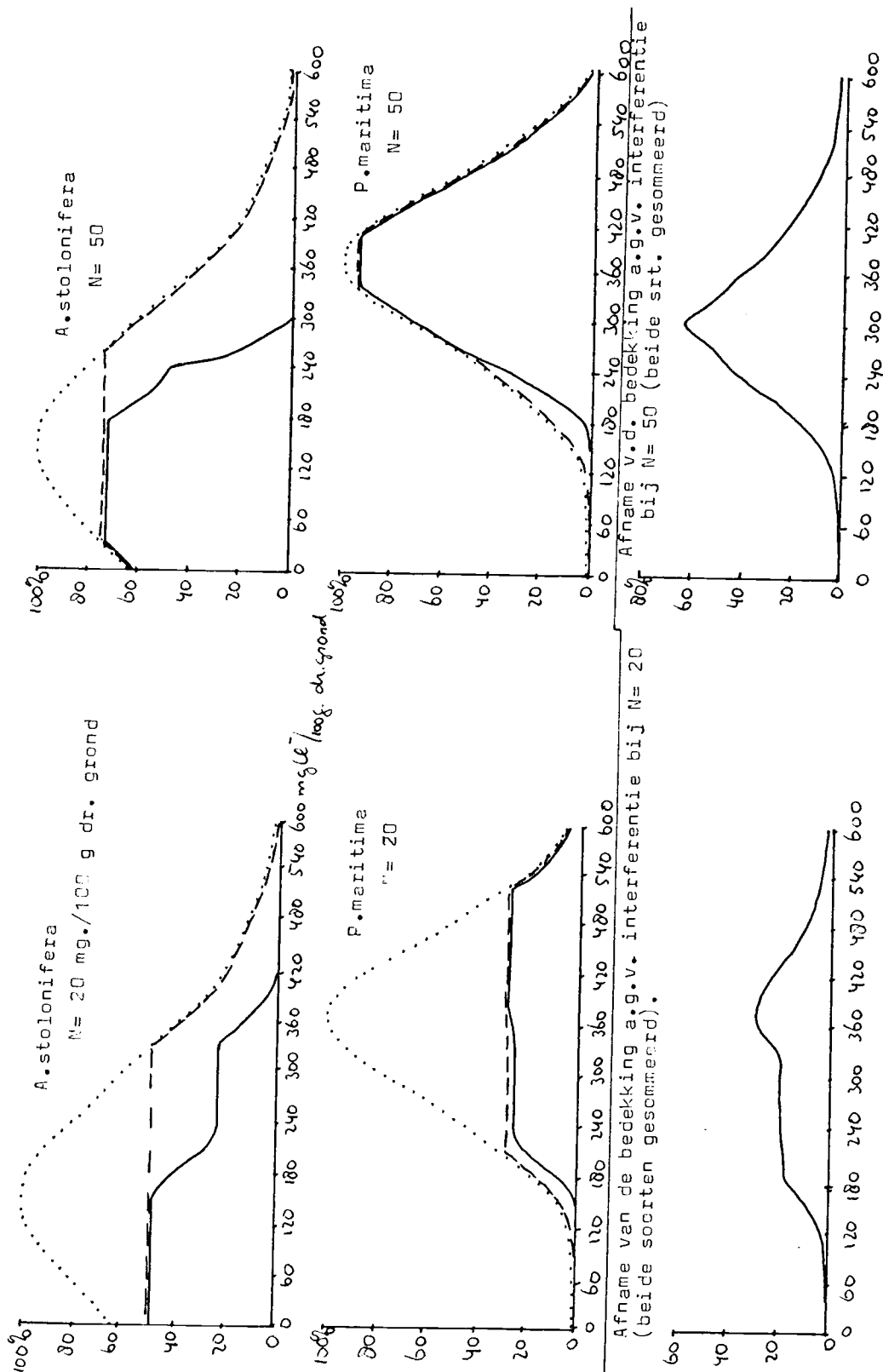


Fig. 4. Simulatie van groei van *A. stolonifera* en *P. maritima*, langs een chloride gradiënt bij twee verschillende N-totaal niveau's, vanuit de resultaten van de verwerking van de gegevens van alle 39 opnamen.

maken.

Na de beëindiging van de screening procedure kan het voorkomen dat er meerdere combinaties van potentiële response curven gevonden zijn, met ongeveer de zelfde fit, terwijl de curvencombinaties onderling sterk verschillen. Omdat er per soort maar één combinatie van potentiële response curven mogelijk is, zou tijdens een experiment uitgezocht kunnen worden, welke curvencombinatie nu de definitieve is.

De berekening van de potentiële response curve.

De potentiële response curven worden zodanig berekend dat de fit zo groot mogelijk wordt. Er komen dan punten onder, maar ook boven de curve te liggen. Zie voor dit laatste o.m. tabel 3, wanneer de, op grond van de beperkende faktor berekende, potentiële bedekking lager uitvalt dan de waargenomen. Dit laatste is nu juist in tegenstelling tot de oecologische stellingname, die er van uit gaat dat de potentiële bedekking (zoals die door de potentiële response curve beschreven wordt) de hoogste bedekking van een soort is, die op grond van die milieufaktor kan optreden.

Wanneer we dus vast willen houden aan de oecologische stellingname, dient de berekening van de potentiële response curven zodanig te geschieden dat alle waargenomen punten onder deze curven komen te liggen.

Er is aangenomen dat er geen interactie tussen de milieufactoren optreedt. Het is de vraag of dit een juiste aanname is.

De faktor tijd.

Bij het te vroeg in het seizoen maken van de opnamen, kunnen de soorten niet 100% bedekken. Dit is in strijd met aanname 1 van de techniek (p. 4). Vooral bij *A. tripolium* speelde dit een rol, vanwege het feit dat we als hoogst gemeten bedekking slechts 15% vonden, terwijl dit later in het seizoen veel hoger lag.

Bij het screenen van de parameterruimte (zonder de extra invoering van de tijd als milieufaktor) werd bij *A. tripolium* een sterke verbetering van de fit verkregen door de M -waarde van een milieufaktor heel extreem te kiezen, waardoor er voor alle opnamen voor *A. tripolium* een lage potentiële bedekking

tot stand kwam. Dit lijkt ecologisch niet waarschijnlijk.

Door nu als extra "milieufactor" de tijd in te voeren kon op het tijdstip van de opnamen een maximale potentiële bedekking van 15% ingesteld worden. Deze faktor was nu vaak beperkend. Toch bleek de fit na deze extra toevoeging nog slecht. Mogelijk kan dit geweten worden aan de interactie die optreedt tussen de tijd en de andere milieufactoren.

Bovendien bleek voor vooral *A. tripolium*, vanwege de lage bedekkingspercentages, de schatting volgens de schaal van Londo nogal onnauwkeurig was. Vooral bij lage bedekkingen is deze, in procenten uitgedrukt nogal groot. Ook dit draagt bij tot een slechte fit.

De interferentiecoëfficiënten.

De berekende waarden voor de interferentie tussen de soorten onderling, lijken moeilijk interpreteerbaar. De berekening van de interferentiecoëfficiënten is een laatste bewerking om de opnamen zo goed mogelijk te laten fitten. Deze coëfficiënt is in feite dus een sluitpost in de berekening. In de waarden ervan zit daarom ook de invloed van de milieufactoren en van de soorten, die niet bij de simulatie betrokken zijn.

De fit van de simulatie kan verbeterd worden door meer soorten en meer milieufactoren bij de simulatie te betrekken.

De milieu omstandigheden.

De tweede aanname in verband met de toepassing van de response analyse is , dat vegetaties min of meer in evenwicht dienen te zijn met het abiotische milieu (zie p.4). Dit geeft mogelijk bij de bestudering van de vegetatie in de Lauwerszeepolder enige problemen.

Zoals in II.1.1 al is vermeld, maakt het gebied sinds de drooglegging in 1969 snelle veranderingen door voor wat betreft het abiotische milieu. Hiermee gepaard gaan veranderingen in de vegetatie samenstelling.

Het is echter niet ondenkbaar dat, vanwege de traagheid van de reactie van vegetaties op veranderingen in het abiotische milieu, niet geheel aan de tweede aanname kan worden voldaan.

Een extra complicatie vormt mogelijk het capillair opstij-

gen van zout water gedurende een droge periode, waarna het zout soms aan de oppervlakte neerslaat.

Het is moeilijk deze extreme gebeurtenis goed te kwantificeren, terwijl deze een grote invloed op de vegetatie zou kunnen uitoefenen. Mogelijk zijn bepaalde soorten in bepaalde stadia van de levenscyclus extra gevoelig.

De interpretatie van de milieufactor N-totaal, zoals wij die gemeten hebben, geeft veel problemen. Joenje (1978) vermeldt dat de hoeveelheid N-totaal, weinig inzicht geeft in de in de voor de plant beschikbare hoeveelheid stikstof.

Oecotypen.

Zoals al eerder is gezegd geven de uiteindelijk verkregen curven, de potentiële response van een soort t.o.v. de bij de simulatie betrokken milieufactoren weer.

Gray en Scott (1967), Hodson et al (1981) en Lin Wu (1981) wijzen er op dat er van *A. tripolium* en *A. stolonifera* vele oecotypen bekend zijn, die qua oecologie sterk kunnen verschillen. Voor de Lauwerszeepolder is het voorkomen van meerdere oecotypen van *A. stolonifera* bekend (C. Kik, mond. meded.). Het lijkt dus waarschijnlijk dat in ieder geval de potentiële response curven voor *A. stolonifera* samengesteld zijn uit de curven van de verschillende oecotypen.

Mogelijk leidt dit tot een verbreding van de potentiële response curven en tot een slechtere fit.

II.4 Conclusies.

Naar ons idee kunnen we naar aanleiding van het onderzoek met de response analyse, de volgende conclusies maken.

- De screening procedure moet beter. Met de huidige procedure weten we, na afloop ervan, niet zeker of we de best fittende curvencombinaties uit de parameter ruimte gevonden hebben.
- De berekening van de potentiële response curven dient zodanig te gebeuren, dat alle punten onder de curven liggen.
- In verband met de verwerking van de gegevens mogen de opnamen niet te vroeg in het seizoen gemaakt worden. Zodoende wordt voldaan aan de aanname dat de soorten 100% moeten kunnen bedekken.

- Vanwege de sterke dynamiek van het abiotische milieu in de Lauwersmeerpolder, is het de vraag of dit gebied voor een onderzoek, waarbij met de response analyse gewerkt wordt, wel zo geschikt is.
- Gezien de bovengenoemde onvolkomenheden aan de response analyse techniek, durven wij geen uitspraak te doen over de rol van stikstof in de verdringing van *P.maritima* door *A.stolonifera*.

Hoofdstuk III. Het dynamisch groeimodel.

III.1 Materiaal en methode.

III.1.1 Inleiding.

De in het vorige hoofdstuk besproken techniek geeft inzicht in de mate waarin milieufactoren en soortsinterferentie de in het veld waar te nemen standing crop of bedekking van soorten beïnvloeden. Het geeft geen inzicht in hoe deze standing crop tot stand komt d.w.z. in de manier waarop milieufactoren en soortsinterferentie het groeiproces beïnvloeden. Om hierin inzicht te krijgen stelt Fresco (1982) het volgende dynamisch groeimodel voor:

$$\frac{dx}{dt} = a_x x \cdot \alpha(x) \cdot \beta(x) \cdot \gamma(x) \cdot \delta(x).$$

waarbij x : de standing crop van soort x in grammen.

t : de tijd in dagen

a_x : de maximaal mogelijke relatieve groeisnelheid.

$\alpha(x) = 1 - \frac{x}{k_x}$ waarbij k_x : de maximum standing crop van soort x .

deze faktor vertegenwoordigt de remming van de groei als gevolg van eigenschappen van individuen van de soort.

$\beta(x) = 1 - l_{xy} \cdot \frac{y}{k_y}$ waarbij y : de standing crop van soort y .

k_y : de maximum standing crop van soort y .

l_{xy} : een interferentieparameter om ruimte en licht van soort y op soort x . $l_{xy} = 1$ betekent volledige uitsluiting, $l_{xy} = 0$ betekent ruimtelijke onafhankelijkheid.

deze faktor vertegenwoordigt de groeiremming door interferentie om ruimte en licht met andere soorten.

$\gamma(x) = 1 - \frac{p_x \cdot x + p_y \cdot y}{q}$ waarbij q : totale hoeveelheid nutriënt in het systeem.

p_x en p_y : de fracties van het nutriënt in de standing crop van resp. soort x en y .

deze faktor vertegenwoordigt de groeiremming door interferentie om voedsel.

$\xi(xy) = 1 - \frac{q-p_x \cdot x - p_y \cdot y}{t_x}$ waarbij t_x : de tolerantiedrempel voor een nutriënt.

De teller is de hoeveelheid nutriënt die beschikbaar is voor de standing crop, d.w.z. de hoeveelheid nutriënt in wortels en voedingsmedium. Als de beschikbare hoeveelheid nutriënt gelijk is aan de tolerantiedrempel, is geen groei mogelijk.

Deze faktor vertegenwoordigt dus de groeiremning door toxiciteit van stoffen in het milieu.

Door met dit model waargenomen groei van planten te simuleren, kan inzicht verkregen worden in de oorzaken van interferentie. In kasexperimenten is daarom de groei van planten van *A. tripolium*, *A. stolonifera* en *P. maritima* bij verschillende N-nivo's (in de stikstof-interferentieproef) en bij verschillende Cl⁻-nivo's (in de chlorideproef) gevolgd.

Hieronder zal eerst de opzet van de stikstofproeven (naast de stikstof-interferentieproef nog een voorproef en een stikstofgehalteproef) worden besproken en vervolgens die van de chlorideproef. Aan het eind van de 'Materiaal en methode' zal uitgewerkt worden hoe bij de simulatie te werk is gegaan.

III.1.2 De voorproef.

Om de groei van planten (uitgedrukt in standing crop per tijdseenheid) te volgen, is het nodig met bepaalde tussenpozen de standing crop te bepalen. Dit is gebeurd door te schatten. In deze voorproef werd bepaald met welke grootheden een goede schatting van de standing crop kon worden verkregen.

Er werden 36 potten (diameter 16 cm.) met potaarde:zand=2:1 gebruikt. In 12 potten werden 9 kiempjes van *A. tripolium* geplant. In 12 andere 5 stolonon van *P. maritima* en in de resterende 12 5 stolonon van *A. stolonifera*. De stolonon werden verkregen uit stockemmers en bevatten elk 2 knopen.

Ongeveer om de 14 dagen werden van elke soort in 3 potten per pot bepaald: het bedekkingspercentage, gemiddelde stengellengte, gemiddelde bladlengte, gemiddelde bladbreedte, aantal planten e.d. Daarna werd de standing

crop van elke pot gemeten door knippen, drogen en wegen. Dit is in totaal vier maal gedaan.

M.b.v. multiple regressie is bepaald welke twee groot-heden (zie boven) het best correleerden met de standing crop. Dit bleken te zijn:

- voor *A. tripolium* :bedekking en gemiddelde lengte van de langste vijf bladeren per plant (verklaring 100)
- voor *A. stolonifera*:bedekking en gemiddelde stengellengte.
- voor *P. maritima* :aantal sprieten en gemiddelde bladlengte (% verklaring 99,88).

III.1.3 De stikstof-interferentieproef.

Voedingsoplossingen.

De bedoeling was planten in de kas op voedingsoplossingen te laten groeien bij suboptimaal, optimaal en toxisch stikstof-nivo. Als nivo's werden gekozen 3, 30 en 250 ppm N, waarbij de stikstof als NO_3^- werd gegeven.

Er zijn voedingsoplossingen gemaakt volgens de methode van Steiner (1960). Het was de bedoeling pH en osmotische waarde bij alle oplossingen te laten zijn. Door deze randvoorwaarden was 250 ppm N het maximaal mogelijke N-nivo. Bij dit nivo was het i.v.m. de osmotische waarde toch nodig minder chloride toe te voegen (5 i.p.v. 10 meq van de anionen). Dit was ons inziens aanvaardbaar omdat chloride toch al in voldoende mate aanwezig was. Waarschijnlijk is een voor alle nivo's gelijke fractie Cl^- toch beter. Bij laag N-nivo werd i.v.m. de osmotische waarde extra SO_4^{2-} toegevoegd.

Dit leidde bij een pH van 6 en een osmotische waarde van 0,95 atm. tot de volgende voedingsoplossingen (in mmol/l):

ion	3 ppm N	30 ppm N	250 ppm N
K^+	10,340	10,084	8,454
Na^+	4,431	4,322	3,623
Ca^{2+}	4,727	4,610	3,865
Mg^{2+}	2,659	2,593	2,174
NO_3^-	0,214	2,143	17,857
Cl^-	2,912	2,840	1,181
H_2PO_4^-	1,456	1,420	1,181
SO_4^{2-}	12,269	10,089	1,786
OH^-	0,422	0,412	0,345

Aan elke oplossing werden nog spore-elementen en 1ml/1 Fe-rexanol (5 ppm Fe³⁺) toegevoegd.

Proefopzet.

De stikstof-interferentieproef werd uitgevoerd op Bouma-Jansen emmers (diameter 19,2 cm) met grof en fijn perliet in een verhouding van 3:1. Om alggroei tegen te gaan werd een laagje alkateen over het perliet aangebracht.

In elke emmer werd precies 12 liter voedingsoplossing gedaan. De 'overloop' van de emmers was met een kurk dichtgestopt om het weglopen van voedingsoplossing te voorkomen. De toegevoegde hoeveelheid stikstof per emmer was dus precies bekend.

De emmers werden regelmatig met demi-water bijgevuld tot hetzelfde nivo. Dit voorkwam dat de concentratie van voedingsstoffen zou variëren door een sterk variërend volume.

Er zijn planten opgegroeid bij de volgende zeven soort-combinaties: monocultures van *A.tripolium*, *A.stolonifera* en *P.maritima*; gemengde groei van *A.tripolium* + *A.stolonifera*, *A.tripolium* + *P.maritima*, *A.stolonifera* + *P.maritima* en *A.tripolium* + *A.stolonifera* + *P.maritima*. Elke combinatie werd voor elk stikstof-nivo in duplo ingezet. De emmers met de verschillende combinaties werden random opgesteld in de kas.

Per emmer werden in totaal 6 planten ingezet (1 plant betekent 1 asterkiempje of 1 stolon gras met 2 knopen). Hierbij werden bij gemengde groei van elke soort evenveel planten ingezet, waarbij ervoor gezorgd werd dat de planten zoveel mogelijk omringd werden door planten van een andere soort.

17, 25, 39, 49 en 60 dagen na het inzetten van de proef werden aan de planten de onder 'voorproef' vermelde grootheden gemeten.

De proef werd beëindigd toen de groei van de planten stopte (voor de emmers met 3 ppm N gebeurde dit na 49 dagen, voor de andere na 60 dagen). Na een laatste meting werden de bovengrondse delen geknipt, gedroogd en gewogen. Ook werd het stikstofgehalte bepaald van de monocultures (methode Kjeldahl).

Met de verkregen standing crops en de bijbehorende gegevens van de laatste meting (bijlage 4) werd een ijklijn bepaald. De problemen hierbij en de uiteindelijk verkregen ijklijnen staan in bijlage 5.

M.b.v. deze ijklijnen werden de standing crops per emmer tijdens de groeiperiode van de stikstof-interferentieproef geschat. De geschatte standing crops van de duplo's werden gemiddeld. Deze gemiddelde waarden zullen verder worden aangeduid als de gemeten standing crops.

III.1.4 De stikstofgehalteproef.

Eén van de parameters van het model is het stikstofgehalte. Dit gehalte kan sterk variëren tijdens de groei. Het was daarom nodig om dit gehalte behalve op het eind van de groei (in de stikstof-interferentieproef) ook halverwege de groei te bepalen.

Hiertoe lieten we planten van de 3 soorten afzonderlijk bij de 3 N-nivo's groeien. Dit gebeurde in duplo op emmertjes met 2 liter voedingsoplossing. Per emmer werd in het deksel één asterkiempje of werden twee uitgelopen knopen van de grassen aangebracht. De emmertjes werden random opgesteld in de kas en regelmatig met demi-water bijgevuld.

Na 25 dagen werden de bovengrondse delen geknipt, gedroogd en gewogen en werd het stikstofgehalte ervan bepaald volgens de methode Kjeldahl.

III.1.5 De chlorideproef.

In drievoud zijn op vier concentraties NaCl (0, 0,5, 2 en 8 gewichtsprocent) in potaarde monocultures van *A. tripolium*, *A. stolonifera* en *P. maritima* ingezet. In elke pot werden 6 jonge planten ingezet die uit het Lauwerszeegebied waren meegenomen. De groei is gevolgd door elke week de totale bladlengte te meten. De proef is na 4 weken beëindigd. Er zijn geen standing crops gemeten.

Aan het eind van de proef is het chloridegehalte van het bovenste laagje van de potaarde bepaald.

III.1.6 De simulatie.

Simulatie van de waargenomen groei gebeurde met de computer (programma Interfere).

Stikstof.

Na uitvoering van bovengenoemde proeven was de waarde van een aantal parameters uit het model (zie p.18) bekend nl.:

q :de totale hoeveelheid stikstof in het systeem; deze bedroeg 3, 0,36 of 0,036 gram N per emmer van 12 liter, wat overeenkomt met resp. 250, 30 en 3 ppm N.

p_x :de fractie N in de standing crop van soort x; deze fractie was halverwege (zie p.22) en op het eind (p.21) van de groei bepaald. Het was echter noodzakelijk p_x op elk moment van de groei te weten. p_x moest dus gezien worden als functie van een andere, op meerdere momenten gemeten, grootheid. Gekozen is voor p_x als functie van de standing crop. De totale hoeveelheid N in de standing crop van soort x ($p_x \cdot x$) is gezien als lineaire functie van de standing crop (x):

$$\begin{aligned} p_x \cdot x &= b + c \cdot x \\ \Rightarrow p_x &= b \cdot \frac{1}{x} + c \end{aligned}$$

Dit is een lineaire functie van $\frac{1}{x}$ naar p_x . M.b.v. lineaire regressie kunnen waarden voor b en c worden gevonden. Dit gebeurde voor elke soort en voor elk M-nivo.

De keuze voor deze functie is erg arbitrair.

De waarden van de andere parameters (a_x , k_x , l_{xy} , t_x) moesten worden geschat. Dit gebeurde systematisch; eerst werden de maximaal mogelijke relatieve groeisnelheid a en de maximum standing crop k geschat (dit gebeurde bij de monocultures waar maximale response optrad), vervolgens de tolerantiedrempel t en uiteindelijk de interferentieparameter l. Dit alles per soort.

Bij het schatten werd als volgt te werk gegaan (voor een rekenvoorbeeld wat betreft a en k: zie bijlage 6).

Aan de te schatten parameter werd een willekeurige waarde toegekend. Door invullen van die waarde in het model kon groei gesimuleerd worden. De gesimuleerde groei werd

vergeleken met de gemeten groei. De aan de parameter gegeven waarde werd gevarieerd tot de gesimuleerde en de gemeten groei zoveel mogelijk overeenkwamen. Het criterium hierbij was de som van de absolute verschillen tussen gemeten en gesimuleerde standing crop. Er werd getracht deze som te minimaliseren.

Bij het schatten van deze parameterwaarden is gebruik gemaakt van de echt bepaalde eind standing crops en niet van die, die volgens de ijklijn zouden gelden. Deze laatste kwamen vaak slecht overeen met de echt gewogen eind standing crops, omdat de ijklijnen bij hoge standing crops meestal slecht fitten. Bij de bepaling van a en k spelen de (hoge) eind standing crops een grote rol. Onjuistheid van deze standing crops zou dus kunnen leiden tot een verkeerde schatting van a en k en daarmee van alle parameterwaarden.

Bij deze simulaties is het tijdstip van de eerste meting (17 dagen na het inzetten van de proef) als begintijdstip ($t=0$) voor de simulatie genomen. Het tijdstip van inzetten van de proef kon hiervoor niet gebruikt worden, omdat op dat tijdstip de grassen slechts uit ondergrondse delen bestonden en er dus geen standing crop was om als begingewicht voor de simulatie te dienen.

Bij de simulatie is $\frac{dx}{dt}$ steeds gezien als $\frac{\Delta x}{\Delta t}$ waarbij Δt één dag voorstelde. Gezien de kleine groei per dag is dit een geoorloofde vereenvoudiging.

Chloride.

Aangenomen is dat de β -en γ -factor hier geen rol speelden en dat er een verwaarloosbare hoeveelheid zout door de planten werd opgenomen. Er is daarom gebruik gemaakt van het volgende vereenvoudigde model:

$$\frac{dx}{dt} = a_x \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{k_x}\right) \cdot \left(1 - \frac{z}{t_x}\right)$$

waarbij z :percentage NaCl

t_x : tolerantiedrempel voor zout (in % NaCl)

Het toegevoegde percentage NaCl was bekend. De parameters a_x , k_x en t_x zijn op de boven al vermelde manier geschat.

III.2 Resultaten.

III.2.1 De stikstofproeven.

Het schatten van a en k.

De resultaten van de monocultures van de stikstof-interferentieproef zijn weergegeven in fig. 5 (ononderbroken lijn) en in bijlage 8. De resultaten van de stikstofmetingen aan de planten staan in bijlage 7.

Uit fig. 5 blijkt dat bij alle drie de soorten maximale response optreedt bij 250 ppm N. Bij dit N-nivo zijn de maximaal mogelijke relatieve groeisnelheid a en de maximum standing crop k geschat (tabel 6a, p.26). De met deze parameters gesimuleerde standing crops (bij 250 ppm N) op verschillende tijdstippen in de groei zijn weergegeven in fig. 5 a, b en c met driehoekjes en in bijlage 8.

Het blijkt dat de groei met deze parameterwaarden meestal goed gesimuleerd kan worden.

Toxiciteit.

Toxiciteit van stikstof is niet geconstateerd doordat bij het hoogste N-nivo maximale response optrad. Zodoende kon er geen waarde voor de tolerantiedrempel t berekend worden.

Voedselbeperking.

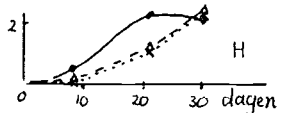
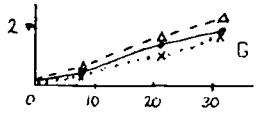
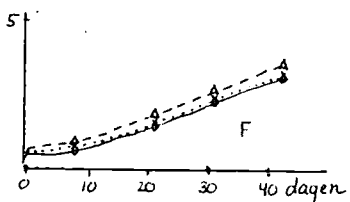
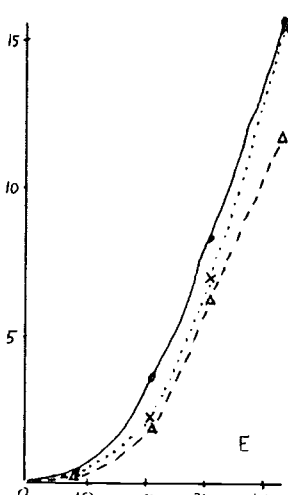
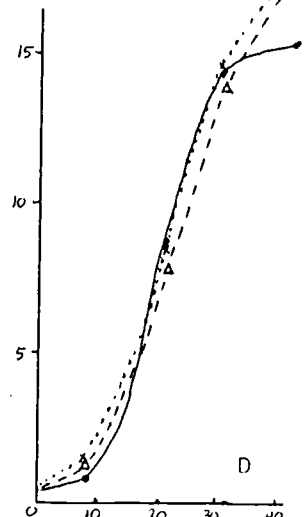
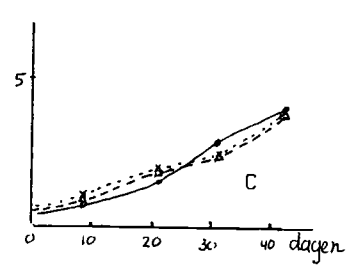
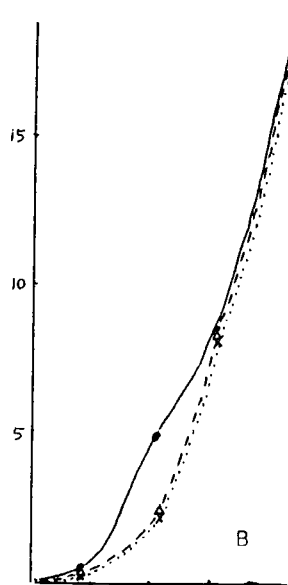
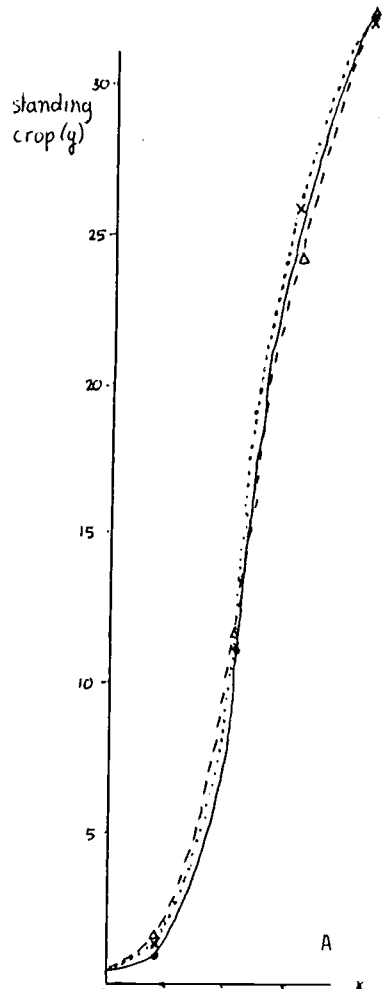
De resultaten van de simulatie van de groei bij 30 en 3 ppm N zijn met driehoekjes weergegeven in fig. 5d, e, f, g en h en in bijlage 8.

De groei van *F. maritima* op 3 ppm N is niet gesimuleerd omdat de ijklijn bij de op 3 ppm N zeer lage standing crops slecht fitte. Het verbeteren van de ijklijn bleek niet mogelijk.

Uit fig. 5 blijkt dat de fit van de gesimuleerde groei-curven slecht is. Wij hebben de oorzaak hiervan gezocht in de γ -factor (de factor die de groeiremming door voedselbeperking weergeeft). Deze γ -factor is een relatieve maat: $\gamma = 1 - \frac{p_x \cdot x}{q} = \frac{q - p_x \cdot x}{q}$; de beschikbare hoeveelheid

N ($q - p_x \cdot x$) wordt vergeleken met de totale hoeveelheid N in het systeem (q).

Het is echter goed mogelijk dat niet de relatieve hoeveelheid



Figuur 5. Gemeten en gesimuleerde groei bij 3 N-nivo's. ●—● gemeten standing crop; ▲---▲ gesimuleerd met de oorspronkelijke γ (p25) x---x gesimuleerd met de veranderde γ (p26)
A:A.trip.op 250ppm N; B:A.stol.op 250 ppm N;
C:P.mar.op 250 ppm N; D:A.trip.op 30 ppm N;
E:A.stol.op 30 ppm N; F:P.mar.op 30 ppm N;
G:A.trip.op 3 ppm N; H:A.stol.op 3 ppm N.

beschikbare stikstof, maar de absolute hoeveelheid de groei van planten bepaalt. Het is denkbaar dat stikstof de groei niet remt, t tdat de hoeveelheid beschikbare N onder een bepaald nivo (een grenswaarde) is gedaald. De γ -factor is in deze zin als volgt veranderd:

$$\gamma = \frac{q - p_x \cdot x}{gr} ; \text{ als } \gamma > 1, \text{ dan } \gamma = 1$$

Hierbij is gr de grenswaarde.

Deze verandering maakte het noodzakelijk ook a en k opnieuw te schatten, immers ook bij maximale response beïnvloedt de γ -factor de gesimuleerde groei. Er is nu aangenomen dat bij 250 ppm N er geen remming door N-gebrek optreedt. Als grenswaarde is 0,2 gram N genomen, waardoor de γ -factor gedurende de gehele groei gelijk was aan 1. De nu geschatte waarden voor a en k staan vermeld in tabel 6b, de gesimuleerde standing crops in fig. 6a, b en c (met kruisjes) en in bijlage 8.

Tabel 6. Geschatte waarden van a en k bij 250 ppm N.

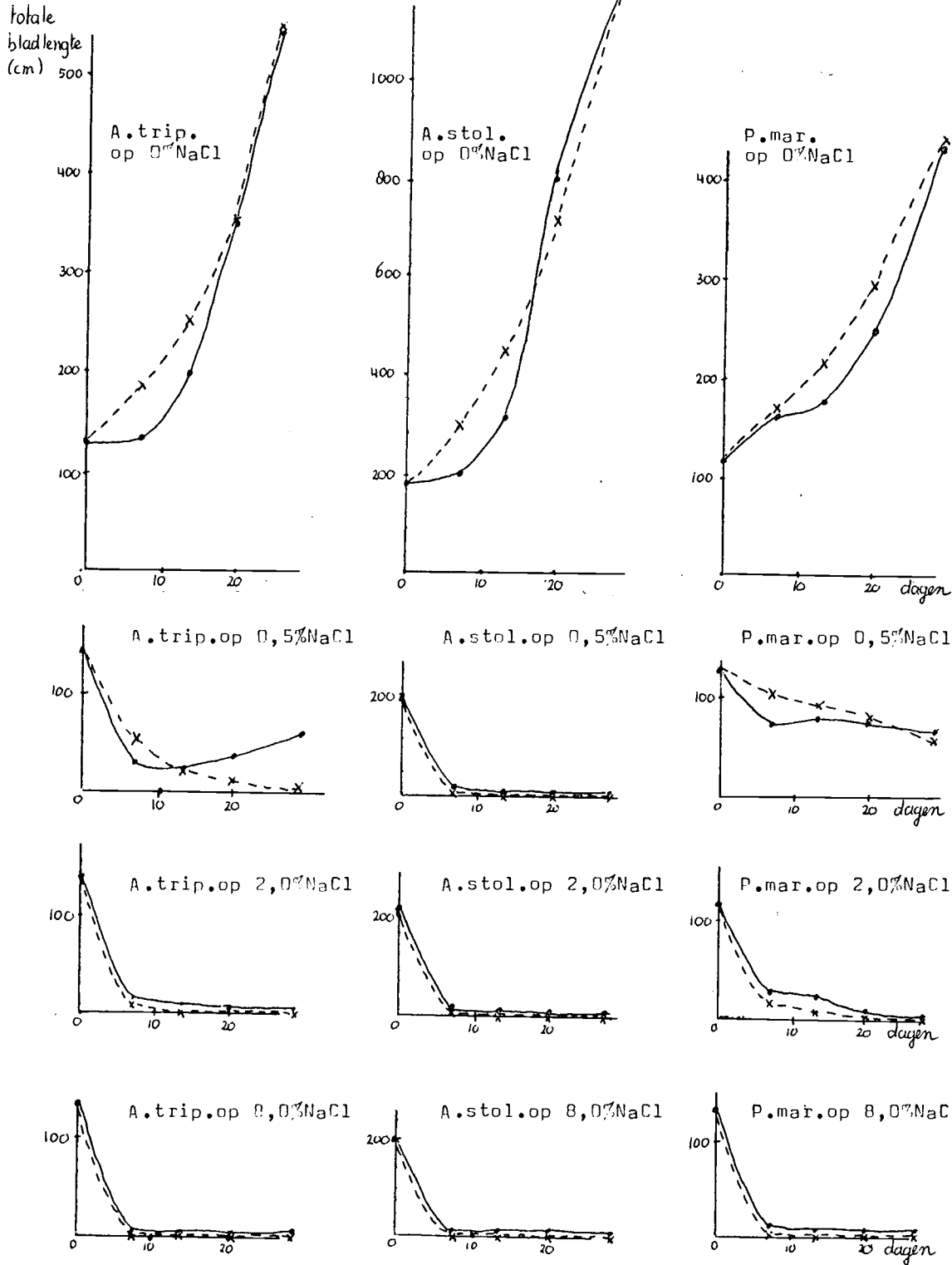
6a	oude $\gamma = 1 - \frac{p_x \cdot x}{q}$			6b	nieuwe $\gamma = \frac{q - p_x \cdot x}{gr}$		
	a (dag ⁻¹)	k (g)	fit		a (dag ⁻¹)	k (g)	fit
A. trip.	0,192	39	0,76	0,183	34,2	0,55	
A. stol.	0,178	25	2,68	0,176	22,5	2,69	
P. nar.	0,064	8	0,37	0,063	8,0	0,36	

De fit is de som van de absolute verschillen van gesimuleerde en gemeten standing crop.

Door het simuleren van de groei van de monocultures bij 30 en 3 ppm N kan nu de waarde van de nieuwe parameter gr geschat worden. De resultaten voor de grenswaarden staan in tabel 7a en b (p.27), de gesimuleerde standing crops in fig. 5d, e, f, g en h (met kruisjes) en in bijlage 8.

De fit van de gesimuleerde groeicurve is aanzienlijk beter dan bij simulatie met de oorspronkelijke γ -factor.

Figuur 6. Gemeten en gesimuleerde totale bladlengte bij groei bij verschillende (toegevoegde) NaCl-nivo's. —•—•— gemeten totale bl.lengte; x---x gesimuleerde totale bl.lengte.



Tabel 7a. Grenswaarden en fit bij simulatie van de groei bij 30 ppm N.

	oude $\gamma = 1 - \frac{p_x \cdot x}{q}$	nieuwe $\gamma = \frac{q - p_x \cdot x}{gr}$	
soort	fit	gr(gram)	fit
A.trip.	4,44	0,32	3,40
A.stol.	7,16	0,17	1,44
P.mar.	1,26	0,41	0,14

Tabel 7b. Grenswaarden en fit bij simulatie van de groei bij 3 ppm N.

	oude $\gamma = 1 - \frac{p_x \cdot x}{q}$	nieuwe $\gamma = \frac{q - p_x \cdot x}{gr}$	
soort	fit	gr(gram)	fit
A.trip.	1,05	0,047	0,15
A.stol.	1,37	0,037	1,32

De fit is de som van de absolute verschillen van gesimuleerde en gemeten standing crop.

Interferentie.

De resultaten van de gemengde groei staan in bijlage 9 en 10. Simulatie van de gemengde groei bleek niet mogelijk. Zie hiervoor de discussie (p.30).

III.2.2 De chlorideproef.

De resultaten van de chlorideproef zijn weergegeven in figuur 6 en bijlage 11. Bij alle soorten trad maximale response op bij groei op potaarde zonder NaCl.

Uit tabel 8 blijkt dat het percentage NaCl in de potaarde niet steeds constant was.

Tabel 8. Percentages NaCl.

toegevoegd %NaCl	gemeten %NaCl van de bovenste laag potaarde na 4 weken.
0,5	1,39
2,0	2,43
8,9	10,85

Simulaties vonden met beide in tabel 8 vermelde percentages plaats. De resultaten verschilden slechts in de hoogte van de tolerantiedrempel. In tabel 9 zijn de gevonden parameterwaarden weergegeven: a , k , t_1 (geschat op grond van het toegevoegde %NaCl) en t_2 (geschat op grond van het later gemeten %NaCl). De gesimuleerde waarden staan in figuur 6 en in bijlage 11.

Tabel 9. Parameterwaarden bij simulatie van de groei bij de chlorideproef.

soort	a (dag ⁻¹)	k (cm)	t_1 (%NaCl)	t_2 (%NaCl)
A.trip.	0,054	5000	0,15/0,30 [†]	0,42/0,40 [†]
A.stol.	0,077	5000	0,09	0,25
P.mar.	0,048	5000	0,33	0,92

1. Voor A.tripolium werd bij 0,5% toegevoegde NaCl een andere tolerantiedrempel gevonden (eerste getal) dan bij 2% toegevoegde NaCl (tweede getal).
2. De gevonden waarden van a en k verschillen van de bij de N-proeven gevonden waarden omdat hier totale bladlengte i.o.v. standing crop is gemeten.

De fit van de gesimuleerde curven is slecht (zie fig.6).

Het lijkt er wel op dat A.stolonifera gevoeliger is voor zout dan A.tripolium en P.maritima.

III.3 Discussie.

Simulatie.

Met het door Fresco gepostuleerde dynamisch groeimodel blijkt het mogelijk de groei van planten zonder stikstofgebrek goed te simuleren (fig.5a,b en c). Voor simulatie van de groei bij stikstofgebrek bleek aanpassing van het model wat betreft de γ -factor nodig (p.26). Opvallend is dat de verkregen grenswaarden voor elke soort afhankelijk zijn van de hoeveelheid N in het systeem (q). Dit kan mede veroorzaakt worden door het feit dat de stikstofgehalten van de standing crop (p_x) ook afhankelijk zijn van q (zie bijlage 7).

Door de verandering van de γ -factor verbeterde de fit aanzienlijk. Dit wordt waarschijnlijk deels veroorzaakt door het feit dat bij de simulatie meer parameters zijn gebruikt; meer parameters geven meer mogelijke simulaties en dus een grotere kans op een goede fit. Toch bleek het niet altijd mogelijk de vorm van de groeicurve goed te simuleren (bv. fig.5d).

Ook bij de chlorideproef was dit laatste het geval. Mogelijke oorzaken kunnen hier zijn: het sterk variërend NaCl-gehalte van de potaarde (zie tabel 8), en het feit dat de planten, die uit het veld naar de kas waren overgeplant, zich moesten aanpassen aan de veranderde omstandigheden (bv. fig.6 : groei van *A. tripartita* op 0,5% NaCl).

Aanname's bij de simulatie.

Een aanname bij de N-proeven is dat de groei alleen door stikstofgebrek en niet door andere factoren geremd wordt. Volgens Ellenberg (1974) is *P. maritima* een halofiele plant in tegenstelling tot *A. stolonifera*. Wanneer beide op dezelfde voedingsoplossing met een bepaalde hoeveelheid chloride groeien, is het zeer waarschijnlijk dat chloride beperkend, resp. toxisch is voor één van beide. Dit wordt in het model niet tot uitdrukking gebracht en kan oorzaak zijn van een slechte fit. Het zou beter zijn het model te toetsen met soorten waarvan de response curven ten opzichte van vele milieufactoren niet al te sterk van elkaar verschillen.

Een andere aanname van het model is dat groei volgens de logistische groeicurve ($\frac{dx}{dt} = a \cdot x$) plaatsvindt, d.w.z. dat de groei evenredig is aan de standing crop. Dit hoeft voor hogere planten niet te gelden; bv. wanneer elke plant één groeipunt zou hebben, zou je kunnen verwachten dat geldt: $\frac{dx}{dt} = a$, d.w.z. dat per tijdseenheid de standing crop met een constant gewicht toeneemt.

Interferentie.

Simulatie van gemengde groei en schatten van de interferentieparameter 1 bleek niet mogelijk. In het model is namelijk aangenomen dat de maximaal mogelijke relatieve groeisnelheid a onafhankelijk is van het aantal planten waaruit de standing crop is samengesteld. Echter in werkelijkheid zal een bepaalde standing crop die uit zes planten bestaat (in de monoculture), sneller toenemen dan diezelfde standing crop die uit slechts drie planten bestaat (bij gemengde groei van twee soorten). Kortom, de waarde van a , die gevonden is bij de monocultures, is niet bruikbaar om gemengde groei te simuleren.

In eerste instantie schijnen er twee mogelijkheden te zijn om gemengde groei toch te kunnen simuleren:

I : bij dezelfde proefopzet de gemengde groei simuleren met de helft van de bij de monoculture gevonden waarde van a . Aanname is dan dat de groeisnelheid evenredig is met het aantal planten.

II: een andere proefopzet gebruiken, waarbij bij gemengde groei evenveel planten van elke soort worden ingezet als in de monoculture. Er is dan simulatie mogelijk met de bij monoculture gevonden waarde van a .

Beide mogelijkheden zijn echter toch niet uitvoerbaar, omdat in het model geen rekening is gehouden met het optreden van twee soorten interferentie: namelijk intra-en interspecifieke interferentie.

In de monocultures interfereren de planten om ruimte en licht, waardoor ze minder snel groeien dan zonder deze intraspecifieke interferentie het geval zou zijn. Dit vindt zijn weerslag in de schattingen die van a , k en de γ -factor worden gemaakt. Deze worden steeds lager geschat dan het geval zou zijn als de intraspecifieke interferentie afwezig was. Hoe de intraspecifieke interferentie over die parameters is verdeeld is onduidelijk.

Bij gemengde groei is er naast de intraspecifieke interferentie nog interspecifieke interferentie. De intraspecifieke interferentie is waarschijnlijk lager dan bij groei in monoculture: bij mogelijkheid I omdat er minder

planten van elke soort zijn; bij mogelijkheid II omdat de planten waarschijnlijk kleiner zijn. Omdat onbekend is hoeveel lager de intraspecifieke interferentie is, kunnen a , k en de γ -factor daarvoor niet gecorrigeerd worden. De bij de monoculture gevonden waarden zijn dus niet te gebruiken.

Suggesties voor een betere proefopzet.

Voor het doen van experimenten op deze, op het individu gerichte manier, zouden we de volgende suggesties willen doen, naar aanleiding van de door ons gemaakte fouten:

- er moeten plantensoorten gebruikt worden die qua response op verschillende milieufactoren, sterk op elkaar lijken. Zo wordt voorkomen dat een andere factor dan de gevarieerde, de groei beperkt (zie p.29).
- de proeven voor chloride en stikstof moeten vergelijkbaar worden opgezet.
- bij het maken van de ijklijn was nu extrapolatie nodig. Dit kan voorkomen worden door niet alleen punten op het eind van de groei, maar ook aan het begin en halverwege de groei te nemen (zie bijlage 5).
- er moeten ^{lagere} lagere stikstof-nivo's worden genomen, zodat er ook toxiciteit van stikstof kan optreden. Verschillen in osmotische waarde, die daarvan het gevolg kunnen zijn, zijn niet van belang, omdat in natuurlijke milieus de osmotische waarde waarschijnlijk ook hoger is bij hogere stikstofconcentratie in de bodem.
- er moeten lagere percentages NaCl worden gebruikt dan nu is gedaan. Deze percentages dienen bovendien constant te zijn (zie p.27).
- bij een stikstofproef moet het stikstofgehalte van de planten vaker gemeten worden. Dit gehalte kan gedurende de groei sterk variëren en vooral bij stikstofbeperking is het model erg gevoelig voor dit gehalte. De nu gekozen functie waarbij het stikstofgehalte als functie van de standing crop wordt gezien (p.23.), is te weinig met feiten onderbouwd.

Werking van het model op populatienivo.

Het model is in eerste instantie gericht op het populatienivo. Vanuit de proeven, zoals ze door ons gedaan zijn, is het niet te overzien wat de gelding van het model op populatienivo is. Mogelijk spelen hierbij de volgende punten een rol:

- Het model beschrijft de groei van soorten gedurende één seizoen, en niet fluctuaties over de seizoenen.
- Het model gaat uit van een direct verband tussen bodemsamenstelling en populatiegrootte. Het houdt geen rekening met het feit dat een bodemverandering pas op langere termijn een verandering van de vegetatie tot gevolg kan hebben.
- De waarden van de parameters zijn constanten. Dit is alleen reëel als alle omstandigheden die de groei beïnvloeden (dus ook temperatuur, licht) in het model zijn opgenomen of niet fluctueren. In het geval van fluctuerende omstandigheden (dus in de meeste veldsituaties) is het beter om te werken met stochastische variabelen.
- Het model is een beschrijvend model. Een goede beschrijving betekent echter nog niet een goede verklaring.
- In het veld zal het moeilijk zijn de totale hoeveelheid beschikbare nutriënt (q in het model) te bepalen. Het veld is, in tegenstelling tot de kas, een open systeem, met als gevolg dat de beschikbare hoeveelheid nutriënt variabel is. Bovendien kan deze hoeveelheid voor elke soort verschillend zijn afhankelijk van bv. de worteldiepte van de betreffende soort.

Hoofdstuk IV. Algemene discussie.

IV.1 Algemene discussie.

In deze discussie wordt bekeken in hoeverre er antwoorden op de vraagstellingen gegeven kunnen worden.

In de paragrafen II.3, II.4 en III.3 is al uitgebreid ingegaan op de beperkingen die voor respectievelijk de techniek gelden.

De vergelijking van de response curven, verkregen na analyse van de veldgegevens en de resultaten van het kasexperiment, bleek niet mogelijk door de verschillen in omstandigheden:

- In het veld is er sprake van een open systeem, er vindt dus aan- en afvoer van nutriënten plaats. In het kasexperiment was er sprake van een éénmalige nutriëntengift.
- De verschillen in klimaat.
- In het veld is de hoeveelheid stikstof gemeten als N-totaal. Slechts een deel hiervan is direkt voor de plant opneembaar. Tijdens het kasexperiment werd stikstof gegeven als nitraat, dat goed opneembaar is.
- Voor chloride treden er én in de kas én in het veld sterke fluktuaties van de concentratie op, die onderling niet vergelijkbaar zijn.
- Het was vanuit de veldgegevens niet mogelijk tot de definitieve potentiële response curven te komen, vanwege de onzekerheden tijdens de screening procedure. Door het verkeerd kiezen van de stikstof en chloride niveau's voor het kasexperiment, trad bij alle soorten een maximale response op bij respectievelijk 250 ppm stikstof en nul procent NaCl. Zodoende zijn de, tijdens het kasexperiment bepaalde response curven onbetrouwbaar.

Het is met de huidige kennis van zaken nog te pretentius om de in het veld gemeten interferentie, met het dynamisch groeimodel verder te analyseren. (vraagstelling 1b). Er zijn bij dit model nog vele theoretische problemen over de bepaling van de intra- en interspecifieke interferentie op te lossen. Wij hebben dan ook geen interferentie coëfficiënten kunnen bepalen.

Wij durven geen uitspraak te doen over de rol van stikstof in de verdringing van *P.maritima* door *A.stolonifera* (vraagstelling 2). Er is gebleken dat de screening procedure, zoals deze door ons is toegepast, niet altijd de best fittende curvencombinaties oplevert. Zie hiervoor verder de paragrafen II.2, II.3 en II.4.

Hoewel de concrete antwoorden op de vraagstellingen misschien wat mager zijn, ligt naar ons idee de waarde van ons onderzoek in het voor het eerst toepassen van de response analyse en het dynamisch groeimodel.

Er zijn hierbij een aantal knelpunten gevonden en ten dele ook opgelost. Hopenlijk hebben wij zodoende een bijdrage geleverd in het operationeel maken van de response analyse en het dynamisch groeimodel.

Hoofdstuk V. Samenvatting.

Ons onderzoek richtte zich op een vegetatietype in de Lauwerszeepolder waarin *Aster tripolium*, *Agrostis stolonifera* en *Puccinellia maritima* voorkomen. De bedoeling was te onderzoeken welke milieufactor(en) van invloed is/zijn op de verdringing van *P.maritima* door *A.stolonifera*. Hierbij werd er voor het eerst met de response analyse en het dynamisch groeimodel gewerkt. Er werd de werking van resp. de techniek en het model nagegaan en hun onderlinge relatie werd onderzocht.

De response analyse.

Vanuit de veldgegevens (vegetatieopnamen, met per opname metingen over het gehalte N-totaal en chloride van de bodem en de relatieve hoogte) werd met de response analyse geprobeerd tot potentiële response curven te komen en soort-sinterferentiecoëfficiënten. Tijdens het toepassen van deze techniek, bleken er zich, bij het zoeken naar de best fittende potentiële response curven, problemen voor te doen. De door ons gebruikte methode gaf namelijk niet automatisch de best fittende curvencombinaties. Na afloop wisten we dus niet geheel zeker of we deze wel gevonden hadden. Zodoende is er geen antwoord gegeven op de vraag welke milieufactor(en) van invloed is/zijn op de verdringing van *P.maritima* door *A.stolonifera*.

Er is een voorstel gedaan om het zoeken naar de best fittende curvencombinaties wat te verbeteren. Tevens is er voor gepleit de berekening van de potentiële response curven zodanig te verrichten, dat alle in het veld gevonden waarden onder de curven komen te liggen, wat overeenstemt met de oecologische randvoorwaarden.

Het dynamisch groeimodel.

Door het in de kas volgen van de groei van de drie soorten, in monoculture en in gemengde groei, op voedingsoplossingen met drie verschillende stikstofnivo's en op potten met potaarde met vier verschillende chloride-

nivo's, zou inzicht in de oorzaken van interferentie kunnen ontstaan. Hiervoor werd gebruik gemaakt van het dynamisch groeimodel. Door een aantal parameters van het model te schatten kan de gemeten groei gesimuleerd worden. Bij de monocultures, op voedingsoplossingen met het hoogste stikstofnivo, bleek dit goed mogelijk. Bij de monocultures op voedingsoplossingen met lagere N-nivo's, bleek aanpassing van het model nodig voor de faktor die groeiremming vanwege voedselgebrek vertegenwoordigt. Deze faktor is door ons op een andere manier berekend, waardoor de simulatie beter werd.

Simulatie van de groei van de mengcultures bleek, vanwege problemen met de intra-en interspecifieke interferentie, onmogelijk.

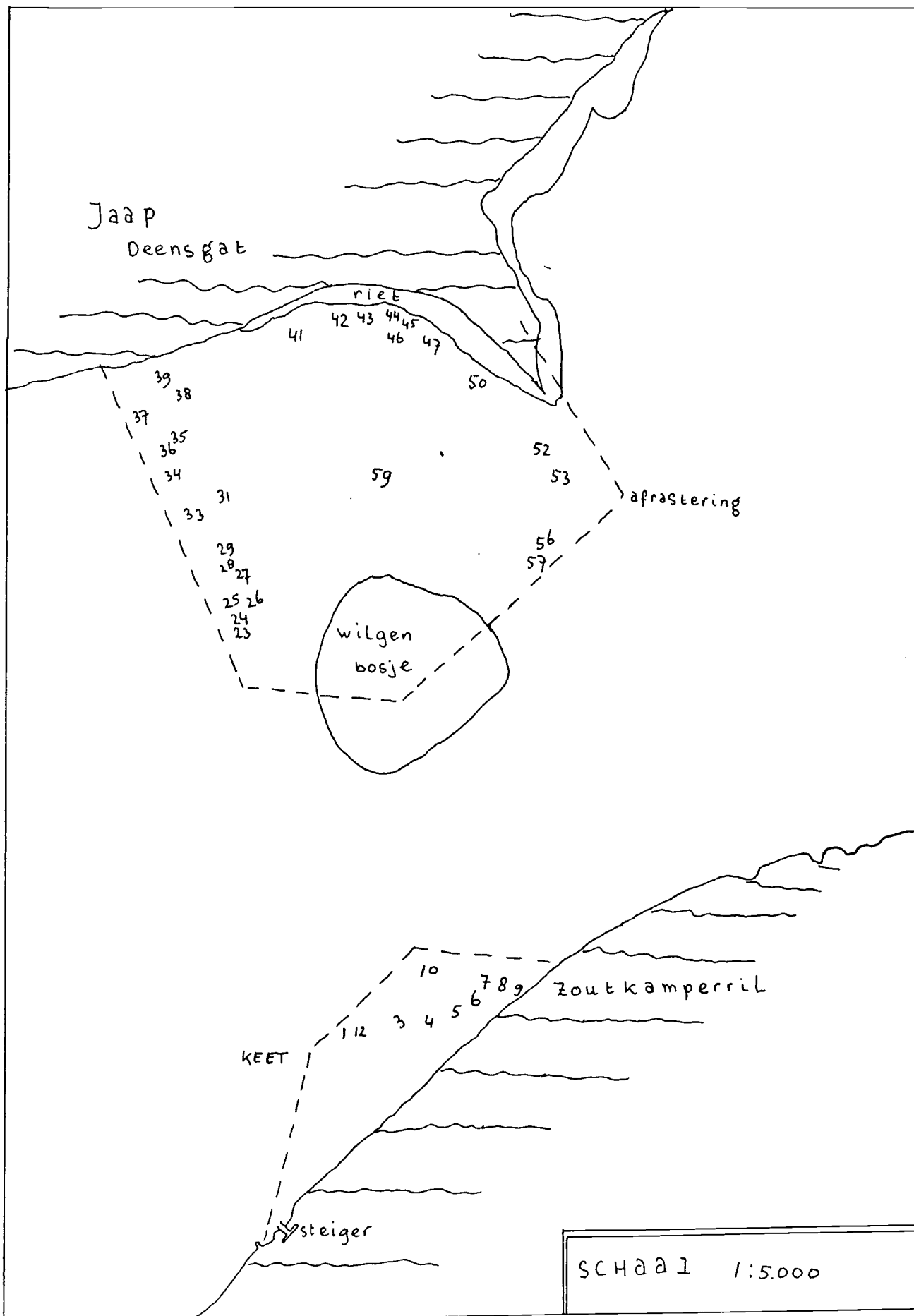
Simulatie van de groei van de drie soorten op potten met verschillende chloride-nivo's leverde een slechte fit, waarbij een belangrijke oorzaak waarschijnlijk de sterk variërende chloride-concentratie was.

De met de response analyse bepaalde interferentie-coëfficiënten bleken dus niet met het dynamisch groeimodel geanalyseerd te kunnen worden.

Geraadpleegde literatuur.

- Austin, M.P.; Austin, B.C. (1980): Behaviour of experimental plant communities along a nutrient gradient. *J. of Ecology* 68: 891-918.
- Blij, A. van der (1979): Vier competitie modellen afzonderlijk bekeken en met elkaar vergeleken. Dokt. versl. Lab. voor Plantenoecologie, Haren.
- Bradshaw, A.D., Chadwick, M.J., Jowett, J., Snaydon, R.W. (1964) Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. *J. of Ecology* 52: 665-676.
- Ellenberg, H. (1974): Indicator values of vascular plants in central Europe. *Scripta Geobotanica*, bnd. 9.
- Fresco, L.F.M. (1980): Ecological response curves of *Rhinantus serotinus*: a synecological study. *Acta bot. Neerl* 29: 533-539.
- Fresco, L.F.M. (1982): An analysis of species response curves and of competition from field data: some results from heath vegetation. *Vegetatio*, 48: 175-185.
- Gray, A.J.; Scott, R. (1967): The ecology of the Morecambe Bay, VII the distribution of *P.maritima*, *F.rubra* and *A.stolonifera* in the salt marshes. *J. Appl. Ecol.* 90: 253-261.
- Hodson, M.J., Smith, M.M., Wainwright, S.J., Opik, H. (1981) Cation tolerance in a salt-tolerant clone of *A.stolonifera*. *New Phytol.* 90: 253-261.
- Joenje, W. (1978): Plant colonisation and succession on embanked sandflats. Diss. Groningen.
- Lin Wu (1981): The potential for evolution of salinity tolerance in *A.stolonifera* and *A.tenuis*. *New Phytol.* 89: 471-486.
- Ooststroom, S.J. (1975): Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff Groningen.
- Reitsma, J. (1981): De vegetatie van het Lauwerszegebied in 1980. Werkdocument R.IJ.P. 1981-81 Abw.
- Steiner, A.A. (1960): A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant and Soil* XV: 134-154.
- Westhoff, V., Held, A.J. den (1975): Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme, Zutphen.
- Wit, C.T. de, Goudriaan, J. (1974): Simulation of ecological processes. Centre for agricultural publishing and documentation, Wageningen.

Bijlage 1. Plaatsaanduiding van de op de Schildhoek gemaakte vegetatieopnamen.



Bijlage 3. De waargenomen en gesimuleerde bedekkingspercentages, gesimuleerd met de best fittende curvencombinaties, bepaald uit de gegevens van 39 opnamen.

opn. nr.	A.tripolium				A.stolonifera				P.maritima			
	bep.*1 fakt.	pot*2	sim*3	act*4	bep. fakt.	pot	sim	act	bep. fakt.	pot	sim	act
1	cl	6	6	1	h	1	1	1	cl	0	0	0
3	cl	7	7	8	h	2	0	0	cl	0	0	0
4	cl	7	7	8	h	3	1	0	cl	0	0	0
5	cl	8	8	13	h	4	1	1	cl	0	0	0
6	cl	7	7	5	h	5	4	1	cl	0	0	0
7	cl	8	7	5	h	6	5	8	cl	0	0	0
8	cl	12	11	8	h	9	7	4	h	0	0	0
9	cl	3	3	3	h	22	21	2	cl	0	0	0
10	cl	5	4	2	h	2	2	4	cl	0	0	0
12	cl	5	5	1	h	1	1	1	cl	0	0	0
23	cl	6	0	2	h	24	24	40	cl	0	0	0
24	t	15	7	4	h	46	41	50	cl	12	3	4
25	cl	3	2	2	cl	34	25	0	n	25	25	8
26	t	15	9	4	n	49	27	20	n	25	22	20
27	cl	0	0	0	cl	4	0	0	cl	16	16	8
28	cl	7	2	1	cl	40	9	1	n	25	25	30
29	t	15	7	8	n	50	7	8	n	28	27	40
31	t	15	6	1	h	52	48	60	h	32	21	4
33	t	15	7	2	n	49	7	8	n	27	26	40
34	cl	2	0	1	cl	31	0	1	n	34	34	40
35	t	15	5	1	n	65	64	65	cl	28	16	1
36	t	15	8	2	n	58	16	2	n	50	50	40
37	t	15	7	4	n	61	29	20	cl	45	42	30
38	t	15	3	1	n	69	68	80	cl	10	0	1
39	t	15	6	2	n	71	19	1	cl	39	39	50
41	t	15	7	8	n	65	48	35	cl	29	23	15
42	cl	0	0	1	cl	11	2	0	h	27	27	8
43	n	6	0	2	n	76	71	90	cl	4	0	4
44	cl	0	0	1	cl	3	0	0	cl	15	15	15
45	n	11	4	1	n	74	74	50	cl	16	7	0
46	t	15	5	1	n	64	64	70	cl	9	0	0
47	t	15	4	15	n	67	56	70	h	13	2	8
50	cl	1	0	4	cl	25	0	2	n	27	27	40
52	t	15	7	8	cl	48	26	30	n	34	29	20
53	cl	0	0	1	cl	11	0	0	n	37	37	30
55	t	15	5	1	cl	51	9	20	h	36	32	40
56	t	15	10	8	n	51	18	2	n	30	30	30
57	cl	9	5	0	h	41	41	25	cl	0	0	0
59	t	15	9	8	h	39	29	30	h	17	12	8

1. De afkortingen voor de beperkende factoren: cl=chloride, t=tijd (alleen A.trip), n=N-totaal, h=relatieve hoogte
2. De potentiële bedekking in procenten (geen interferentie)
3. De gesimuleerde bedekking in procenten (met interferentie)
4. De waargenomen bedekkingspercentages

Bijlage 4. Gegevens gebruikt voor het maken van rijklijnen om standing crop te kunnen schatten (p.22).

A. tripolium			A. stolonifera			P. maritima		
x ₁	x ₂	y	x ₁	x ₂	y	x ₁	x ₂	y
43	4,49	1,12	1,5	3,02	0,12	109	12,93	4,53
25	7,31	1,17	11	18,56	2,06	42	9,19	0,41
25	9,36	1,15	35	33,00	13,94	56	9,88	1,17
25	6,47	0,78	55	42,03	17,37	20	4,89	0,22
30	8,13	1,03	5	20,42	1,45	35	11,93	0,93
33	7,06	1,66	6	54,07	5,52	72	14,32	3,31
35	6,95	1,70	13	23,61	6,44	12	2,59	0,04
35	9,01	1,56	7	23,09	2,79	57	11,78	2,62
40	17,57	4,67	12	34,42	5,41	41	10,92	1,37
50	16,15	8,03	25	54,31	8,85	14	2,24	0,05
50	21,80	10,66	3	6,60	0,26	27	14,38	1,26
55	15,49	9,13	5	49,07	3,14	42	12,32	1,80
55	20,07	12,16	3	27,19	1,86	143	8,05	4,92
60	19,24	9,24	11	7,33	2,32	124	11,34	3,45
70	18,33	13,44	50	31,38	17,38	12	1,99	0,04
75	16,33	17,33	45	31,03	19,06	68	10,11	2,16
!65	20,16	11,79	7	5,70	1,53	61	10,67	1,75
!70	19,61	12,15	9	25,38	6,22	7	2,49	0,03
!70	24,18	20,95	7	39,95	9,39	7	2,80	0,06
!80	20,59	24,96	5	13,62	1,97	54	8,21	1,35
!80	19,67	20,56	11	18,51	2,04	9	2,70	0,05
!90	24,58	31,03	13	33,87	10,44	23	10,58	1,16
!95	22,54	23,30	3	21,72	1,60	36	11,41	1,42
!97	21,08	35,04	12	42,76	14,04	41	5,06	0,57

A. tripolium:

x₁ : bedekkingspercentage.

x₂ : gemiddelde lengte van de langste 5 bladeren per plant in cm.

y : standing crop in grammen.

! : deze gegevens zijn niet gebruikt omdat de planten bloeistengels produceerden.

A. stolonifera:

x₁ : bedekkingspercentage.

x₂ : gemiddelde stengellengte in cm.

y : standing crop in grammen.

P. maritima:

x₁ : aantal sprietten.

x₂ : gemiddelde bladlengte in cm.

y : standing crop in grammen.

Bijlage 5. Het maken van ijklijnen om standing crop te schatten.

Het maken van een ijklijn voor elke soort bleek moeilijker dan verwacht, doordat alle punten van de ijklijn op het eind van de groei (dus met hoge bedekking, grote gemiddelde stengellengte, grote standing crop) waren genomen. Voor het schatten van standing crops aan het begin van de groei was het nodig de ijklijn te extrapoleren, wat eigenlijk een onjuiste methode is die de schatting erg onnauwkeurig maakt.

De ijklijnen zijn te zien als functies met domein de door ons gemeten grootheden en bereik standing crop. Betracht is de ijklijnen te zien als polynome functies (tot maximaal de derde macht). dit bracht twee problemen met zich mee; ten eerste gaven de zo verkregen ijklijnen bij lage bedekking en kleine gemiddelde stengellengte etc. soms negatieve standing crops. Dit kon soms worden opgelost door nulpunten toe te voegen aan de punten waaruit de ijklijn werd verkregen.

Ten tweede hadden de grafieken van de verkregen functies niet altijd een monotoon stijgend verloop, zodat het kon gebeuren dat, volgens de ijklijn, bij gelijkblijvende gemiddelde stengellengte en toenemende bedekking de standing crop afnam. Dit werd opgelost door gebruik te maken van stijgende lineaire functies. Ten nadeel was dat deze vaak een slechtere fit hadden dan de andere polynome functies.

Ten bijkomend probleem was dat de fit van de ijklijn niet altijd over het hele bereik even goed was. Meestal is gekozen voor een ijklijn die vooral bij lage waarden van de standing crop een goede fit gaf.

Per soort leidde dit uiteindelijk tot het volgende:

A. tripolium.

Bij de emmers met een hoog stikstofgehalte produceerde **A. tripolium** bleeistengels. Dit leidde vermoedelijk wel tot een toename in standing crop, zonder dat dit door onze metingen werd waargegeven. Deze emmers zijn daarom niet gebruikt bij het maken van de ijklijn (in bijlage 4 zijn ze aangegeven met !). Omdat er weinig punten waren

met een lage bedekking en omdat deze punten bij de berekening van één enkele ijklijn nauwelijks invloed zouden hebben op het verloop van de ijklijn, werd besloten twee ijklijnen te maken. Voor de emmers met een bedekking kleiner of gelijk aan 35% werd, met toevoeging van 8 nulpunten de volgende ijklijn verkregen:

$$y = 0,0258 + 0,0437 \cdot x_1 - 0,0130 \cdot x_2$$

waarbij y : standing crop in grammen

x_1 : bedekkingspercentage

x_2 : gemiddelde lengte van de langste vijf bladeren per plant in cm.

percentage verklaring : 95,10

Voor emmers met een bedekking groter of gelijk aan 40% werd de volgende ijklijn verkregen:

$$y = -13,3503 + 0,3137 \cdot x_1 + 0,3361 \cdot x_2$$

waarbij y , x_1 en x_2 als boven.

percentage verklaring : 94,68

De aansluiting van de twee lijnen in het gebied van 35 - 40% bedekking verliep meestal goed. Wel blijken de richtingscoëfficiënten van de beide ijklijnen sterk te verschillen. Dit kan tot gevolg hebben dat rond de 40% bedekking een sterke groei lijkt op te treden die alleen te wijten is aan de keuze van de ijklijn.

P.maritima.

Evenals bij *A.tripolium* moest een aantal nulpunten worden toegevoegd om het verkrijgen van negatieve standing crops te voorkomen. Door toevoeging van nulpunten bleek echter de fit van de ijklijn te verslechteren. Een compromis werd gevonden in het toevoegen van vijf nulpunten. Dit leverde de volgende vergelijking:

$$y = -0,3054 + 0,0317 \cdot x_1 + 0,0406 \cdot x_2$$

waarbij y : standing crop in grammen

x_1 : aantal sprietten

x_2 : gemiddelde bladlengte in cm.

percentage verklaring : 96,56

Met deze ijklijn werden toch, vooral in het begin van de groei, negatieve standing crops verkregen. Deze negatieve standing crops werden vervangen door waarden

gevonden met de volgende formule:

$$\frac{dy}{dt} = -a \cdot y, \text{ wat werd omgewerkt tot : } y = A \cdot e^{-a \cdot t}$$

waarbij y : de te schatten standing crop in grammen

A : standing crop op een later moment in de groei (g)

t : tijd in dagen

a : maximale relatieve groeisnelheid (dag^{-1}) bepaald bij de monoculture waar maximale response optrad (zie p.23)

A.stolonifera.

Hier kon met een lineaire vergelijking geen bevredigend resultaat bereikt worden en werd gekozen voor een ander type vergelijking. Dit leidde tot:

$$y = 0,045 \cdot (x_1 \cdot x_2)^{0,8206}$$

waarbij y : standing crop in grammen

x_1 : bedekkingspercentage

x_2 : gemiddelde stengellengte in cm.

percentage verklaring : 89,68

Bijlage 5. Een fictief rekenvoorbeeld ter illustratie van het schatten van de parameters a en k van het dynamisch groeimodel.

Het schatten van de maximaal mogelijke relatieve groeisnelheid a en de maximum standing crop k gebeurde bij de monocultures waar maximale response optrad. q en p_x waren bekend (zie p.23). Aangenomen werd dat stikstof hier niet toxisch was. Als waarde voor de tolerantiedrempel t werd daarom 1000 gekozen (δ -factor = 1).

Bij het schatten van a en k werd in eerste instantie uitgegaan van de eind standing crop; stel: 20 gram. voor k werden nu binnen een aanvaardbare range 4 of 5 waarden genomen, bv. 22, 25, 30, 50 en 100 gram. Bij elke waarde van k werd zo'n waarde van a gezocht, dat de gesimuleerde en de gemeten eind standing crop overeenstemden, bv. 0,21, 0,19, 0,18, 0,16 en 0,15 dag⁻¹.

Nu werd voor alle meettijdstippen de standing crop gesimuleerd met de verkregen combinaties van a en k. De som van de absolute verschillen tussen gemeten en gesimuleerde standing crop werd berekend (zie onderstaande tabel). De eind standing crop werd hierbij niet betrokken, omdat m.b.v. deze al de a-k-combinatie was bepaald.

tabel bij bijlage 5. Een aantal mogelijke combinaties van a en k en de bijbehorende fit.

k(g)	a(dag ⁻¹)	fit
22	0,21	8
25	0,19	5
30	0,18	2
50	0,16	4
100	0,15	5

De combinatie k=30 en a=0,18 levert hier de laagste som en dus de beste fit. Er werd steeds geprobeerd de fit nog te verbeteren door a-k-combinaties in de buurt van de beste combinatie te proberen. Zo zou voor deze soort uiteindelijk de combinatie k=32 en a=0,175 gevonden kunnen zijn (met een fit van 1,8).

Bijlage 7.

A : Stikstofgehalten van de standing crop bij drie n-nivo's.

		A.trip.		A.stol.		P.mar.	
		%N	st.cr.	%N	st.cr.	%N	st.cr.
250 ppm N	N-geh.pr.	5,09	0,73	3,87	0,51	3,87	0,22
	,,	5,62	0,70	4,21	0,17	-	-
	N-int.pr.	4,52	31,03	3,72	17,37	3,07	4,53
	,,	4,74	35,04	3,10	19,06	2,88	3,45
30 ppm N	N-geh.pr.	5,34	0,52	3,57	0,42	3,33	0,18
	,,	6,11	0,68	3,98	0,26	3,59	0,09
	N-int.pr.	1,87	13,44	1,94	13,94	2,70	1,17
	,,	1,55	17,33	1,64	17,38	3,37	4,92
3 ppm N	N-geh.pr.	2,12	0,35	2,31	0,36	3,07	0,06
	,,	2,61	0,29	2,98	0,29	3,31	0,11
	N-int.pr.	1,63	1,66	1,02	2,06	1,66	0,41
	,,	1,51	1,70	1,20	2,32	2,75	0,57

N-geh.pr. : gemeten bij de stikstofgehalteproef (p.22).

N-int.pr. : gemeten bij de monocultures van de stikstof-interferentieproef (p.21).

st.cr. : standing crop in grammen.

B : Stikstofgehalten als functie van de standing crop.

		250 ppm N	30 ppm N	3 ppm N
A.trip.	b	0,5351	2,3114	0,3241
	c	4,6087	1,6760	1,3593
	corr.coëff	0,895	0,947	0,969
A.stol.	b	0,1406	0,6040	0,5795
	c	3,4502	1,8154	0,8282
	corr.coëff.	0,813	0,976	0,988
P.mar.	b	0,2080	0,0509	0,0655
	c	2,9227	3,0248	2,2148
	corr.coëff.	0,981	0,659	0,613

b en c zijn berekend m.b.v. lineaire regressie op grond van de vergelijking $p = \frac{b}{x} + c$ (zie p.23),

waarbij p : stikstofgehalte (als gewichtspercentage)

x : standing crop in grammen.

Bijlage 10

8A: Gemeten en gemiddelde standingscrop bij groei in monocultuur op drie nitrofosforis.

tijd	A. latipodium			A. strobilifera			P. maritima		
	gemeten standingscrop (g)	deviatie	gemiddelde met $k=1-\frac{p}{q}$	gemeten standingscrop (g)	deviatie	gemiddelde met $k=1-\frac{p}{q}$	gemeten standingscrop (g)	deviatie	gemiddelde met $k=1-\frac{p}{q}$
250 ppm N	$t=0$ 0,40	0,02	0,40	0,071	0,023	0,071	0,53	0,09	0,53
	$t=8$ 0,95	0,04	1,49	0,29	0,00	0,26	0,81	0,03	0,83
	$t=22$ 11,45	1,62	11,44	4,94	0,27	2,32	1,56	0,03	1,72
	$t=32$ -	-	24,51	8,44	0,60	8,41	2,88	0,16	2,70
	$t=43$ 33,04	2,01	33,01	18,22	0,85	18,21	3,99	0,54	4,01
	fit		0,76			2,68			0,37
30 ppm N	$t=0$ 0,40	0,02	0,40	0,064	0,006	0,064	0,60	0,01	0,60
	$t=8$ 0,84	0,15	1,49	0,22	0,02	0,23	0,75	0,06	0,92
	$t=22$ 8,80	2,39	7,92	3,27	0,87	1,90	1,57	0,66	1,77
	$t=32$ 14,71	2,04	14,17	8,10	3,51	6,09	2,21	0,81	2,58
	$t=43$ 15,39	1,95	17,85	15,66	1,72	11,89	3,04	1,34	3,56
	fit		4,44			7,16			1,26
3 ppm N	$t=0$ 0,11	0,00	0,11	0,079	0,00	0,079	0,41	0,01	-
	$t=8$ 0,31	0,02	0,36	0,32	0,00	0,23	0,60	0,06	-
	$t=22$ 1,08	0,26	1,56	2,26	0,37	1,17	1,11	0,13	-
	$t=32$ 1,68	0,02	2,20	2,20	0,13	2,39	0,49	0,08	-
	fit		1,05			1,37			-

De deviatie geeft het verschil van de standingscrop van de dubbe en de gemiddelde standingscrop. De f.t is de som van de absolute verschillen van gemiddelde en gemeten standingscrop.

8B De bij de simulatie gebruikte parameterwaarden.

a (dag ⁻¹)	A. latipodium		A. strobilifera		P. maritima	
	$k=1-\frac{p}{q}$	$\gamma=\frac{q-p}{q}$	$k=1-\frac{p}{q}$	$\gamma=\frac{q-p}{q}$	$k=1-\frac{p}{q}$	$\gamma=\frac{q-p}{q}$
0,192	0,183	0,178	0,176	0,064	0,063	0,063
39	34,2	25	22,5	8	8	8
-	0,32	-	0,17	-	-	0,41
-	0,047	-	0,037	-	-	-

Voor de betekenis van de parameters, zie p. 18.

bijlage 9 - gemeten standing crops van gemengde groei van 2 soorten op 250, 30 en 3 ppm N.

	%	A. trip		A. stel.		A. trip		P. mar.		A. stel.		P. mar.		
		gemeten st. (crop/yr)	deviatie	gemeten st. (crop/yr)	deviatie	gemeten st. (crop/yr)	deviatie	gemeten st. (crop/yr)	deviatie	gemeten st. (crop/yr)	deviatie	gemeten st. (crop/yr)	deviatie	
250ppm N	t=0	0,29	0,04	0,12	0,04	0,23	0,02	0,40	0,03	0,09	0,01	0,142	-	% t=0
	t=8	0,62	0,15	0,29	0,03	0,47	0,05	0,55	0,01	0,23	0,01	0,24	0,05	t=8
	t=22	6,69	2,05	1,58	0,19	4,03	1,31	1,42	0,13	1,50	0,27	0,60	0,10	t=22
	t=32	-	-	3,51	0,39	12,71	0,56	2,03	0,12	8,01	1,27	1,10	0,02	t=32
	t=43	24,13	0,83	7,92	1,48	20,76	0,20	2,53	0,78	9,65	0,80	1,36	0,01	t=43
30ppm N	t=0	0,14	0,02	0,07	0,03	0,16	0,00	0,24	0,08	0,03	0,00	0,10	0,07	% t=0
	t=8	0,31	0,02	0,10	0,09	0,36	0,02	0,41	0,01	0,06	0,04	0,17	0,14	t=8
	t=22	1,65	0,68	0,76	0,09	2,28	0,93	0,95	0,15	0,52	0,30	0,40	0,41	t=22
	t=32	5,27	0,17	2,34	0,35	12,46	1,95	1,42	0,30	2,35	1,36	0,74	0,63	t=32
	t=43	8,58	0,55	5,87	0,35	10,70	1,46	1,54	0,62	3,73	1,69	1,34	1,20	t=43
3ppm N	t=0	0,09	0,02	0,08	0,02	0,07	0,00	0,15	0,06	0,13	0,04	0,04	-	% t=0
	t=8	0,31	0,07	0,17	0,01	0,10	0,01	0,21	0,09	0,22	0,06	0,07	0,04	t=8
	t=22	0,98	0,07	0,90	0,15	0,34	0,00	0,28	0,14	1,24	0,57	0,14	0,08	t=22
	t=32	0,90	0,20	1,49	0,04	1,08	0,05	0,13	0,09	2,38	0,41	0,03	0,01	t=32

De deviatie geeft het verschil van de standing crop van de duplo en de gemiddelde standing crop. De met m gemerkte standing crops zijn m.b.v. extrapolatie berekend (zie bijlage 5).

bylage 10: Gemeten standing crop van gemengde groei van de 3 soorten op 250, 30 en 3 ppm N.

		A. tripolium		A. stolonifera		P. maritima			
		gemeten st crop (gr)	deviatie	gemeten st crop (gr)	deviatie	gemeten st crop (gr)	deviatie		
250 ppm N	¹⁰ / ₅ t=0	0,16	0,00	0,083	0,036	0,094	-	¹⁰ / ₅ t=0	250 ppm N
	t=8	0,29	0,09	0,20	0,04	0,16	0,08	t=8	
	t=22	3,56	3,08	1,18	0,87	0,73	0,05	t=22	
	t=32	6,41	4,83	2,99	2,16	1,06	0,12	t=32	
	t=43	8,23	3,56	7,95	6,09	1,61	0,19	t=43	
30 ppm N	¹⁰ / ₅ t=0	0,14	0,02	0,033	0,010	0,10	0,04	¹⁰ / ₅ t=0	30 ppm N
	t=8	0,29	0,00	0,086	0,057	0,18	0,02	t=8	
	t=22	2,31	0,32	0,64	0,34	0,56	0,03	t=22	
	t=32	9,47	0,44	1,56	0,57	0,82	0,08	t=32	
	t=43	11,41	0,75	2,37	0,77	1,21	0,05	t=43	
3 ppm N	¹⁰ / ₅ t=0	0,07	0,00	0,018	0,009	0,059	-	¹⁰ / ₅ t=0	3 ppm N
	t=8	0,15	0,01	0,042	0,01	0,10	0,04	t=8	
	t=22	0,85	0,37	0,14	0,04	0,11	0,05	t=22	
	t=32	1,35	0,20	0,19	0,07	0,16	0,07	t=32	
		A. tripolium		A. stolonifera		P. maritima			

De deviatie geeft het verschil van de standing crop van de duplo en de gemengde standing crop. De met ~ gemerkte standing crops zijn m. b. v. extrapolatie berekend (bylage 5)

bijlage 11 gemeten en gesimuleerde totale bladlengtes bij groei bij verschillende NaCl niveaus

toegeweerd % NaCl	gemeten % NaCl		A. trip		A. stop		P. mar.	
			gemeten totale blad lengte mm	gesimuleerde waarden	gemeten totale blad lengte mm	gesimuleerde waarden	gemeten totale blad lengte mm	gesimuleerde waarden
0	0	t_1 : t=0	130	130	182	182	120	120
		t=7	134	186	200	299	157	165
		t=13	199	251	317	452	178	217
		t=20	357	356	795	719	246	296
		t=29	543	549	1230	1242	436	438
		fit			105		310	
0,5	1,39	t_1 : t=0	137	137	193	193	125	125
		t=7	27	54	10	10	73	105
		t=13	24	24	4	1	82	91
		t=20	36	10	0	0	75	77
		t=29	63	3	0	0	66	61
		fit			113		3	
2,0	2,43	t_1 : t=0	139	139	207	207	120	120
		t=7	15	15	3	0	22	18
		t=13	6	2	2	0	18	3
		t=20	4	0	0	0	2	0
		t=29	5	0	0	0	0	0
		fit			13		5	
8,0	10,85	t_1 : t=0	130	130	180	180	120	120
		t=7	0	0	0	0	10	0
		t=13	0	0	0	0	0	0
		t=20	0	0	0	0	0	0
		t=29	0	0	0	0	0	0
		fit			0		0	
		a (dag ⁻¹)		0,054		0,077		0,048
		k (gr)		5000		5000		5000
		t ₁ (% NaCl)		0,15/0,30		0,09		0,33
		t ₂ (% NaCl)		0,42/0,40		0,25		0,92

Zie voor de betekenis van de parameters p. 18.
 de fit is desom van de absolute verschillen tussen gemeten en gesimuleerde ~~blew~~ totale bladlengte.
 t_1 is berekend op grond van het toegeweerde % NaCl, t_2 op grond van het later gemeten % NaCl.
 Bij A. trip. werd bij 0,5 % NaCl een andere waarde voor t_1 (eerste getal) gevonden dan bij 2 % NaCl (tweede getal)