

35

1983

EEN ORIENTEREND ONDERZOEK NAAR
CONCURRENTIE-EFFECTEN AAN
PLANTAGO MARITIMA OP DE KWADE HOEK

SELMA DE RONDE EN KLAAS VRIELING



INSTITUUT VOOR OECOLOGISCH ONDERZOEK

des D 283 1

299

D 283

EEN ORIENTEREND ONDERZOEK NAAR CONCURRENTIE-EFFECTEN
AAN PLANTAGO MARITIMA OP DE KWADE HOEK

Selma de Ronde

Klaas Vrieling



Instituut voor Oecologisch Onderzoek,
Afdeling Duinonderzoek "Weevers' Duin"
Oostvoorne

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

Doctoraal onderzoek
Plantenoecologie
mei 1981 - april 1982
Groningen, december 1982

Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
Haren (Gn.)

INHOUD	blz.
Voorwoord	1
1. SAMENVATTING	2
2. INLEIDING	3
3. MATERIAAL EN METHODE	4
3.1. <u>Gebiedsbeschrijving</u>	4
3.1.1. Ligging	4
3.1.2. Vegetatie	4
3.1.3. Soortenbeschrijving	5
3.2. <u>Beworteling</u>	6
3.3. <u>Bodemsamenstelling</u>	7
3.4. <u>Plantanalyses</u>	7
3.5. <u>Vegetatieopnamen</u>	8
3.5.1. De opnamen	8
3.5.2. Schatting van de biomassa	8
3.5.3. Theorie van de uitwerkingmethodes	9
3.5.3.1. Het β - Ω model	9
3.5.3.2. Ratiodiagrammen	10
4. RESULTATEN	12
4.1. <u>Vegetatie</u>	12
4.2. <u>Beworteling</u>	13
4.3. <u>Bodemsamenstelling</u>	14
4.4. <u>Plantenanalyses</u>	16
4.5. <u>Vegetatieopnamen</u>	16
4.5.1. Het β - Ω model	16
4.5.2. Ratiodiagrammen	20
5. DISCUSSIE	22
5.1. <u>Vegetatie</u>	22
5.2. <u>Beworteling</u>	23
5.3. <u>Bodemsamenstelling</u>	23
5.4. <u>Plantenanalyses</u>	25
5.4.1. Relaties bodem -plant	26
5.5.1. Het β - Ω model	26
5.5.2. Ratiodiagrammen	28
5.6. <u>Algemene discussie</u>	30
6. CONCLUSIES	30
7. LITERATUUR	32
Bijlage Fig. 6 t/m 21	

Voorwoord

Dit verslag is geschreven naar aanleiding van een doctoraal stage plantenoecologie op het Instituut voor Oecologisch Onderzoek te Oostvoorne, in de periode mei 1981 tot april 1982.

Deze studie maakt deel uit van een groter project, het zwaartepuntproject, waarbinnen onderzoek wordt verricht naar vergelijkende demografische, fysiologische en genetische eigenschappen van plantesoorten in relatie tot hun standplaats in graslanden. Aan dit zwaartepuntproject werken verschillende instellingen mee, met diverse disciplines, o.a. het I.O.O. Oostvoorne (plantenoecologie, plantenfysiologie en bodemkunde), het I.O.O. Arnhem (plantenoecologie), de R.U. Utrecht (plantenfysiologie), en de R.U. Groningen (plantenfysiologie en populatiegenetica).

Het doel van het zwaartepuntonderzoek is om te bepalen welke eigenschappen een plant in staat stellen zich te handhaven in een grasland. Het onderzoek heeft zich in eerste instantie gericht op de in Nederland voorkomende soorten van het geslacht Plantago.

Onze doctoraalstage is op het I.O.O. begeleid door Dr. C.W.P.M. Blom. Contactpersoon binnen de R.U. Groningen is Dr. W. Joenje (afd. Plantenoecologie).

Tot slot willen wij die mensen die geholpen hebben bij het opzetten en verwezenlijken van het onderzoek hartelijk bedanken, met name Ryko Prins voor het computerwerk, S. Troelstra voor de bodem- en plantenanalyses, Kees Spitters voor de modellen en de kritische kanttekeningen, de heren P. v.d. Bergh, W. Elberse, P. van der Aart en A. Beeftink voor de z nvolle discussies en opmerkingen, en W. Joenje als contactpersoon. Verder willen wij de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten bedanken voor het toegankelijk maken van de Kwade Hoek als onderzoeksgebied. En als laatste Kees Blom voor zijn immer spontane begeleiding.

1. SAMENVATTING

Vragen die zich voordoen bij het bestuderen van een grasland zijn:

- Hoe is het mogelijk dat al deze soorten naast elkaar kunnen voorkomen en naast elkaar kunnen blijven bestaan ?
- Treedt er interactie op tussen de verschillende soorten in de veldsituatie?

Het doel van dit onderzoek is om na te gaan of het mogelijk is onderlinge effecten tussen buurplanten waar te nemen in de veldsituatie. Het onderzoek is verricht in een schorregebied op Goeree, de Kwade Hoek. Het is een gebied met een relatief eenvoudige vegetatie, met weinig soorten. De soort waar mee gewerkt wordt is Plantago maritima.

Vraagstelling: Heeft Plantago maritima invloed op een aantal kenmerken van zijn buurplanten en hebben de buurplanten invloed op individuen van Plantago maritima, binnen één seizoen.

Is de beïnvloeding in verschillende vegetatietypen verschillend.

. In twee vegetatietypen waarin Plantago maritima voorkomt zijn proefveldjes uitgezet. Er is geprobeerd met een gelinealiseerd β - Ω model van de Wit, (C.J.T. Spitters) en ratiodiagrammen beïnvloeding van P. maritima op zijn buurplanten en omgekeerd aan te tonen.

Conclusie: Het uitwerken van de gegevens met het β - Ω model levert geen resultaten op. Dit komt omdat het model voorwaarden stelt waaraan niet voldaan wordt in de veldsituatie. Waarschijnlijk is er sprake van nichedifferentiatie tussen verschillende soorten. Verder lijkt het er op dat er vruchtbaarheidsverschillen zijn tussen de verschillende proefveldjes, dat wil zeggen dat het gebied inhomogeen is. Bovendien is de methode van gegevens verzamelen niet juist. De gekozen proefveldjes zijn te klein, zodat de verhouding omgeving-oppervlak groot is.

De ratiodiagrammen geven beïnvloeding van soorten te zien. Het is moeilijk aan te geven in hoeverre deze beïnvloeding bepaald wordt door seizoensfluctuatie, dan wel door directe interactie tussen soorten.

Verschillen in de beïnvloeding in de verschillende vegetatietypen zijn niet gemakkelijk te kwantificeren, omdat de ratiodiagrammen in gebied B geen duidelijke lijn te zien geven.

2. INLEIDING

Een interessante en belangrijke vraag die zich voordoet bij het bestuderen van een grasland is: Hoe is het mogelijk, dat al deze soorten naast elkaar voorkomen en naast elkaar blijven bestaan. Een andere vraag die nauw samenhangt met de vorige is: Hoe treedt er interactie op tussen de verschillende plantesoorten in de veldsituatie. Deze vragen hebben een aantal onderzoekers bezig gehouden (overzichten bij Braakhekke 1980; Berendse 1981).

Van oudsher is de concurrentie tussen verschillende soorten van belang geweest voor de landbouw en bosbouw. Men streeft hier naar een zo groot mogelijke opbrengst, zonder de nadelige beïnvloeding door concurrentie met onkruiden. Een ander aspect dat hier een rol speelt is de vraag of het mogelijk is om in een mengcultuur van twee soorten een hogere opbrengst te krijgen, dan voor beide soorten afzonderlijk in monocultuur. Om dit te kunnen bereiken is een goed inzicht in de concurrentie nodig en tevens in de wijze waarop deze zich manifesteert.

De Wit (1960) heeft hiervoor een empirisch model opgesteld dat in de landbouw bruikbaar is. Een voorbeeld uit de bosbouw is de methode waarbij de afstand tot de naaste buur gerelateerd wordt aan de eigen biomassa (Pielou 1960). Deze methodes zijn ontwikkeld voor en getoetst aan cultuurgewassen en nog maar zelden aan natuurlijke vegetaties (Braakhekke 1980; Berendse 1981; Lefebvre en Simon 1979).

Een manier om interactie in de natuurlijke veldsituatie aan te tonen zijn knip en inplantproeven (Fowler 1981).

Het naast elkaar voorkomen van soorten in het veld heeft niet alleen te maken met beïnvloedingen zoals: concurrentie, allelopathie, etc., maar ook met milieu-heterogeniteit. De factor milieu-heterogeniteit is in het algemeen niet te onderscheiden van o.a. concurrentie-effecten. Voor het beantwoorden van de vraag, hoe het mogelijk is dat verschillende soorten naast elkaar kunnen voorkomen en blijven bestaan, is het model van de Wit (De Wit 1960) gekozen. Dit om de volgende redenen.

Het model van de Wit maakt onderscheid tussen intra- en interspecifieke concurrentie, kan nichedifferentiatie aantonen en kan tot op zekere hoogte andere beïnvloedingen (kwalitatief) aangeven. Bij de andere methodes (Pielou 1960; Fowler 1981) is het niet mogelijk bovenstaande verschijnselen kwantitatief zo goed weer te geven.

Binnen het zwaartepuntonderzoek speelt de vraag van het naast elkaar voorkomen van planten ook een belangrijke rol. De onderzoekers van het zwaartepunt hebben zich tot nu toe vooral gericht op de genetische en fysiologische eigenschappen van een plant, de demografische eigenschappen van afzonderlijke populaties van een soort, en de eigenschappen van de bodem waarop de plant voorkomt. Wat het effect van buurplanten op een soort is, is nog maar sporadisch onderzocht. Dit onderzoek moet daarom als een oriënterend onderzoek beschouwd worden.

Doel: Het doel van dit onderzoek is, de effecten van buurplanten op een plant te kwantificeren in de veldsituatie, in ruimte en tijd.

Een dergelijk onderzoek is niet eenvoudig, omdat er veel factoren zijn die hierbij een rol spelen. Het verdient dan ook voorkeur zo'n onderzoek in een relatief eenvoudige vegetatie uit te voeren, met een beperkt aantal soorten.

Vraagstelling: Heeft Plantago maritima invloed op een aantal kenmerken van zijn buurplanten, en hebben de buurplanten invloed op een aantal kenmerken van Plantago maritima binnen één seizoen? Is deze beïnvloeding in verschillende vegetatietypen gelijk?

Er is gekozen voor Plantago maritima (op de Kwade Hoek) enerzijds vanwege het demografisch onderzoek dat hier is gedaan aan P. maritima en anderzijds vanwege de relatief eenvoudige samenstelling van de vegetatie. Er is geprobeerd, met behulp van het model van de Wit beïnvloeding van Plantago maritima op zijn buurplanten en beïnvloeding van de buurplanten op Plantago maritima te kwantificeren.

3. MATERIAAL EN METHODE

3.1. Gebiedsbeschrijving

3.1.1. Ligging

Als werkgebied is de Kwade Hoek gekozen. De Kwade Hoek is een natuurreservaat op de noordoost punt van het eiland Goeree, aan de monding van het Haringvliet (Fig. 1). Het is een schorregebied dat 's zomers extensief beweid wordt. Bij hoog water overstroomt het gebied. 's Zomers vindt minder overstrooming plaats dan in het voor- en najaar.

3.1.2. Vegetatie

De vegetatie op de Kwade Hoek bestaat uit overwegend halofiele soorten. In twee verschillende, op het oog homogene vegetatietypen zijn de gebieden A en B gekozen om vegetatieopnamen te maken (Fig. 1). Gebied A ligt in het

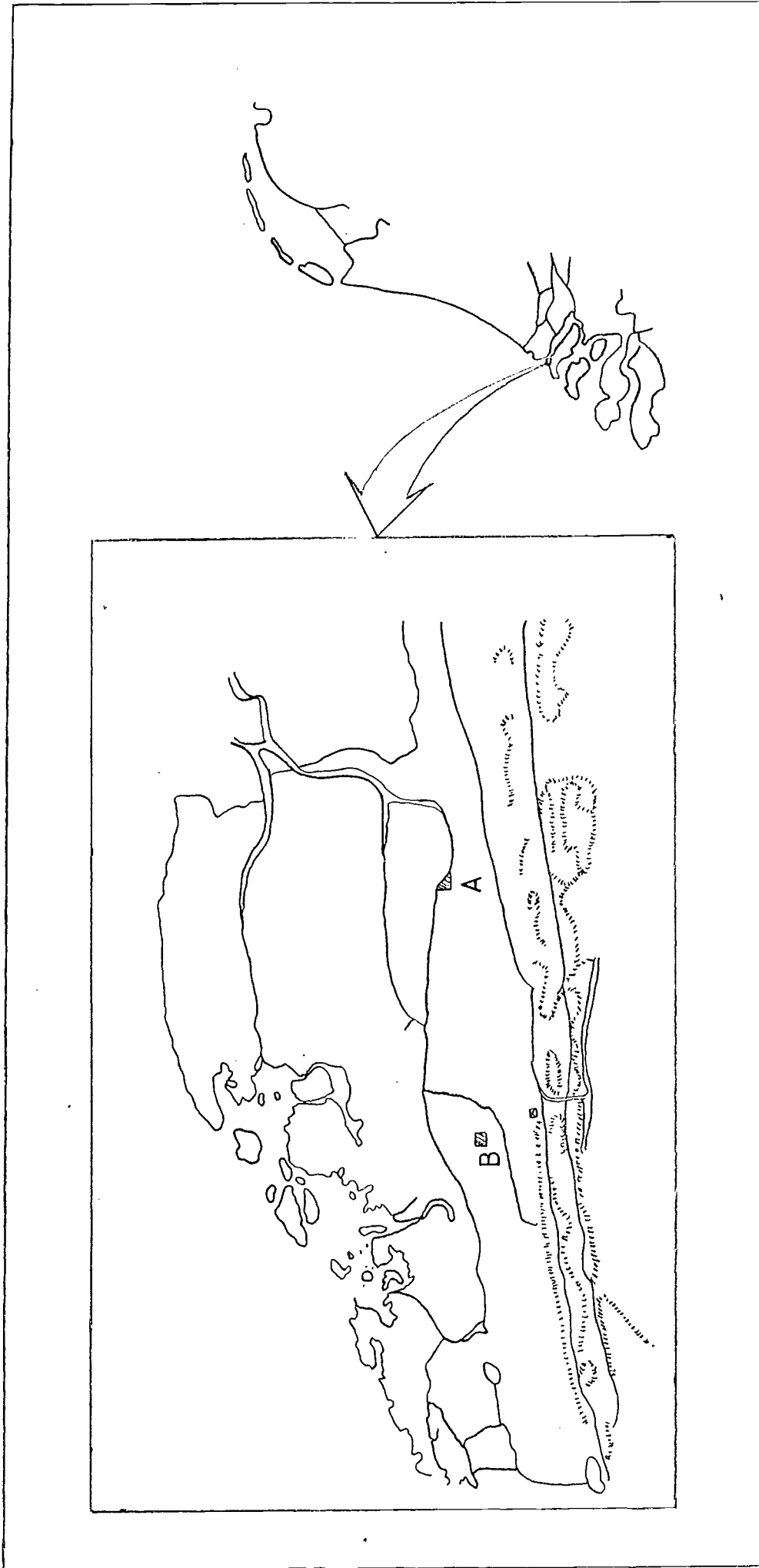


Fig. 1. Overzicht van de Kwade Hoek met daarop aangegeven de proefvelden A en B.
De ligging van de Kwade Hoek in Nederland.

Puccinellietum maritimae typicum (Joanknecht en Meuleman 1981). De dominante soorten zijn Puccinellia maritima, Plantago maritima en Glaux maritima.

Soorten met een geringe bedekking zijn Aster tripolium, Spergularia maritima, Spergularia media, Triglochin maritima, Salicornia europaea en op de hogere gedeelten langs de kreek Festuca rubra en Agrostis stolonifera.

Gebied B valt in een overgang van het Puccinellietum maritima typicum naar het Juncetum gerardii typicum. Juncus gerardii en Puccinellia maritima zijn hier de dominerende soorten samen met Festuca rubra, Glaux maritima en Plantago maritima. Andere voorkomende soorten zijn Agrostis stolonifera, Salicornia europaea, Plantago coronopus en Spergularia spec.

3.1.3. Soortenbeschrijving

Van de soortenbeschrijvingen die hieronder volgen zijn de gegevens ontleend aan de Flora van Nederland (Heukels-van Ooststroom 1973).

Plantago maritima L. (Zeewegbree) is een overblijvende rozetplant, die zich vegetatief kan vermeerderen door zijrozetvorming en generatief door middel van zaad. De bloeitijd loopt van mei tot september. P. maritima komt voor in twee variëteiten, P. maritima dentata en P. maritima leptophylla. De eerste variëteit is een grote plant met getande bladeren, de tweede soort is een kleinere plant, waarvan de bladeren ongetand zijn.

Puccinellia maritima Huds. (Gewoon kweldergras) is een overblijvende grassoort met wortelende, bovengrondse uitlopers. Het is een zodevormende soort. De bloeitijd loopt van juni tot de herfst (Landwehr 1976).

Glaux maritima L. (Melkkruid) is een overblijvende plant met kruipende opstijgende stengels. Vermeerdering vindt plaats doordat de kruipende stengels wortelen en door middel van zaad. De bloeitijd loopt van mei tot augustus.

Festuca rubra rubra L. (Rood zwenkgras) is een overblijvende grassoort met wortelstokken. De soort is dicht zodevormend zonder duidelijke uitlopers, of los zodevormend met uitlopers. De bloeitijd loopt van mei tot juli.

Agrostis stolonifera L. (Fioringras) is een overblijvende grassoort met lange bovengrondse uitlopers en een wortelstok. De bloeitijd loopt van juni tot september.

Juncus gerardii Loisl. (Zilte rus) is een overblijvende soort met ondergrondse uitlopers, zodevormend. De bloeitijd loopt van juni tot augustus.

Aster tripolium L. (Zulte of Zeeaster) is een één- of tweejarige soort. Vermeerdering vindt alleen plaats door middel van zaad. De planten kunnen sterk variëren in grootte. De variëteit A. tripolium discoideus heeft geen straalbloemen. De bloeitijd loopt van juli tot september.

Spergularia media L. (Gerande schijnspurrie) is een overblijvende plant, die bloeit vanaf juni tot de herfst.

Spergularia marina L. (Zilte schijnspurrie) is een één- of tweejarige plant. De bloeitijd loopt van mei tot in de herfst.

Salicornia europaea L. (Zeekraal) is een éénjarige plant. De soort is zeer vormenrijk. Er worden twee ondersoorten onderscheiden. S. europaea stricta en S. europaea brachystachya. De bloeitijd is van juli tot oktober.

3.2. Beworteling

Om een indruk te krijgen van de beworteling in de verschillende gebieden en de wortelsystemen van de verschillende soorten, is met behulp van de spijkerplank-methode een doorsnede door de bodem gemaakt.

Deze methode is ontwikkeld door Schuurman en Goedewagen (1965). De spijkerplank bestaat uit een plank waaruit spijkers steken op afstanden van 2,5 x 2,5 cm. De spijkers steken 10 cm uit. In het veld wordt een sleuf gegraven van 0,5 tot 1,0 m breed en één wand wordt steil afgestoken. De plank wordt hier met de spijkers ingedruwd (zie Fig. 2). Vervolgens wordt langs de punten van de spijkers de grond afgestoken, zodat er een grondlaag met een dikte van 10 cm op de plank achter blijft. De spijkers zitten tussen de wortels gedrukt en houden zo de wortels op hun plaats als de grond wordt uitgespoeld.

Van beide gebieden A en B is eind oktober 1981 één wortelprofiel bekeken.

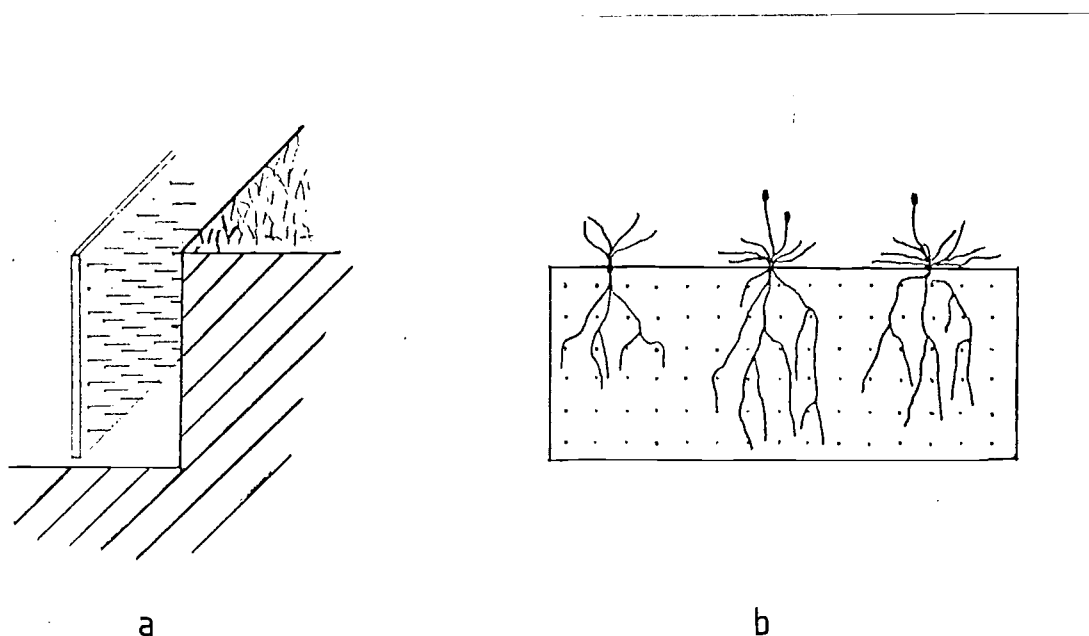


Fig. 2. a: Dwarsdoorsnede met spijkerplank voordat deze in de grond wordt gedruwd.
b: Vooraanzicht spijkerplank nadat de grond is uitgespoeld.

3.3. Bodemsamenstelling

Om een indruk te krijgen van de verschillen in bodemsamenstelling tussen gebied A en gebied B zijn er een aantal bodemonsters genomen. Gebied A en B zijn daarvoor onderverdeeld in kleine deelgebieden I t/m XI (zie Fig. 3).

Van ieder deelgebied I t/m XI is een bodemonster genomen. Eén bodemonster bestaat uit tien tot vijftien steken. Op deze manier ontstaat een mengmonster. Eventuele variatie binnen een deelgebied wordt hierdoor gemiddeld. Een nadeel hiervan is dat eventuele variatie binnen een deelgebied niet aangetoond kan worden. De bovenste 0-10 cm en de daaropvolgende laag van 10-20 cm zijn afzonderlijk geanalyseerd.

Bepaald is de pH, het gehalte CaCO_3 en organische stof, de hoeveelheid N, P, K, Mg, Na en Cl ionen en het geleidend vermogen. Bovendien is van deel A III en van deel B IX het actuele gehalte $\text{NO}_3\text{-N}$ en $\text{NH}_4\text{-N}$ bepaald. Deze laatste bepaling geeft een indruk van de hoeveelheid voor de plant opneembare N die op dat moment aanwezig is.

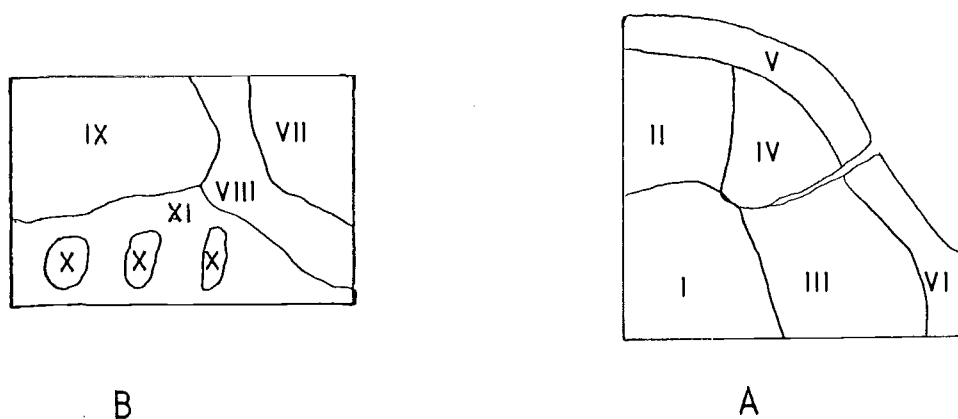


Fig. 3. Deelgebieden van de gebieden A en B.

3.4. Plantanalyses

Van dezelfde deelgebieden I t/m XI (zie Fig. 3) zijn een aantal P. maritima planten verzameld en geanalyseerd. Bepaald is het totaal-N, het gehalte aan K, Na, Ca, Mg ionen, het totaal aan kationen, het gehalte H_2PO_4 , NO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} , het totaal aan anionen, het C-A getal, Norganisch, NH_4 en C-A/-organisch.

3.5. Vegetatieopnamen

3.5.1. Opnamen

In beide gebieden A en B zijn volgens "unrestricted random sampling" (Southwood 1976; Noë en Blom 1981) kleine proefveldjes uitgezet, waarbij altijd een plantagorozet in het midden staat. In ieder gebied zijn zestig proefveldjes uitgezet.

Eén proefveldje bestaat uit één plantagorozet in het midden en de twintig scheuten en/of rozetten die daar het dichtst bij staan. Dit houdt in dat de proefvlakjes zéér verschillend van grootte kunnen zijn. Van iedere scheut zijn een aantal gegevens verzameld om de biomassa te schatten.

Veertig van de zestig proefveldjes zijn onverstoord, in de andere twintig proefveldjes is de plantagorozet uit het midden verwijderd. Deze ingreep is uitgevoerd om het effect van de plantago op zijn buurplanten uit te schakelen.

Gedurende het seizoen zijn alle proefveldjes drie maal opgenomen (zie Tabel 1). Bij de derde keer zijn alle scheuten geoogst en is de biomassa van iedere scheut afzonderlijk bepaald (door wegen).

Tabel 1. Opnamedata.

		Datum	
		van	tot
Gebied A	eerste ronde	30- 5-81	7- 6-81
	B eerste ronde	10- 6-81	9- 7-81
	A tweede ronde	10- 7-81	29- 7-81
	B tweede ronde	12- 8-81	4- 9-81
	A derde ronde	8- 9-81	5-10-81
	B derde ronde	7-10-81	28-10-81

3.5.2. Schatting van de biomassa

De planten worden tijdens de eerste ronde twee opnameperiodes niet geoogst: om met dezelfde proefveldjes te kunnen werken. Daarom wordt er een schatting van de biomassa gemaakt. Deze schatting wordt gedaan aan de hand van een aantal parameters die gecorreleerd zijn met de biomassa.

Aan de hand van in het veld verzamelde scheuten wordt door "trial and error" de beste combinatie van parameters gezocht voor de biomassa-schatting. Voor P. maritima wordt uitgegaan van de parameters: lengte langste blad maal het aantal bladeren als maat voor de biomassa (Noë en Blom 1981).

Voor iedere nieuwe opnameronde en voor elk gebied zijn zonnig parameters toegevoegd om tot een betere schatting te komen.

Tabel 2 geeft een overzicht van de gebruikte parameters en hun correlatiecoëfficiënten.

3.5.3. Theorie van de uitwerking methodes

3.5.3.1. Het β - Ω model

Dit model beschrijft de concurrentie om "ruimte" tussen verschillende soorten, waarbij die ruimte betrekking kan hebben op bijvoorbeeld NO_3^- , vocht, licht, etc.

Het model wordt door de volgende formule beschreven:

$$O_i = \frac{\beta_i z_i}{\beta_i z_i + 1} \Omega_i$$

waarin: z_i is de dichtheid van soort i (in spruiten/cm²).

O_i is de opbrengst van soort i (in mg/cm²) bij dichtheid z_i

Ω_i is de opbrengst van O_i bij z_i is oneindig groot.

β_i is de ruimte die soort i inneemt (in cm²/spruit).

De formule geeft de relatie tussen de dichtheid z_i en de opbrengst O_i bij die z_i . (Grafisch weergegeven in Fig. 4).

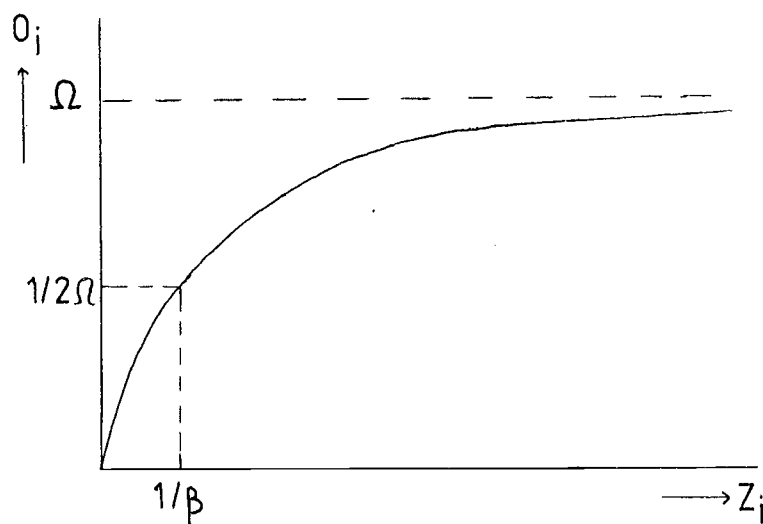


Fig. 4. Verband tussen de dichtheid z_i en de opbrengst O_i .

De grafiek wordt door de parameters β en Ω bepaald.

Tabel 2. Parameters, gebruikt voor het schatten van de biomassa van de spruiten.

Plant	Bemonstering 1			Bemonstering 2			
	Gebied	N	r	Ingevoerd als x-waarde	N	r	Ingevoerd als x-waarde
<u>Plantago maritima</u>	A	38	0,87	11b(abs+ab)	37	0,91	3(3a1+as1)+ 11bxab
	B	47	0,89	11bxab	59	0,82	2,75(a1+as1)+ 11bxab
<u>Puccinellia maritima</u>	A	59	0,92	abx11	55	0,88	abx11
	B	59	0,92	abx11			
<u>Glaux maritima</u>	A,B	91	0,91	t1	36	0,87	t1
<u>Agrostis stolonifera</u>	A,B	51	0,96	abx11	39	0,96	abx11
<u>Festuca rubra</u>	A,B	54	0,76	11 ab(x)	59	0,81	11 ab(x)
<u>Juncus gerardii</u>	B	46	0,79	abx11	58	0,92	abx11
<u>Spergularia spec.</u>	A,B	37	0,94	t1(ab+ab1)	35	0,94	t1(ab+ab1)
<u>Salicornia europeae</u>	A,B	64	0,94	t1			
<u>Aster tripolium</u>	A,B	49	0,84	abx11			

N : aantal ingevoerde waarden.

11b : lengte langste blad

ab : aantal bladeren

abs : aantal bloeiende stengels

a1 : aarlengte

as1 : aarsteellengte

t1 : totale lengte

ab1 : aantal bloeiwijzen

r : correlatiecoëfficiënt.

(x): 11 als x waarde, ab als z waarde.

De formule kan uitgebreid worden voor het gebruik van meer soorten. Voor iedere soort komt er een term bij in de noemer.

$$O_i = \frac{\beta_i z_i}{\beta_i z_i + \beta_j z_j + \beta_k z_k + \dots + 1} \cdot \Omega_i \quad (2)$$

Voor de gemiddelde opbrengst per plant wordt de formule:

$$O_i^* = \frac{O_i}{z_i} \quad (3) \quad \text{waarin } O_i^* \text{ is de gemiddelde opbrengst per plant (in mg/spruit).}$$

Uit (2) en (3) volgt:

$$O_i^* = \frac{\beta_i}{\beta_i z_i + \beta_j z_j + \beta_k z_k + \dots + 1} \cdot \Omega_i \quad (4)$$

Deze vorm is te herleiden tot $y = a_0 + a_1 x_1 + a_2 x_2 \dots$

$$\frac{1}{O_i^*} = \frac{1}{\beta_i \Omega_i} + \frac{1}{\Omega_i} z_i + \frac{\beta_j}{\beta_i \Omega_i} z_j + \frac{\beta_k}{\beta_i \Omega_i} z_k + \dots \quad (5)$$

De waarden van O_i^* , z_i , z_j , etc. zijn verzameld. Met behulp van multipele lineaire regressies worden de Ω 's en β 's geschat (lineairisatie afleiding van C.J.T. Spitters).

Het model veronderstelt dat de gegevens verzameld zijn in een homogeen gebied, en dat er concurrentie is om precies dezelfde ruimte. *)

Wanneer de waarden van de Ω 's en de β 's bekend zijn is het mogelijk om vervangingsdiagrammen te construeren. Uit de vervangingsdiagrammen is de verdringingsfactor te berekenen. De verdringingsfactor k_{ab} geeft de verdringing van soort b door soort a weer. Als de $k_{ab} > 1$ wil dat zeggen dat soort a een grotere concurrentiekracht heeft dan soort b.

3.5.3.2. Ratiodiagrammen

In een ratiodiagram wordt de verhouding tussen twee soorten in een beginsituatie uitgezet tegen de verhouding tussen die twee soorten in een eindsituatie (De Wit 1960). Hierbij kan gebruik gemaakt worden van de verhouding tussen het aantal planten per oppervlakte van de twee soorten, het aantal zaden per oppervlakte van de twee soorten, of de biomassa per oppervlakte van de twee soorten (De Wit 1960; Braakhekke 1980).

*) Onlangs verscheen in Neth. J. Agri. Sc. een artikel van C.J.T. Spitters (1982). In dit artikel wordt gewerkt met de geschatte regressiecoëfficiënten, i.p.v. de beta's en omega's. Het voordeel hiervan is dat de tweede voorwaarde, dat er concurrentie om dezelfde ruimte moet zijn niet noodzakelijk is.

Wanneer de gegevens op deze manier uitgezet worden, kan een indruk verkregen worden over hoe de populatie zich over langere termijn zal ontwikkelen. Er wordt een scala van beginverhoudingen ingevoerd, door een eindverhouding opnieuw als beginverhouding in te voeren. Op deze manier kan informatie verkregen worden over hoe deze eindsituatie zich in een volgende cyclus zou kunnen ontwikkelen.

Als het verband tussen de begin- en eindverhouding door een rechte lijn kan worden beschreven, dan is het mogelijk om vier situaties te onderscheiden (zie Fig. 5).

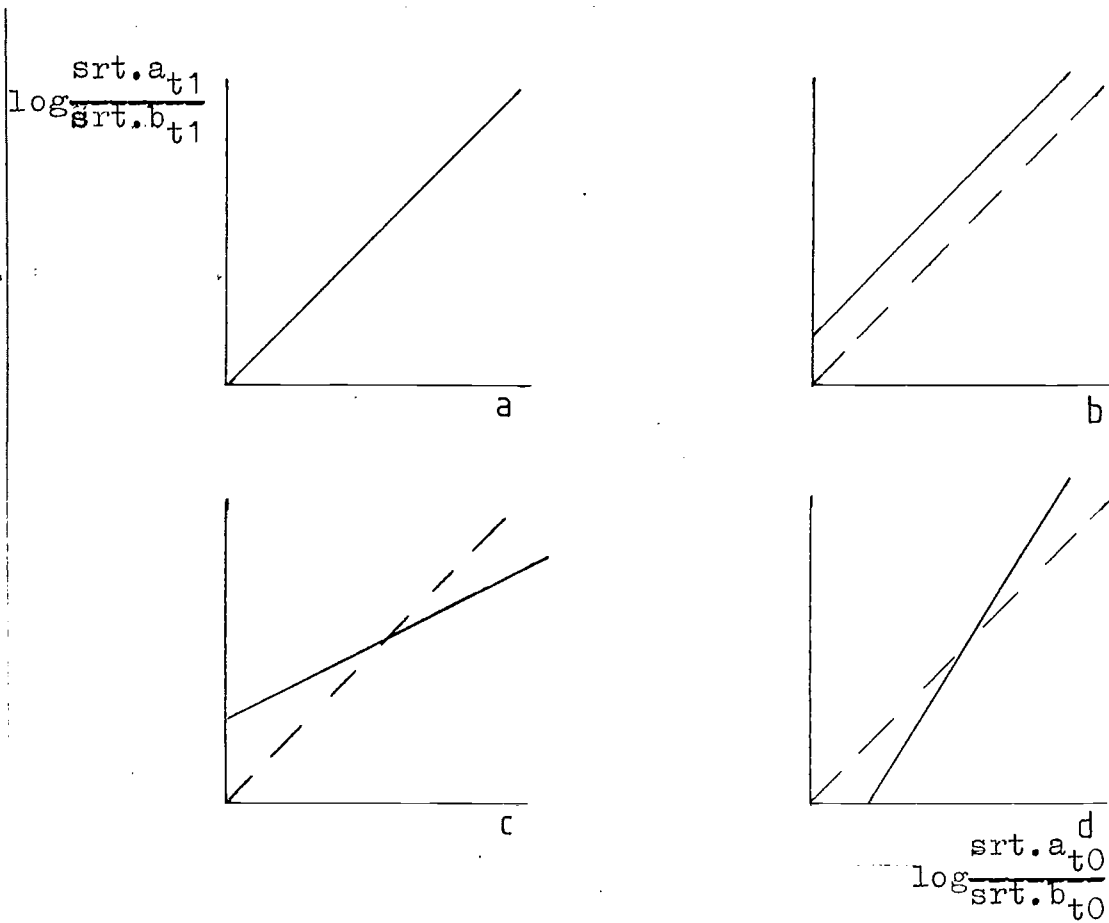


Fig. 5. Voorbeelden van ratiodiagrammen.

- ad a: De verhouding tussen de soorten in de beginsituatie is gelijk aan de verhouding tussen de soorten in de eindsituatie. Er is sprake van een evenwicht. De ene soort neemt relatief niet meer toe dan de andere soort, dat wil zeggen dat de twee soorten elkaar even sterk beïnvloeden.
- ad b: De verhouding tussen de soorten in de beginsituatie is altijd ongelijk aan de verhouding van de soorten in de eindsituatie. De ene soort neemt relatief altijd meer toe dan de andere soort. Er wordt geen evenwicht bereikt en één soort zal tenslotte uit de populatie verdwijnen.
- ad c: De verhouding tussen de soorten in de beginsituatie is ongelijk aan de verhouding van de soorten in de eindsituatie. Over meerdere termijnen verschuiven de verhoudingen naar elkaar toe, tot ze gelijk zijn. Dit is het evenwichtspunt (het snijpunt van de verhoudingslijn met de lijn $y = x$). Omdat de verhoudingen tussen twee soorten steeds naar het evenwichtspunt toe verschuiven, is er sprake van een stabiel evenwicht.
- ad d: Dit is dezelfde situatie als bij c. In dit geval verschuiven de verhoudingen tussen de twee soorten niet naar het evenwichtspunt toe, maar er vanaf. Er is sprake van een labiel evenwicht.

4. RESULTATEN

4.1. Vegetatie

Plantago maritima: In gebied A zijn hoofdzakelijk grote complex vormende planten van de variëteit P. maritima dentata aanwezig. De complexen bestaan gemiddeld uit tien tot twintig rozetten. Vermeerdering vindt voornamelijk plaats door zijrozetvorming. Later in het seizoen zijn enkele kiemplanten waargenomen. Eind mei begint de bloeiperiode die duurt tot in september. Door koeien worden veel aren afgevreten.

In gebied B zijn voornamelijk solitaire planten aanwezig, van de variëteit P. maritima leptophylla. Deze planten vormen in de loop van het seizoen kleine zijrozetten. De rozetten zijn veel kleiner dan in gebied A. De bloeiperiode is voor de Plantago's uit de beide gebieden gelijk, van mei tot september.

Puccinellia maritima: In gebied A en B breidt P. maritima zich vanaf april geleidelijk uit, vooral aan de randen van plasjes en open plekken. Van juni tot september staat deze soort sporadisch in bloei in gebied A, in gebied B treedt helemaal geen bloei op. Na frequentere overstrooming van

de gebieden door zeewater, beginnen in september-oktober veel oude scheuten af te sterven.

Glaux maritima: In beide gebieden bloeit G. maritima van mei tot en met juli. Na deze bloeiperiode vindt in gebied A een sterke kolonisatie van open plekken plaats, door middel van kiemplanten en uitlopers. In beide gebieden worden veel zijtakken en uitlopers gevormd. In september-oktober sterft G. maritima massaal af zowel in gebied A als in gebied B.

Festuca rubra rubra: F. rubra rubra vormt in beide gebieden een losse zode met uitlopers. In de bemonsterde gebieden is geen bloei geconstateerd. Op de hoger gelegen stukken buiten de bemonsterde gebieden bloeit F. rubra rubra volop.

Agrostis stolonifera:: Waar aanwezig is A. stolonifera sterk zodevormend, vaak in kleinere of grotere plekken (tot maximaal 30 cm Ø) (zonder andere soorten in deze plekken. Er is in beide gebieden geen bloei waargenomen.

Juncus gerardii: Alleen in gebied B komt J. gerardii voor. Bloei treedt op in juni, juli en augustus. Na de bloei sterven de scheuten met bloeiaren af en vindt een sterke vegetatieve vermeerdering plaats, door middel van jonge zijscheuten. Eind september begint J. gerardii af te sterven.

Aster tripolium: In gebied A komt A. tripolium vrij veel voor, maar slechts sporadisch in bloei. In gebied B staan veel minder exemplaren. Hier treedt helemaal geen bloei op. De planten die in het onbegaasde deel van de kwelder staan bloeien volop.

Spergularia spec: Er is geen onderscheid gemaakt tussen de beide soorten. In beide gebieden komen ze weinig voor. De planten staan in bloei van mei tot september.

Salicornia europaea: Eind april begint S europaea boven de grond te komen. In gebied A komen beide variëteiten voor. In gebied B worden de planten niet groot genoeg om dit waar te nemen. In gebied A begint de bloei in juli en eindigt in oktober. De planten groeien gedurende het hele seizoen, afsterven wordt niet waar genomen.

4.2. Beworteling

Zowel van gebied A als van gebied B is een wortelprofiel bekeken, om een indruk te krijgen van de bewortelingspatronen van verschillende soorten.

De gemiddelde bewortelingsdiepten zijn weergegeven in Tabel 3 en 4.

Tabel 3. De gemiddelde bewortelingsdiepten in gebied A.

Soort	Diepte wortels
<u>Plantago maritima</u>	100 cm
<u>Glaux maritima</u>	25 cm
<u>Puccinellia maritima</u>	40 cm
<u>Aster tripolium</u>	20 cm

Tabel 4. De gemiddelde bewortelingsdiepten in gebied B.

Soort	Diepte wortels
<u>Plantago maritima</u>	20 cm
<u>Glaux maritima</u>	18 cm
<u>Juncus gerardii</u>	60 cm
<u>Puccinellia maritima</u>	14 cm
<u>Festuca rubra rubra</u>	14 cm
<u>Agrostis stolonifera</u>	14 cm

4.3. Bodemsamenstelling

De bodemmonsters zijn geanalyseerd door S. Troelstra e.a. (I.O.O. Oostvoorne). De resultaten van de bodemmonsters worden weergegeven in Tabel 5 en 6.

Tabel 5 geeft de actuele gehalten van NH_4^+ en NO_3^- die gevonden zijn in deel A III en deel B IX. De gehalten van ammonium en nitraat in gebied A en in gebied B liggen in dezelfde orde van grootte.

Tabel 6 geeft de gehalten van de verschillende bodembestanddelen weer voor gebied A en gebied B. (Voor de indeling van de deelgebieden zie Fig. 3).

Tabel 5. Het actuele gehalte aan NO_3^- en NH_4^+ .

Gebied	Monster nummer	mg NH_4 -N per kg grond (= ppm NH_4 -N)	mg NO_3 -N per kg grond (= ppm NO_3 -N)
A	1	2.27	1.15
	2	0.88	0.22
	3	1.23	0.92
	4	1.53	0.63
	5	1.74	0.03
B	6	2.83	0.83
	7	2.78	1.24
	8	2.60	0.69

Tabel 6. Resultaten van de bodemanalyses

Monster nummer/laag (cm)	pH		CaCO ₃	org.stof	mg/100 g		m.e./100 g			mg/100 g Cl	microS/c gel. 1:5 extr.	
	H ₂ O	KCl			tot.N	tot.P	K	Na	Mg			
Gebied A	I 0-10 10-20	7.55	7.25	13.0	7.64	276	111	1.55	13.85	8.84	374	2236
		7.87	7.41	11.8	8.51	312	111	1.68	14.99	10.90	344	2026
	II 0-10 10-20	7.59	7.26	14.1	7.68	288	115	1.58	15.23	8.79	471	3036
		7.89*	7.41	13.8	8.39	315	105	1.86	15.31	6.27	407	2311
	III 0-10 10-20	7.81	7.48*	11.9*	5.89*	217	83.7*	1.03*	8.65*	5.83*	171*	1351*
		8.00	7.50	13.5	7.06	260	117	1.40	11.07	8.79	191	1461
IV 0-10 10-20	7.81	7.53	13.2	7.03	263	111	1.28	11.85	7.09	281	2146	
	8.00	7.56	13.9	8.17	304	117	1.69	13.64	9.66	322	2186	
V 0-10 10-20	8.16*	7.61	8.6	3.40	133	66.1	0.51	4.23	3.85	77.1	671	
	8.20	7.51*	13.2*	6.22*	252*	107*	0.87*	5.67*	6.83*	129*	996*	
VI 0-10 10-20	8.19	7.68	8.6	3.28	123	66.3	0.43	3.74	4.00	71.2	591	
	8.15	7.57	11.9	5.19	187	96.3	0.69	45.72	6.32	101	806	
Gebied B	VII 0-10 10-20	7.56	7.10	3.6	16.33	647	102	2.64	15.03	14.14	287	2206
		8.46*	7.88	4.6	2.12	90.4	32.5	0.81	5.49	3.85	87.8	746
	VIII 0-10 10-20	7.58	7.09*	3.5*	16.62*	605*	90.8*	2.48*	17.80*	13.98*	291*	2266*
		8.60	7.82	7.3	2.53	98.2	36.6	0.78	6.79	4.31	103	856
	IX 0-10 10-20	7.57	7.11	3.8	16.64	633	99.7	2.53	15.35	14.40	316	2346
		8.79	7.95	6.5	2.12	81.4	30.9	0.60	12.14	3.18	92.2	771
X 0-10 10-20	7.64*	7.20	3.6	16.30	636	122	2.64	19.85	15.27	470	3336	
	8.51	7.74*	8.3*	3.50*	135*	47.0*	1.28*	5.58*	5.96*	150*	1176*	
XI 0-10 10-20	7.51	7.13	3.9	18.19	660	99.9	2.56	18.18	14.65	442	3196	
	8.50	7.75	5.6	3.17	118	39.3	0.98	4.36	5.29	133	1086	

* gemiddelde van duplo bepaling. Bodemanalyses van de Kwade Hoek. Datum 15-6-1981.
 Monster I, II, III, IV, V, en VI komen uit gebied A, monster VII, VIII, IX, X, XI uit gebied B.

Gebied A: Binnen gebied A wijken deel V en VI af van de rest, door een lager CaCO_3 procent in de bovengrond, een lager organische stof %, lagere waarden voor totaal N en totaal P, minder K, Na, Mg, Cl, en een kleiner geleidend vermogen.

Gebied B: Binnen gebied B zijn geen verschillen waar te nemen tussen de delen VII tot en met XI.

De verschillen tussen gebied A en gebied B blijken uit een lager CaCO_3 procent voor gebied B, meer organische stof in de bovengrond, minder in de ondergrond, het totaal N in gebied B in de bovengrond hoger, in de ondergrond lager. Totaal P overal in gebied B lager. De bovengrond van gebied B bevat meer K, Na, Mg, en Cl, de ondergrond minder K, Na, Mg, en Cl.

4.4. Plantanalyses

De plantanalyses zijn uitgevoerd door S. Troelstra e.a. (I.O.O. Oostvoorne). De resultaten van de analyses zijn weergegeven in Tabel 7.

De samenstelling van de planten in de deelgebieden A en B is vrijwel gelijk.

Verschillen in de samenstelling van de planten uit gebied A en uit gebied B zien we aan een lager C-gehalte (som van de kationen), meer H_2PO_4^- in gebied B, minder Cl^- en meer SO_4^{2-} , en het C-A getal (verschil tussen de som van de kationen en de som van de anorganische anionen) is lager in gebied B. Het C-A/Norg is in gebied B veel lager.

4.5. Vegetatieopnamen

4.5.1. Het β Ω model

De Ω 's en de β 's, berekend uit de regressie-coëfficiënten zijn weergegeven in Tabel 8 voor gebied A en in Tabel 9 voor gebied B.

In de eerste kolom is de code voor de opnameperiode aangegeven. Bovendien is daaruit af te lezen of het om onverstoorde of verstoorde proefveldjes gaat.

De tweede kolom geeft aan welke soort in de regressie als Y-waarde is ingevoerd.

In de volgende kolommen zijn de β 's van de verschillende soorten weergegeven met daarbij de p_t -waarden (student-t toets), die bij die β hoort. Deze p_t -waarde geeft aan of de β significant bijdraagt aan de Y-waarde.

De waarde voor Ω is in de volgende kolom weergegeven.

De laatste twee kolommen geven de multipele correlatie-coëfficiënt en de significantie van de hele regressie; p_f (F toets).

Tabel 7. Resultaten van de plantanalyses.

monster- nummer	Per kg d.s. (70°C/105°C)											m.mol			
	m.e.			m.e.			m.e.			m.e.		C-A			
	totaal N	K	Na	Ca	Mg	C	H ₂ PO ₄	NO ₃	Cl	SO ₄	A	C-A	N-org.**	N-o	
Gebied A	I	1081	324	3112	880	710	5032	74	24	3354	374	3826	1206	1051	6
	II	1193	355	2900	802	716	4783	82	12	3254	485	3833	950	1171	10
	III	1146	328	2615	922	568	4438	86	4	2924	469	3483	955	1173	5
	IV	1101	300	2274	919	549	4046	84	4	2431	381	2900	1146	1093	4
	V	970	277	2127	1097	503	4008	89	5	2395	377	2866	1142	961	4
	VI	1157	252	2616	788	577	4240	88	5	2786	468	3347	893	1145	7
Gebied B	VII	1309	358	1945	593	527	3429	113	4	1883	803	2803	626	1299	6
	VIII	1374	329	2393	568	544	3841	108	5	2288	858	3259	582	1362	7
	IX	1279	319	1984	628	475	3410	100	3	1851	917	2871	539	1272	4
	X	1351	362	2870	487	583	4307	102	4	3165	772	4043	264	1342	5
	XI	1185	343	2125	652	582	3709	102	3	2139	887	3131	578	1175	7

** N-org. = totaal N- NO₃

Plantanalyses van Plantago maritima (Kwade Hoek).

Datum 15-6-1981

Monsternummer I, II, III, IV, V, en VI komen uit gebied A, monsternummer VII, VIII, IX, X, XI komen uit gebied B.

Tabel 8. De waarden van de β 's en de Ω 's in gebied A.

Gebied	Y	β - <u>Plantago</u>	β - <u>Puccinellia</u>	β - <u>Glaux</u>	Ω	r^2	p_f
A1	pl	1.63*	-0.02	-0.98	8.63	0.22	0.05
	pu	0.66*	-0.03	-0.30	-18.90	0.13	-
	gl	0.86	0.24	-2.41	- 0.67	0.12	-
A21	pl	0.23	-0.25	-0.33	19.30	0.09	-
	pu	1.03*	0.09	-0.32	7.78	0.34	0.25
	gl	5.19	1.50	0.62	13.40	0.10	-
A31	pl	5.31	1.33	-1.04	2.61	0.29	0.1
	pu	11.49*	1.11	-1.26	1.81	0.62	0.001
	gl	-0.77	-0.97	0.1	-0.02	0.33	-
A22	pl	-3.56	-0.08	0.41	1.66	0.42	-
	pu	0.59	-0.08	0.30	-4.44	0.28	-
	gl	-3.44	-1.29	1.63	1.05	0.46	-
A32	pl	-0.29	-0.09	0.58	-5.02	0.13	-
	pu	0.11	0.66	4.96*	1.27	0.58	0.025
	gl	-0.99	-0.96*	2.18	-0.13	0.68	0.1

A1 is de eerste opnameperiode in gebied A, A21 is de tweede opnameperiode, maar alleen van de onverstoorte proefveldjes.

A22 is de tweede opnameperiode van de verstoorte proefveldjes.

Y geeft aan welk soort is ingevoerd voor de gemiddelde spruitbiomassa.

pl = Plantago maritima, pu = Puccinellia maritima, gl = Glaux maritima.

* geeft aan of de β -waarde significant is.

p_f geeft aan of de regressie significant is.

r^2 is de multiële correlatie coëfficiënt.

Tabel 9. De waarden van de β 's en de Ω 's in gebied B.

Gebied	Y	β -Plantago	β -Puccinellia	β -Juncus	β -Glaux	β -Festuca	β -Agrostis	Ω	Pf	r ²	
B1	pl	- 0.042	- 0.04	0.11	- 0.57	- 0.02	0.54	- 0.02	-	0.10	
	pu	3.20*	- 0.05	-0.04	0.12	0.14	- 0.22	-12.83	-	0.36	
	Ju	- 1.43	0.23	-0.27	- 0.51	- 0.02	- 0.19	- 0.32	-	0.11	
	gl	- 8.13	-12.36*	0.29	-16.12*	3.02	-10.09	- 0.02	2.19	0.002	0.46
	fe	58.68*	3.06	-0.64	5.64	-11.16	6.75	- 0.38	- 0.38	-	0.40
B21	pl	0.33	- 0.24*	-0.22	- 0.30	- 0.15	- 0.06	3.39	-	0.20	
	pu	- 0.03	0.02	0.06	0.44	0.41	- 0.11	22.00	-	0.17	
	Ju	0.88	0.03	-0.07	- 0.73	0.44	- 0.07	- 5.29	-	0.38	
	gl	-14.22*	0.63	1.19	- 2.49	-10.41*	- 1.23	4.41	0.002	0.63	
	fe	0.46	- 0.21	-0.21*	- 0.37*	- 0.36*	-0.004	- 0.23	-	0.76	
B31	pl	1.36*	- 0.50*	-0.05	0.05	0.04	- 0.15	0.41	-	0.38	
	pu	0.41	- 0.10	-0.06	- 0.27	- 0.16	0.004	- 1.57	-	0.12	
	Ju	- 0.06	- 0.25	0.42	- 0.29	- 0.37	0.28	0.68	-	0.26	
	gl	0.40	- 0.43	0.29	- 0.34	- 0.31	1.11	0.15	-	0.28	
	fe	1.47*	0.06	-0.16	- 1.04	- 0.27	- 0.04	- 0.64	-	0.60	
B22	pl	2.82*	- 0.16	-0.07	- 0.32	- 0.33	-	1.08	-	0.66	
	pu	1.13	- 0.41	0.50	- 0.66	0.001	-	- 2.04	-	0.40	
	Ju	1.10	0.33	-0.54	- 0.62	0.28	-	- 0.57	-	0.38	
	gl	- 0.20	- 1.27*	-0.49	- 0.38	- 0.18	-	1.30	0.01	0.81	
B32	pl	0.84*	- 0.50	-0.09	- 0.29	0.15	-	0.37	-	0.78	
	pu	1.61	0.30	-1.31	3.69	- 0.27	-	0.68	-	0.31	
	Ju	0.51	- 0.08	-0.07	- 1.27	- 0.06	-	- 3.33	-	0.33	
	gl	- 7.36	- 2.03	-0.55	4.18	- 0.23	-	- 0.20	-	0.74	

B1 is de eerste opnameperiode in gebied B, B21 de tweede opnameperiode, maar alleen van de onverstoorte proefveldjes.

B22 is de tweede opnameperiode van de verstoorte proefveldjes.

Y geeft aan welke soort is ingevoerd voor de gemiddelde spruitbiomassa.

pl = Plantago maritima, pu = Puccinellia maritima, ju = Juncus gerardii, gl = Glaux maritima, fe = Festuca rubra rubra.

* geeft aan of de β -waarde significant is. pf geeft aan of de regressie significant is. r² is de multiple correlatie coefficient.

Uit Tabel 8 blijkt dat voor gebied A (A1, A21, A31), drie van de negen uitgevoerde regressies significant zijn ($p_f < 0.05$). Bij twee van de drie significante regressies is sprake van een negatieve β -waarde voor één van de soorten.

Voor de proefveldjes waarbij de Plantago uit het midden verwijderd is (A22, A32) is één van de zes uitgevoerde regressies significant, A31 met Puccinellia als Y-waarde. Uit de p_t -waarden blijkt dat alleen Glaux maritima significant bijdraagt aan deze regressie.

Uit Tabel 9 blijkt dat voor gebied B (B1, B21, B31) twee van de vijftien uitgevoerde regressies significant zijn, waarbij in alle gevallen negatieve waarden voor de verschillende β 's worden gevonden.

Voor de proefveldjes waarbij Plantago uit het midden is verwijderd (B22, B32) is één van de acht uitgevoerde regressies significant. In deze regressie zijn de β 's en Ω echter negatief.

4.5.2. Ratiodiagrammen

De grafieken van de ratiodiagrammen zijn uitgezet in Fig. 6 tot en met 13. De bijbehorende regressie-vergelijkingen zijn weergegeven in Tabel 10. Hierin staat ook aangegeven of de gevonden lijn significant afwijkt van de lijn met richtingscoëfficiënt 1.

Op dezelfde manier zijn ratiodiagrammen geconstrueerd waarbij gewerkt is met de biomassa per oppervlakte als beginsituatie, tegen de biomassa per oppervlakte in de volgende ronde als eindsituatie. De grafieken die hierbij horen zijn uitgezet in Fig. 14 tot en met 21. De regressie-vergelijkingen van deze diagrammen staan eveneens in Tabel 10.

Gebied A: In de ratiodiagram van Plantago-Puccinellia biomassa per oppervlakte (Fig. 14) wijkt de richtingscoëfficiënt van de regressielijn niet significant van één af. Bij Plantago-Puccinellia, aantal per oppervlakte (Fig. 6), ligt alleen bij de periode t_0-t_1 de regressielijn significant onder de lijn $y=x$. Dit houdt in dat Plantago in de periode van t_0 naar t_1 relatief meer scheuten vormt dan Puccinellia. Het relatief aantal meer gevormde scheuten weerspiegelt zich niet in een relatief grotere biomassa van Plantago (vergelijk Fig. 14).

Bij het ratiodiagram van Plantago-Glaux speelt t_1-t_2 eveneens een relatieve toename van Plantago-scheuten een rol, die niet weerspiegeld wordt in een relatieve biomassa-toename. Dat de regressies van Plantago-Glaux t_0-t_1 niet significant zijn is mede te wijten aan het geringe aantal punten (6) (zie Figs. 7 en 15).

Tabel 10. Regressie van de radiodiagrammen.

		1. Aantal spruiten per oppervlak (n/0)							
		t_0t_1				t_1t_2			
Gebied	Soorten	a	b	r	p	a	b	r	p
A	pl/pu	0.87	-0.05	0.83	0.002*	0.72	0.10	0.89	0.002
	pl/gl	0.37	0.27	0.69	N.S.	0.61	-0.28	0.84	0.002+
	pu/gl	0.72	0.25	0.71	N.S.+	0.72	-0.09	0.85	0.002
B	pl/pu	0.54	0.20	0.62	0.01	1.00	-0.09	0.73	0.002
	pl/ju	0.72	-0.02	0.60	0.02	0.69	0.22	0.74	0.002
	pl/gl	0.65	0.12	0.58	0.01*	0.61	-0.09	0.74	0.002
	pl/fe	0.59	0.39	0.44	N.S.	0.55	0.37	0.71	0.02
	pu/gl	0.78	-0.14	0.75	0.002	0.76	-0.18	0.75	0.002

		2. Biomassa per oppervlak (B/0)							
		t_0-t_1				t_1-t_2			
Gebied	Soorten	a	b	r	p	a	b	r	p
A	pl/pu	0.80	-0.21	0.71	0.002	0.51	-0.22	0.71	0.002
	pl/gl	0.54	0.04	0.58	N.S.	0.58	-0.25	0.84	0.002
	pu/gl	0.96	0.40	0.84	0.05+	0.70	-0.06	0.70	0.02
B	pl/pu	0.84	0.04	0.54	0.05	0.67	0.07	0.61	0.01+
	pl/ju	0.77	-0.24	0.63	0.002	0.29	0.16	0.43	0.05
	pl/gl	0.75	0.17	0.65	0.002	0.85	-0.15	0.66	0.01
	pl/fe	1.09	0.15	0.62	N.S.	0.56	0.50	0.75	0.01*
	pu/gl	0.79	0.11	0.78	0.002	0.63	-0.18	0.58	0.05+

pl = Plantago maritima, pu = Puccinellia maritima, gl = Glaux maritima,
 ju = Juncus gerardii, fe = Festuca rubra rubra.

t_0-t_1 : opnameperiode één is de beginstadia, opnameperiode twee is de eindsituatie.

t_0-t_2 : opnameperiode twee is de beginsituatie, opname drie is de eindsituatie.

a en b zijn de richtingscoëfficiënt en het intercept met de y-as van de lijn $y=ax+b$.

r is de correlatie coëfficiënt die bij deze lijn hoort, en p geeft aan of de lijn significant is.

* geeft aan of de gevonden lijn significant afwijkt van de lijn $y=x$

+ geeft aan of de punten van de gevonden lijn significant boven de lijn $y=x$ liggen, dan wel onder de lijn $y=x$. (Wilcoxon).

N.S. betekent niet significant.

Hetzelfde geldt voor de ratiodiagrammen van Puccinellia-Glaux, t_0-t_1 (zie Fig. 16). Glaux heeft voor de biomassa per oppervlakte een relatieve toename van de biomassa ten opzichte van Puccinellia. Door de punten van het diagram Puccinellia-Glaux, t_0-t_1 (Fig. 8). voor het aantal per oppervlakte mag geen lijn worden getrokken, wel liggen alle punten significant boven de lijn $y=x$.

Voor het diagram Puccinellia-Glaux, t_1-t_2 (Figs. 8 en 16) bestaat er voor zowel de biomassa per oppervlakte en het aantal per oppervlakte geen afwijking van de lijn $y=x$.

Gebied B: Voor het diagram Plantago-Puccinellia t_1-t_2 voor de biomassa per oppervlakte (Fig. 17) neemt de biomassa van Puccinellia relatief toe, terwijl het aantal scheuten niet toeneemt (zie Fig. 9).

Voor het eerst is er bij Plantago-Puccinellia t_0-t_1 voor het aantal per oppervlakte sprake van een regressielijn waarbij de richtingscoëfficiënt significant afwijkt van één. Dit betekent dat bij een klein verhoudingsgetal van Puccinellia/Plantago, Puccinellia relatief meer toeneemt, terwijl bij een hoog verhoudingsgetal van Puccinellia/Plantago, Plantago relatief meer toeneemt. Dit is echter niet terug te vinden in de diagrammen van de biomassa per oppervlakte.

Bij Plantago-Juncus (Figs. 11 en 19) is het omgekeerde het geval. Bij de biomassa per oppervlakte t_1-t_2 geeft het ratiodiagram een kruisende lijn te zien met de lijn $y=x$, terwijl dit bij het aantal per oppervlakte niet het geval is.

Ook Plantago-Glaux en Plantago-Festuca, aantal per oppervlakte (Figs. 10 en 12) geven kruisende regressielijnen met de lijn $y=x$. Deze zijn niet terug te vinden in de biomassa per oppervlakte (Figs. 19 en 20).

Puccinellia-Glaux, biomassa per oppervlakte t_1-t_2 (Fig. 13) laat zien dat Puccinellia relatief toeneemt ten opzichte van Glaux. Deze relatieve toename is vooral te wijten aan het afsterven van Glaux.

5. DISCUSSIE

5.1. Vegetatie

Over het algemeen hebben de grassoorten niet gebloeid. Oorzaken waarom geen bloei optreedt zijn niet aan te geven. Wel hebben alle grassoorten een sterke vegetatieve vermeerdering.

Bij Aster tripolium lijkt de begrazing de bloei te verhinderen. A. tripolium planten in het onbegraste gebied worden vrij groot en komen in bloei. In het begraste deel daarentegen worden ze kort gehouden door vraat en treedt geen bloei op.

5.2. Beworteling

In gebied A wortelt Plantago het diepst, daarna Puccinellia. De wortels van Plantago hebben een groter reservoir om voedsel uit te putten. Dit duidt op nichedifferentiatie tussen Plantago en de andere soorten. Dit zelfde geldt voor Puccinellia ten opzichte van Glaux en Aster.

In gebied B wortelt Juncus het diepst. De bewortelingsdiepten van de andere soorten vertonen geen grote verschillen. Er kan sprake zijn van nichedifferentiatie.

De verschillen in bewortelingsdiepten tussen gebied A en gebied B worden voornamelijk veroorzaakt door de bodemgesteldheid.

In gebied A bestaat de bodem helemaal uit klei, terwijl in gebied B een afwisseling te zien is tussen klei en zand. Een aantal bewortelingsdiepten die in gebied B gevonden worden lijken met deze overgangen samen te hangen. Dit kan verband houden met de voedselrijkdom van de kleilaag. De zandlaag is veel armer, de wortels dringen hier niet in door (zie ook de bodemgegevens).

De bewortelingspatronen in beide gebieden sluiten nichedifferentiatie niet uit (Tabelen 3 en 4). Voor Plantago in gebied A en Juncus in gebied B hebben de mogelijkheid voedingsstoffen uit een andere bodemlaag te halen.

5.3. Bodemsamenstelling

De actuele gehalten aan ammonium en nitraat: (Tabel 5). Belangrijk is dat deze bepaling een momentopname is. De cijfers geven een idee van de ruimtelijke variatie. Voor NH_4^+ is deze variatie van minder belang omdat NH_4^+ uit een vrije en een uitwisselbare fractie bestaat (de variatie wordt hier pas interessant als het om verschillen van 40 gaat (mondelijke mededeling S. Troelstra)).

Het gehalte NO_3^- is aan veranderingen onderhevig door de veranderingen in de activiteit van micro-organismen en verschillen in zoutconcentratie. Daarom is er geen duidelijke conclusie te trekken. Er is sprake van een lage gemiddelde waarde.

Deze metingen zijn in juni uitgevoerd. De nitrificatie en de opname van de plant zijn beide op gang. De plant zit in het groeiseizoen, en heeft daarom een grote opname. Het resultaat hiervan is dat er weinig in de bodem achterblijft.

Het organische stof %: De normale gang van zaken bij de bodemvorming is dat de bodemvormende processen beginnen op $t=0$. Er is sprake van een ontwikkeling van organische stof in de bovengrond die naar onder toe afneemt.

In gebied A zien we het omgekeerde. De ondergrond heeft een hoger organisch stof % dan de bovengrond. Dit is vooral duidelijk op twee monsterplaatsen (V en VI). Een oorzaak hiervan zou de regelmatige opslibbing kunnen zijn die in dat gebied plaats vindt.

In gebied B is in de bovengrond het organische stof % het hoogst. Dit zou kunnen wijzen op een stabiele situatie. Gebied B wordt minder vaak overspoeld.

De ondergrond in gebied B bestaat uit zand. De lage organische stof % zijn begrijpelijk, want organische stof spoelt makkelijk uit het zand.

De ondiepe beworteling in gebied B kan naast de afwisseling klei/zand (zie beworteling), ook veroorzaakt worden door het hoge organische stof % in de bovengrond.

Het totaal N: Het totaal N is meestal drie tot drie en een half procent van het organische stof %. Hoe meer organische stof er aanwezig is, hoe beter de stikstofvoorziening is. (Dit is duidelijk te zien in Tabel 6).

Het totaal P: Fosfaat bestaat uit een anorganische en een organische fractie. Het fosfaatgehalte is gelijkmatiger verdeeld dan het totaal N. De verschillen die optreden zijn toe te schrijven aan verschillen in de organische fractie. Hoe meer organische stof, hoe meer organisch fosfaat. Dit is de oorzaak van de verschillen binnen gebied A.

Fosfaat in klei is voornamelijk gebonden in de vorm van organisch fosfaat en in de vorm van CaPO_4 . Het verschil in fosfaatgehalte tussen de onderlaag van gebied A en gebied B berust op textuurverschillen. De ondergrond in gebied B bestaat uit zand en heeft daarom een lagere fractie gebonden fosfaat.

Kaliumgehalte: Het kaliumgehalte in de onderlaag van gebied B is erg laag ten opzichte van gebied A. Dit is een gevolg van de textuurverschillen tussen gebied A en gebied B. Zand heeft altijd een lager gehalte aan kalium dan klei. Klei is opgebouwd uit kleimineralen en die bevatten veel kaliumionen.

De afwijking van de twee monsterplaatsen V en VI in gebied A van de rest van het gebied wordt beïnvloed door mechanische verstoringen. De gebieden V en VI vormen een strook van \pm vier meter breed langs de slenk die gebied A begrenst (zie Figs. 1,3). Als de slenk overstroomt bezinken in deze strook de zwaarste meegevoerde deeltjes.

De verschillen tussen gebied A en gebied B zijn grotendeels terug te voeren op textuurverschillen tussen de twee gebieden. Gebied A heeft een bodem die helemaal uit klei bestaat, terwijl gebied B een bovenlaag van \pm 10 cm klei heeft met daaronder zandbanken, af en toe afgewisseld door kleine laagjes klei.

In gebied A liggen de waarden van de analyses in dezelfde orde van grootte. Voor wat betreft de bodemsamenstelling is gebied A homogeen (op grote schaal). Voor gebied B geldt hetzelfde. Ook gebied B is homogeen voor wat betreft de bodemsamenstelling. De verschillen tussen gebied A en B berusten voornamelijk op textuurverschillen.

5.4. Plantanalyses

Chloride en Natrium: In gebied A is het gehalte aan chloride en natrium hoger dan in gebied B. Gebied A heeft een hogere productie aan ionen, en een hogere opbrengst. Dit verschil tussen gebied A en gebied B is toe te schrijven aan een grote overstromingsfrequentie in gebied A.

Sulfaat: In gebied B is het chlorideaanbod laag, daarom wordt er meer sulfaat opgenomen. De plant maakt een andere ionenbalans door een tekort aan één bepaald ion. In dit geval is er sprake van een overstap naar SO_4^{2-} door een tekort aan Cl^- .

C-A getal: (organische anionen). In een natuurlijke vegetatie wordt al het aanwezige NO_3^- opgenomen. Soortgelijke gehalten in de plant wil niet zeggen dat het aanbod aan NO_3^- gelijk is. In gebied A is de nitraatvoorziening iets hoger. Dit blijkt uit de C-A getallen. Het C-A getal wordt groter bij een groter NO_3^- aanbod.

C-A/N org.: Bij de nitraatreductie worden electronen van NO_3^- overgedragen op organische zuren. ($NO_3^- - OH^- - COOH^-$: vorming van organische zuren). Het NO_3^- gehalte komt overeen met het C-A getal, dus C-A/N org. = 1.

Als er een bepaalde hoeveelheid NH_4^+ aanwezig is gebeurt er wat anders. Per gebruikt molecuul NH_4^+ wordt geen organisch zuur gevormd. Het C-A getal wordt daardoor kleiner, terwijl N org. even groot blijft. Het gevolg is dat C-A/N org. < 1.

Wanneer C-A/N org. < 0.5 is het heel aannemelijk om te veronderstellen dat een deel van de stikstofbron NH_4^+ is. De plant heeft geen voorkeur voor NO_3^- of NH_4^+ . Het C-A/N org. geeft het aanbod van het milieu weer, voor wat betreft het organisch stikstof. Planten functioneren het best op gemengde voeding (mondæ meded. S. Troelstra).

Binnen gebied A en binnen gebied B hebben alle Plantago's gemiddeld dezelfde samenstelling. De planten in gebied B hebben meer SO_4^{2-} in plaats van Na^+ en Cl^- .

Het C-A/N org. ligt in gebied B gemiddeld beneden 0.5. Dit wijst erop dat NH_4^+ gedeeltelijk als N-bron wordt gebruikt in plaats van NO_3^- .

5.4.1. Relaties bodem-plant

In gebied A is een hoger aanbod CaCO_3 dan in gebied B. In de plantanalyses zien we hier een kleine afspiegeling van.

De bodemverschillen van bemonsteringsgebied V en VI van gebied A komen niet tot uitdrukking in de plantanalyses. De productie van Plantago wordt dus niet door deze bodemverschillen beïnvloed.

5.5.1. Het β Ω model

Uit Tabel 8 en 9 blijkt dat bij significante regressies de waarden voor de β 's en/of Ω negatief zijn. In de theorie van De Wit (1960) zijn de β en de Ω positief gedefinieerd. Bovendien is een groot deel van de regressies niet significant.

Om het β - Ω model te mogen gebruiken, moet aan een aantal voorwaarden worden voldaan.

1. De gegevens moeten verzameld zijn in een homogeen gebied.
2. Er moet concurrentie zijn om precies dezelfde ruimte.

ad 1: Uit de bodemonsters blijkt dat het gebied op grote schaal homogeen is (in meters). In hoeverre dit op gaat op een kleinere schaal (in centimeters), is niet duidelijk. Er zouden op kleine schaal bodemvruchtbaarheids-verschillen kunnen zijn. In het veld zijn deze verschillen in de bodem zichtbaar aan de vegetatie, op plaatsen waar koeien hebben geurineerd. Waarschijnlijk hebben ook konijnen-uitwerpselen een invloed op de vruchtbaarheid van de bodem.

ad 2: Uit de resultaten van de bewortelingsprofielen wordt duidelijk dat er grote verschillen in de bewortelingsdiepte zijn. Deze verschillen suggereren niche-differentiatie, en dus concurrentie om niet precies dezelfde ruimte. Een andere vorm van niche-differentiatie die optreedt is het na elkaar verschijnen van de verschillende soorten.

Het is niet duidelijk of aan deze twee voorwaarden voldaan is. Het lijkt erop dat dit niet het geval is. Dit zou een reden kunnen zijn voor het feit dat er zo weinig significante regressies zijn. Als niet aan de twee voorwaarden van het model wordt voldaan gaat het model niet op. Dit geldt zowel in gebied A als in gebied B, voor alle proefveldjes, de onverstoorde en de verstoorde.

Omdat er geen positieve waarden voor alle β 's en de Ω van een significante regressie gevonden zijn, kunnen er geen vervangingsdiagrammen geconstrueerd worden. Ook de verdringingsfactor k kan niet bepaald worden.

Er zijn nog een aantal andere factoren, waardoor het model niet of minder geschikt is.

Verschil in beginsituatie: Doordat er gewerkt wordt met een meerjarige vegetatie zijn er aan het begin van het seizoen al verschillen tussen de soorten. De ene soort komt eerder boven de grond dan de andere soort, de hoeveelheid reservevoedsel die een soort heeft opgeslagen kan verschillen. Dergelijke verschillen kunnen de resultaten sterk beïnvloeden.

Proeven met vervangingsdiagrammen laten zien dat soort a verliest van soort b als zijn startgewicht laag is, maar dat soort a wint van soort b als zijn startgewicht hoog is (mond. meded. Prof. Brouwer, R.U.U.).

Verspreiding van de spruiten: De spruiten zijn niet "at random" verdeeld over het oppervlak. Door zijrozetvorming en uitlopers is er meer sprake van clustervorming.

Biomassa verschil tussen de soorten: Doordat de biomassa van bijvoorbeeld een Plantago-rozet tien tot twintig keer zo groot is als de biomassa van een Puccinellia-scheut, is het vergelijken van deze twee soorten erg moeilijk. De invloed die één Puccinellia-scheut uitoefent op de biomassa van een Plantago-rozet valt zeer waarschijnlijk al binnen de variatie in biomassa van een Plantago-rozet.

De afstand waarover beïnvloeding plaats kan vinden: De mogelijkheid dat beïnvloeding van soorten plaats vindt over een grotere afstand dan het proefveldje is niet onwaarschijnlijk. De proefveldjes zijn erg klein (10 cm²), terwijl de meeste scheuten een wortelstelsel hebben dat groter is.

Begrazing: De proefveldjes liggen in het begraasde gedeelte van de kwelder. De begrazing vindt onregelmatig en specifiek plaats. Het als Y-waarde ingevoerde gemiddelde spruitgewicht van een soort vertoont hierdoor veel variatie.

Spruit als eenheid: Als eenheid om mee te rekenen is de spruit gebruikt, en niet de hele plant. Dit levert problemen bij het interpreteren van de uitkomsten. Er worden nieuwe spruiten gevormd tijdens het groeiseizoen (Spitters 1980). Eventuele invloed van planten op elkaar wordt met name bij granen grotendeels afgelezen aan het aantal spruiten per plant, maar niet aan het gewicht van de afzonderlijke spruiten.

Te hoge dichtheid: Het β - Ω model veronderstelt dat bij oneindige dichtheid de biomassa de waarde bereikt. In de praktijk loopt de biomassa per oppervlakte-eenheid bij hoge dichtheden terug. Aangezien de dichtheid van spruiten in het veld erg hoog is (\pm 2 spruiten per cm²), is het mogelijk dat dit probleem een rol gaat spelen.

Aantal proefveldjes: Doordat er een grote spreiding zit in de verzamelde gegevens, is het aantal proefveldjes dat is opgenomen waarschijnlijk nog te klein. Dit is één van de redenen waarom er zo weinig significante regressies zijn gevonden.

Uit het onderzoek blijkt dat het niet mogelijk is om onze gegevens te verwerken met het β - Ω model. Dit komt waarschijnlijk enerzijds doordat niet aan de gestelde voorwaarden wordt voldaan, en anderzijds doordat de proefveldjes ($\pm 10 \text{ cm}^2$) te klein zijn.

5.5.2. Ratiodiagrammen

Gebied A: De relatieve toename van het aantal Plantago spruiten per oppervlak ten opzichte van Puccinellia, t_0 - t_1 (Fig. 6) kan verklaard worden door de gevolgen van betreding en begrazing. Door betreding en begrazing treedt zijrozet-vorming op bij Plantago maritima (Jongeneel 1981; Blom 1976). Als de centraal staande Plantago zijrozetten krijgt, komen deze automatisch in de proefveldjes. In de beginfase hebben de zijrozetten slechts een geringe biomassa, zodat meteen verklaard wordt waarom de biomassa per oppervlak niet toeneemt van t_0 - t_1 .

De relatieve toename van het aantal Plantago-scheuten ten opzichte van Glaux, t_1 - t_2 is in werkelijkheid een afname van het aantal Glaux-scheuten. De Glaux sterfte kan een gevolg zijn van de naderende winter, waardoor de temperatuur gemiddeld afneemt en de overstromingsfrequentie toeneemt. Er is dus meer sprake van een seizoensverandering, dan van verdringing van de ene soort door de andere soort. Opvallend is echter dat dit niet terug te vinden is in de biomassa per oppervlak. Begrazing zou hier de oorzaak van kunnen zijn.

Bij Puccinellia-Glaux, t_0 - t_1 , is er een toename van Glaux ten opzichte van Puccinellia, zowel in de biomassa per oppervlak als in het aantal spruiten per oppervlak. In het veld was dit waarneembaar als het verschijnen van veel nieuwe scheuten en een toename van de biomassa van de al aanwezige soorten.

Over het algemeen kan gezegd worden dat Plantago maritima in juni door vorming van zijrozetten in aantal toeneemt. Glaux maritima neemt in de maanden juli en augustus toe en eind september weer af ten opzichte van de andere soorten. Een toename van het aantal spruiten per oppervlak correspondeert niet altijd met een toename van de biomassa per oppervlak.

De proefveldjes waarbij de Plantago uit het midden verwijderd is hebben geen van allen een ratiodiagram met een significante regressie.

Gebied B: In gebied B is geen eenduidige lijn te ontdekken voor wat betreft de ratiogrammen. Dit geldt voor de onverstoorde proefveldjes. Bij de verstoorde proefveldjes is net als in gebied A geen significante regressie gevonden.

Een duidelijk beeld komt niet naar voren uit de ratiodiagrammen. Dit is waarschijnlijk een gevolg van de manier van berekenen van de diagrammen. In een ratiodiagram worden twee soorten tegen elkaar uitgezet. Meestal komen er in één proefveldje meer dan twee soorten voor. Deze soorten worden op dat moment als niet ter zake doende beschouwd. Dit is een grote vereenvoudiging van de situatie (Mack et al. 1977). In gebied A blijft er op deze manier meestal één soort buiten beschouwing, in gebied B zijn dit vaak drie soorten. De waarde van de ratiodiagrammen vermindert hier sterk door.

Het is misschien een verbetering om één soort uit een proefveldje uit te zetten tegen de rest van de soorten uit dat proefveldje. Er worden dan geen soorten buiten beschouwing gelaten. Dergelijke ratiodiagrammen zouden in combinatie met de door ons berekende diagrammen geïnterpreteerd moeten worden, om de soorten afzonderlijk ook te belichten.

Opvallend is de geringe correlatie tussen de resultaten van de biomassa per oppervlakte en van het aantal scheuten per oppervlakte. Dit zou het gevolg kunnen zijn van een andere vereenvoudiging die we hebben toegepast. Als er over biomassa per oppervlakte gepraat wordt, gaat het om de bovengrondse biomassa, de biomassa van de spruiten. De ondergrondse wortelbiomassa is dus buiten beschouwing gelaten.

Dat de ondergrondse biomassa een belangrijk deel van de biomassa uitmaakt blijkt uit de bewortelingsprofielen. Opslag van suikers en zetmeel in de wortels van overblijvende planten is geen ongewoon verschijnsel. In het voorjaar kunnen dan snel veel spruiten verschijnen, die op hun beurt weer reserve voedsel opslaan in de wortels. De verdeling bovengrondse/ondergrondse biomassa is voor de verschillende soorten niet gelijk. Wanneer je uitspraken wilt doen over de invloed van twee soorten op elkaar zul je naar de hele plant moeten kijken, zowel de boven- als de ondergrondse delen.

Een tweede factor die de discrepantie tussen de biomassa per oppervlak en het aantal spruiten per oppervlak mogelijk maakt is de begrazing. Door de regelmatige begrazing zijn de gegevens van de biomassa nogal variabel.

De ratiodiagrammen geven geen duidelijke lijn te zien. De verschillen die worden gevonden tussen verschillende soorten kunnen ook vaak verklaard worden door seizoensfluctuaties.

5.6. Algemene discussie

De gebruikte methode, voor de opnamen van de proefveldjes is gekozen om de individuen van één proefveldje in de tijd te kunnen vervolgen. Om deze reden kan een proefveldje niet erg groot zijn. In de praktijk blijkt echter dat het individueel vervolgen van de spruiten in de proefveldjes alleen mogelijk is voor rozetplanten en eigenlijk niet voor de grassoorten. Het argument voor de kleine proefveldjes vervalst hiermee grotendeels.

Een nadeel van kleine proefveldjes is bovendien dat de invloed van de omgeving buiten het proefveldje relatief groot is. Er treedt hierdoor nogal wat spreiding op in de verzamelde gegevens.

Grotere proefveldjes zijn niet te vervolgen in de tijd, omdat dat te bewerkelijk is. Een groter proefveldje zou dus geogst moeten worden. Het voordeel hiervan is dat er een reële biomassa waarde wordt bepaald, terwijl bij de proefveldjes die in de tijd vervolgd worden de biomassa met een aantal parameters geschat wordt. Hierdoor treedt ook weer spreiding op in de gegevens. Een andere factor die voor veel spreiding in de gegevens zorgt is begrazing. De biomassa gegevens worden daar sterk door beïnvloed.

De gemiddelde biomassa's van de verschillende soorten, en de ruimten die deze soorten innemen verschillen behoorlijk. Dit maakt het vergelijken van de verschillende soorten moeilijker en levert bovendien onnauwkeurigheden op.

Als er meerdere soorten zijn, zijn er meer interactiemogelijkheden. Dit is vooral in gebied B het geval. Niet alle soorten komen in alle proefveldjes voor. Sommige soorten komen in zo weinig proefveldjes voor, dat er niets over eventuele interacties gezegd kan worden.

Hoe meer soorten in een opnamegebied voorkomen, hoe meer proefveldjes er opgenomen moeten worden om betrouwbare uitspraken te kunnen doen.

6. CONCLUSIES

Verschillen tussen gebied A en gebied B in bodemsamenstelling berusten voornamelijk op textuurverschillen. Gebied A heeft een klei-bodem en gebied B een bodem van klei, afgewisseld met zand. Op grote schaal is gebied B qua bodemsamenstelling homogeen. Gebied A bevat twee afwijkende deelgebiedjes, maar is verder ook homogeen.

De verschillen in bewortelingsdiepten en structuur, tussen gebied A en gebied B houden ten dele verband met de textuurverschillen tussen de twee gebieden.

Binnen gebied A en gebied B lijkt sprake te zijn van nichedifferentiatie. Omdat er waarschijnlijk sprake is van nichedifferentiatie is het β - Ω model niet bruikbaar in deze veldsituatie. De resultaten van het β - Ω model, het optreden van negatieve β 's, wijzen op vruchtbaarheidsverschillen tussen de proefveldjes, dat wil zeggen op inhomogeniteit van het gebied.

De ratiodiagrammen geven beïnvloeding te zien. Hoe deze beïnvloeding geïnterpreteerd moet worden blijft onduidelijk. Het is moeilijk om de seizoensfluctuaties en de onderlinge interacties van soorten te scheiden. Met deze gegevens is niet aan te tonen of een soort afneemt in aantal of gewicht, ten gevolge van nadelige beïnvloeding door een buursoort, dan wel door zijn seizoensritme.

Vraagstelling: Heeft Plantago maritima invloed op een aantal kenmerken van zijn buurplanten, en hebben de buurplanten invloed op individuen van Plantago maritima, binnen één seizoen? Is deze beïnvloeding in verschillende vegetatietypen verschillend?

In gebied A neemt Plantago maritima in juni toe, door zijrozetvorming. Glaux maritima neemt in juli/augustus toe, en in september weer af, ten opzichte van de andere soorten. Deze toe- en afnames kunnen echter ook verklaard worden door seizoensinvloeden.

In gebied B is geen éénduidige lijn te ontdekken voor wat betreft de ratiodiagrammen.

Verschillen tussen de verschillende vegetatietypen kunnen daarom moeilijk worden aangegeven..

Voortzetting van het onderzoek lijkt alleen zinvol als er met weinig soorten gewerkt wordt (maximaal vier). De soorten moeten een gelijkwaardige biomassa hebben en overeenkomen in de ruimte die zij innemen, zodat ze op deze punten vergelijkbaar zijn.

Het werken met grotere proefveldjes verdient aanbeveling omdat de spreiding in de gegevens dan afneemt. Bovendien zal er geoogst worden om de spreiding in de gegevens nog verder te beperken.

Begrazing is een versturende factor zodra er met de biomassa als maat voor beïnvloeding gewerkt wordt. Daarom is het beter de proefveldjes in een onbegrasd gebied te kiezen.

In hoeverre seizoensfluctuaties een rol spelen kan alleen aangetoond worden als er over meerdere seizoenen wordt gekeken.

7. LITERATUUR

- Berendse, F. 1981 - Competition and equilibrium in grasslandcommunities. Proefschrift, Wageningen.
- Blom, C.W.P.M. 1979 - Effects of trampling and soil compaction on the occurrence of some Plantago species in coastal sanddunes. Proefschrift, Nijmegen.
- Braakhekke, W. 1980 - On coexistence: a causal approach to diversity and stability of grassland vegetation. Proefschrift, Wageningen.
- Fowler, N. 1981 - Competition and coexistence in a North Carolina grassland II J. Ecol. 69: 843-854.
- Heukels, H. en S.J. van Ooststroom, 1977 - Flora van Nederland. Groningen, Wolters & Noordhoff..
- Joanknecht, N. en J. Meuleman, 1981 - Vegetatiekartering van een gedeelte van de Kwade Hoek op Goeree, een vergelijking tussen de vegetatiesamenstelling voor en na de afsluiting van het Haringvliet in 1970. Doctoraal verslag Delta Instituut voor Hydrobiologisch onderzoek, Yerseke.
- Jongeneel, H.A.M. 1981 - Oecologisch onderzoek aan Plantago maritima. Verslag I.O.O. nr. 28.
- Landwehr, J. 1976 - Atlas van de Nederlandse grassen. Zutphen, Thieme.
- Lefebvre, C. en E. Simon, 1979 - Plantspacing in open communities from old zinc-lead mine wastes. Oecol. Plant. 14(4): 461-473.
- Mack, R.N. en J.L. Harper, 1977 - Interference in dune annuals: Spatial pattern and neighbourhood effects. J. Ecol. 65: 345-363.
- Noë, R. en C.W.P.M. Blom, 1981 - Occurrence of three Plantago species in coastal dune grasslands in relation to pore volume and organic matter content of the soil. J. Ecol. 19: 177-182.
- Pielou, E.C. 1960 - The use of plant-to-neighbour distance for the detection of competition. J. Ecol. 50: 357-367.
- Schuurman, J.J. en M.A.J. Goedewagen, 1965 - Methods for the examination of voetsystems and roots. Wageningen, Centre Agric. Publ. and Doc.
- Southwood, T.R.E. 1976 - Ecological methods with particular reference to the study of insect population. London, Chapman and Hall.
- Spitters, C.J.T. 1979 - Competition and its consequences for selection in barley breeding. Wageningen, Pudoc.
- Spitters, C.J.T. 1982 - An alternative approach in the analysis of mixed cropping experiments. 1. Estimation of competition effects. Neth. J. Agric. Science. (in press).
- Wit, C.T. de, 1960 - On competition. Versl. Landb. Onderz. 66.8.

Figuren 6 t/m 21. Ratiodiagrammen

Logaritme van de verhoudingen van de soorten wat betreft aantallen en biomassa op verschillende tijdstippen tegen elkaar uitgezet.

n/o : aantal scheuten per opp.

B/o : biomassa per opp.

t₀ : tijdstip 1 (monsterperiode 1)

t₁ : tijdstip 2 (monsterperiode 2)

t₂ : tijdstip 3 (monsterperiode 3)

Plantago : Plantago maritima

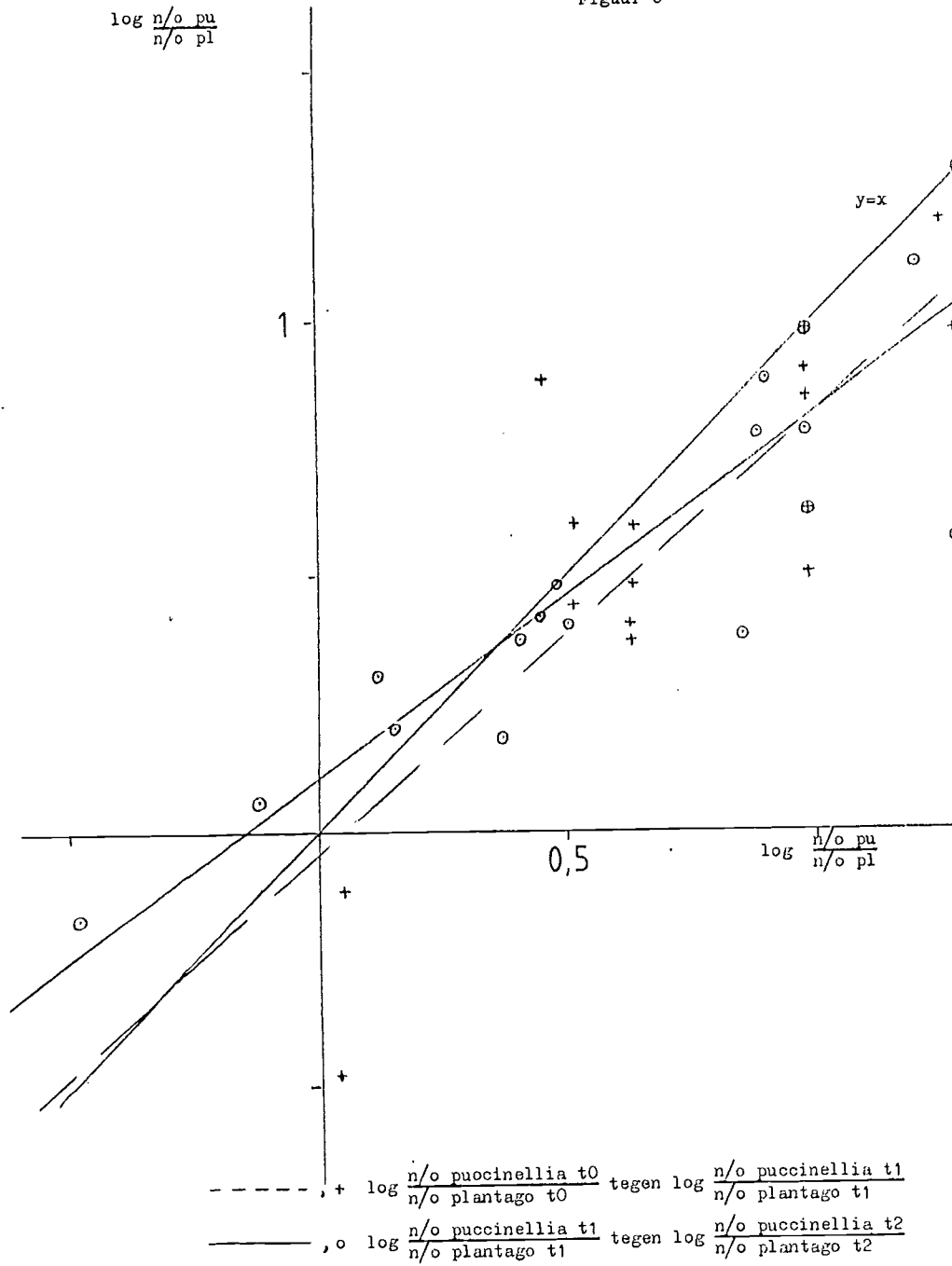
Glaux : Glaux maritima

Puccinellia: Puccinellia maritima

Juncus : Juncus gerardii

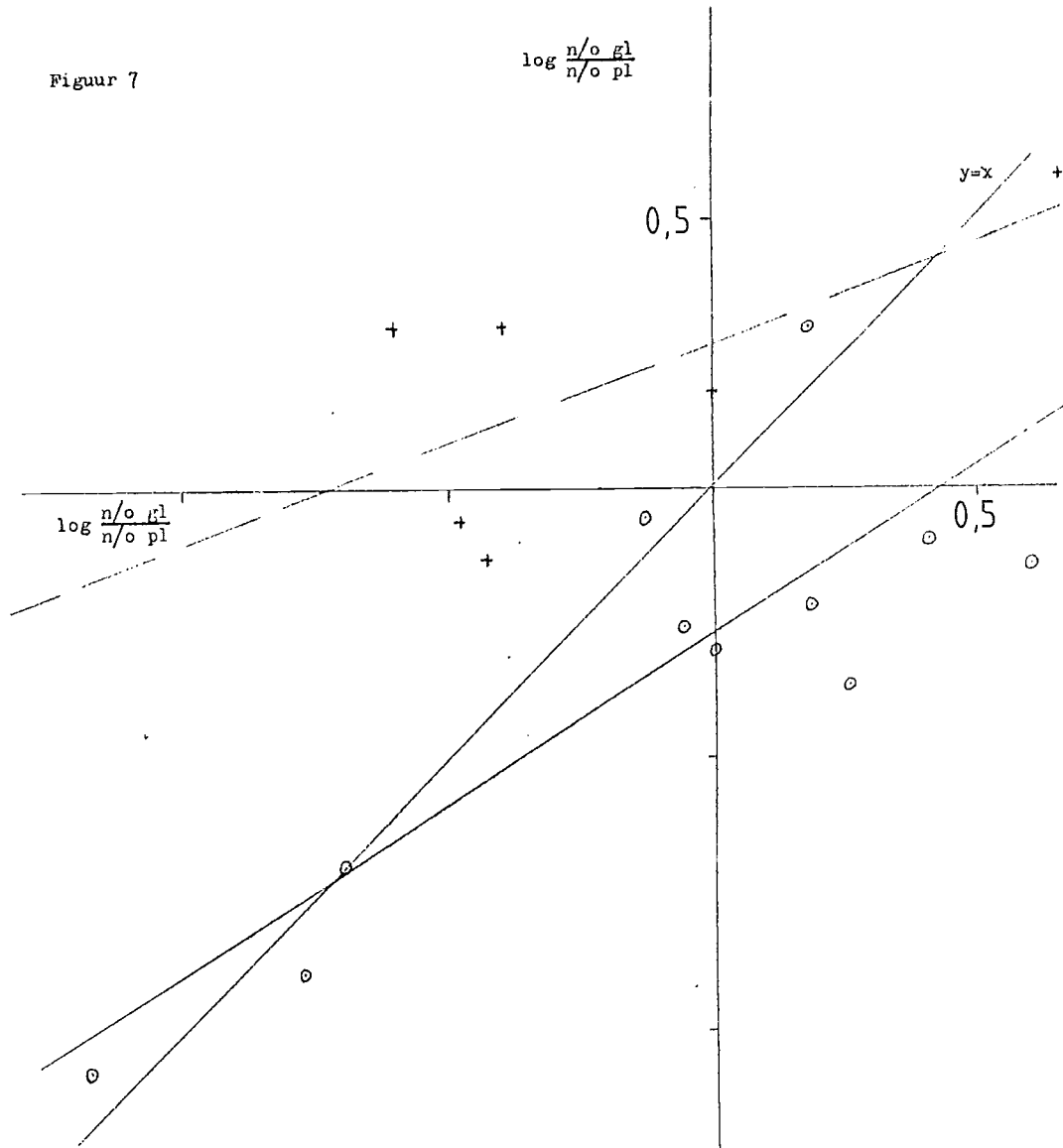
Festuca : Festuca rubra

Figur 6



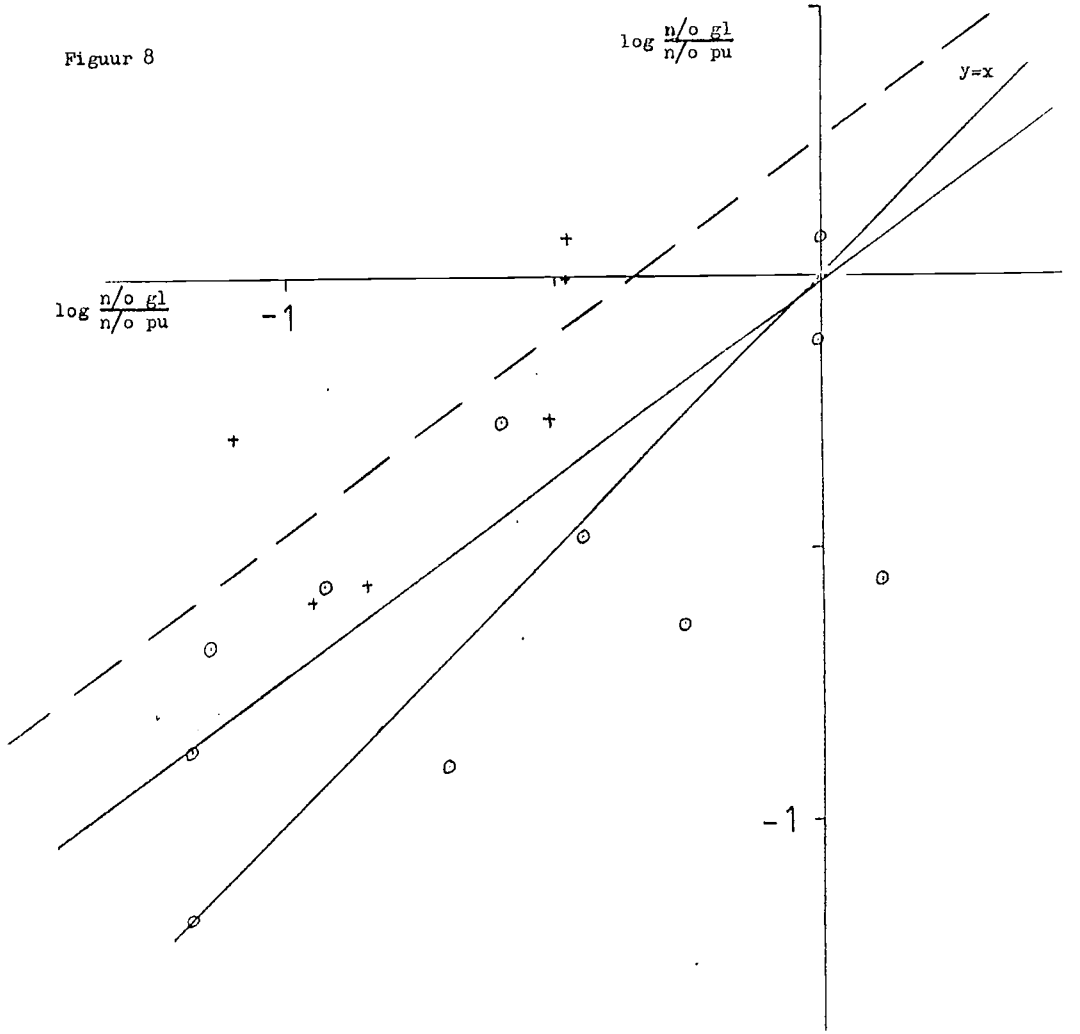
Figuur 7

$\log \frac{n/o \text{ gl}}{n/o \text{ pl}}$



---, + $\log \frac{n/o \text{ glaux t0}}{n/o \text{ plantago t0}}$ tegen $\log \frac{n/o \text{ glaux t1}}{n/o \text{ plantago t1}}$
—, o $\log \frac{n/o \text{ glaux t1}}{n/o \text{ plantago t1}}$ tegen $\log \frac{n/o \text{ glaux t2}}{n/o \text{ plantago t2}}$

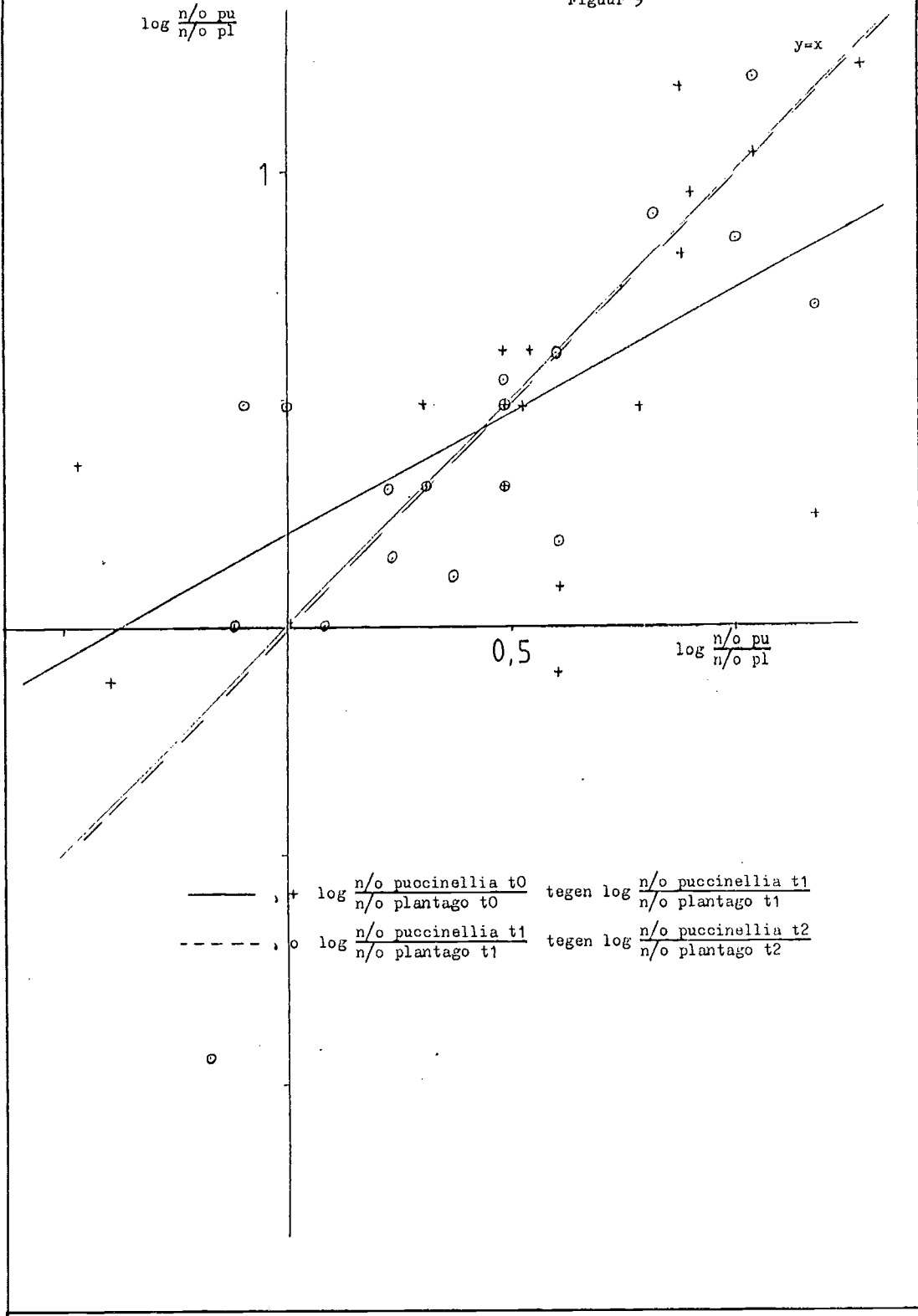
Figuur 8



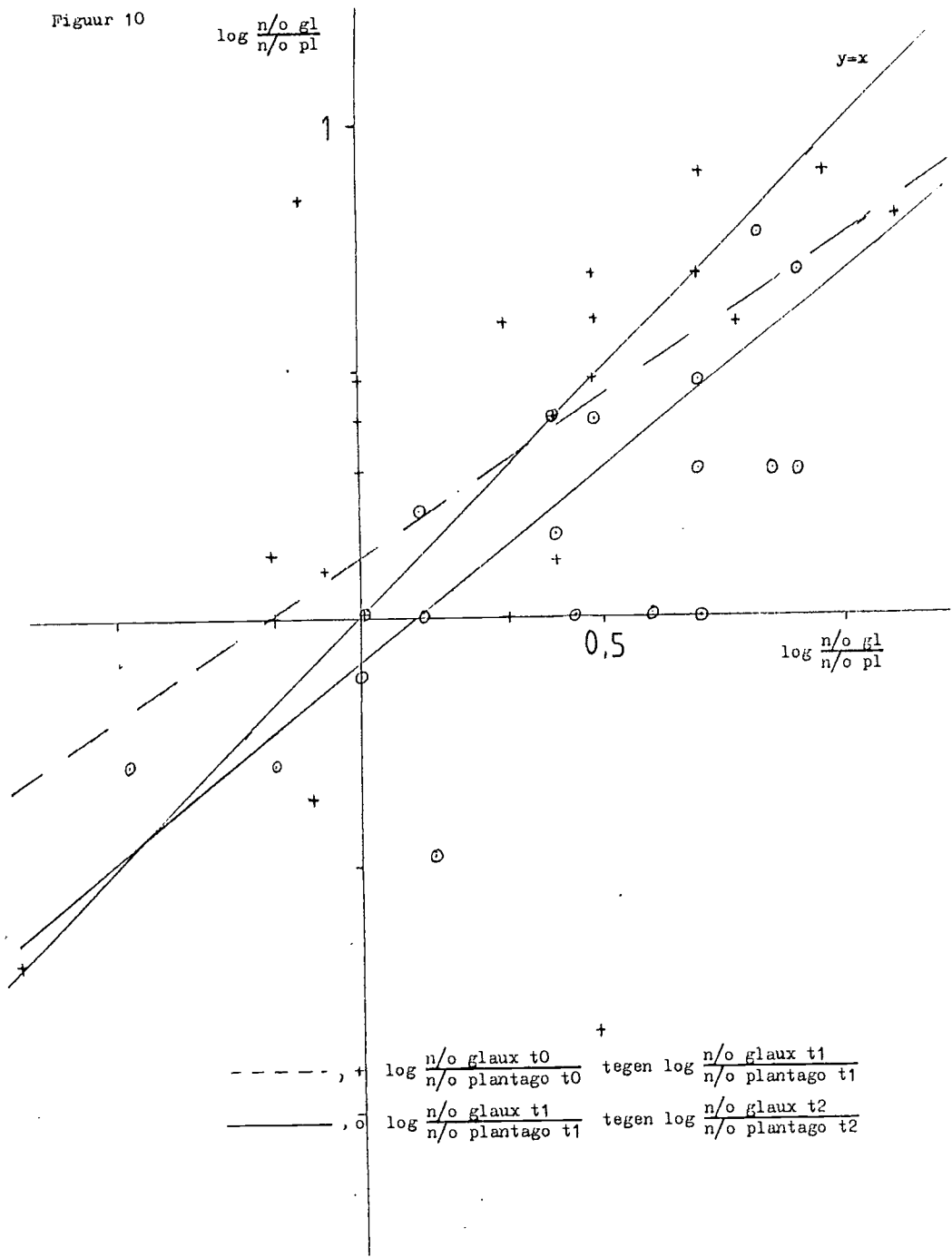
----,+ $\log \frac{n/o\ glaux\ t0}{n/o\ puccinellia\ t0}$ tegen $\log \frac{n/o\ glaux\ t1}{n/o\ puccinellia\ t1}$
 —,o $\log \frac{n/o\ glaux\ t1}{n/o\ puccinellia\ t1}$ tegen $\log \frac{n/o\ glaux\ t2}{n/o\ puccinellia\ t2}$

Figuur 9

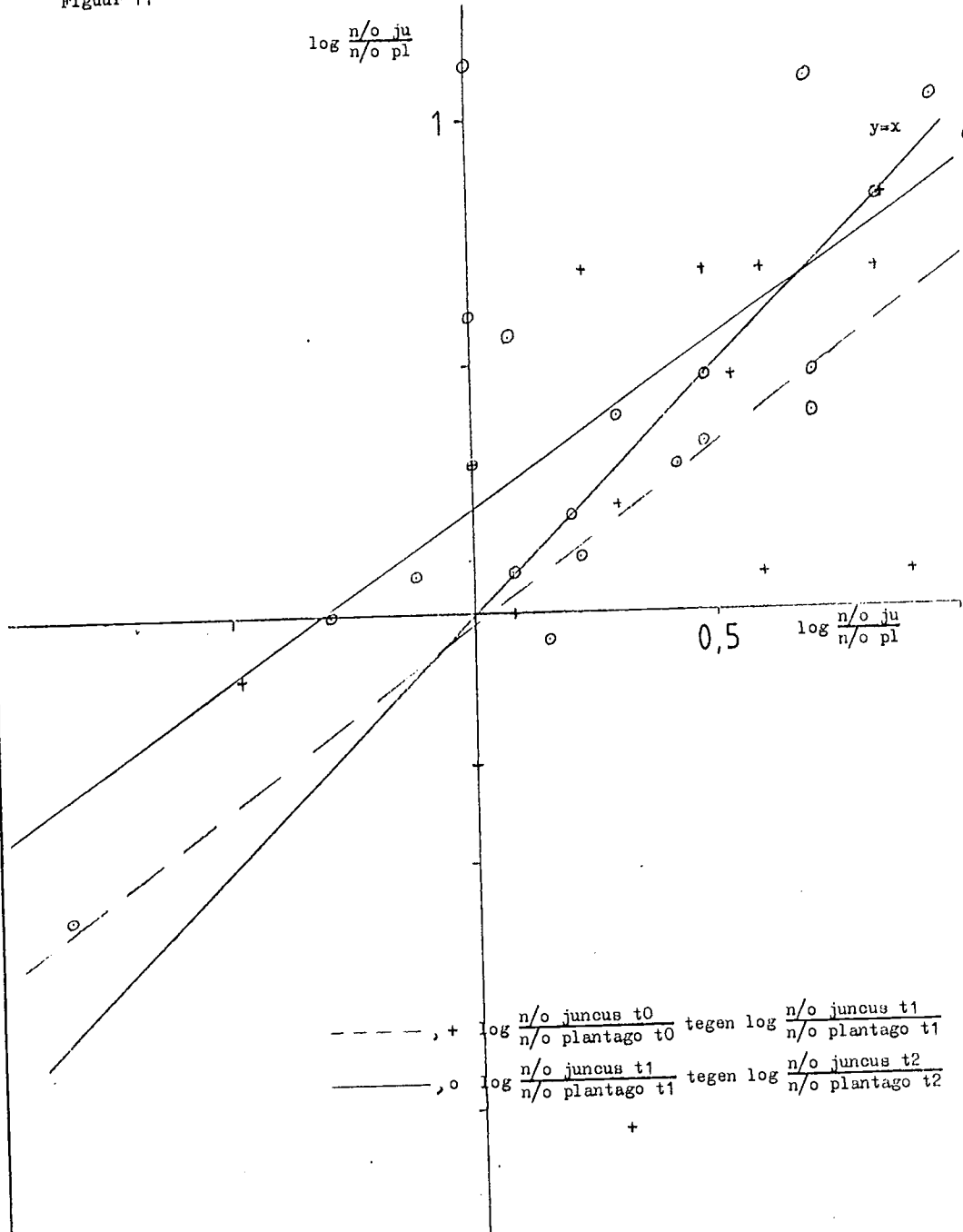
$\log \frac{n/o pu}{n/o pl}$



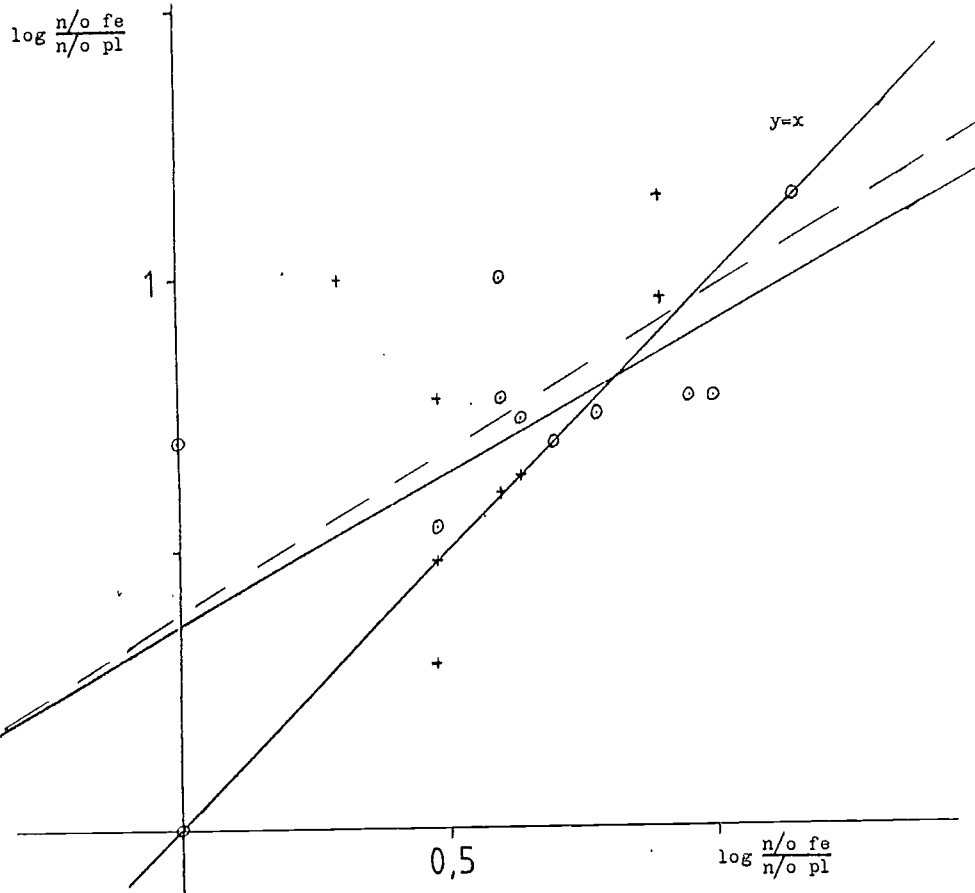
Figuur 10



Figuur 11

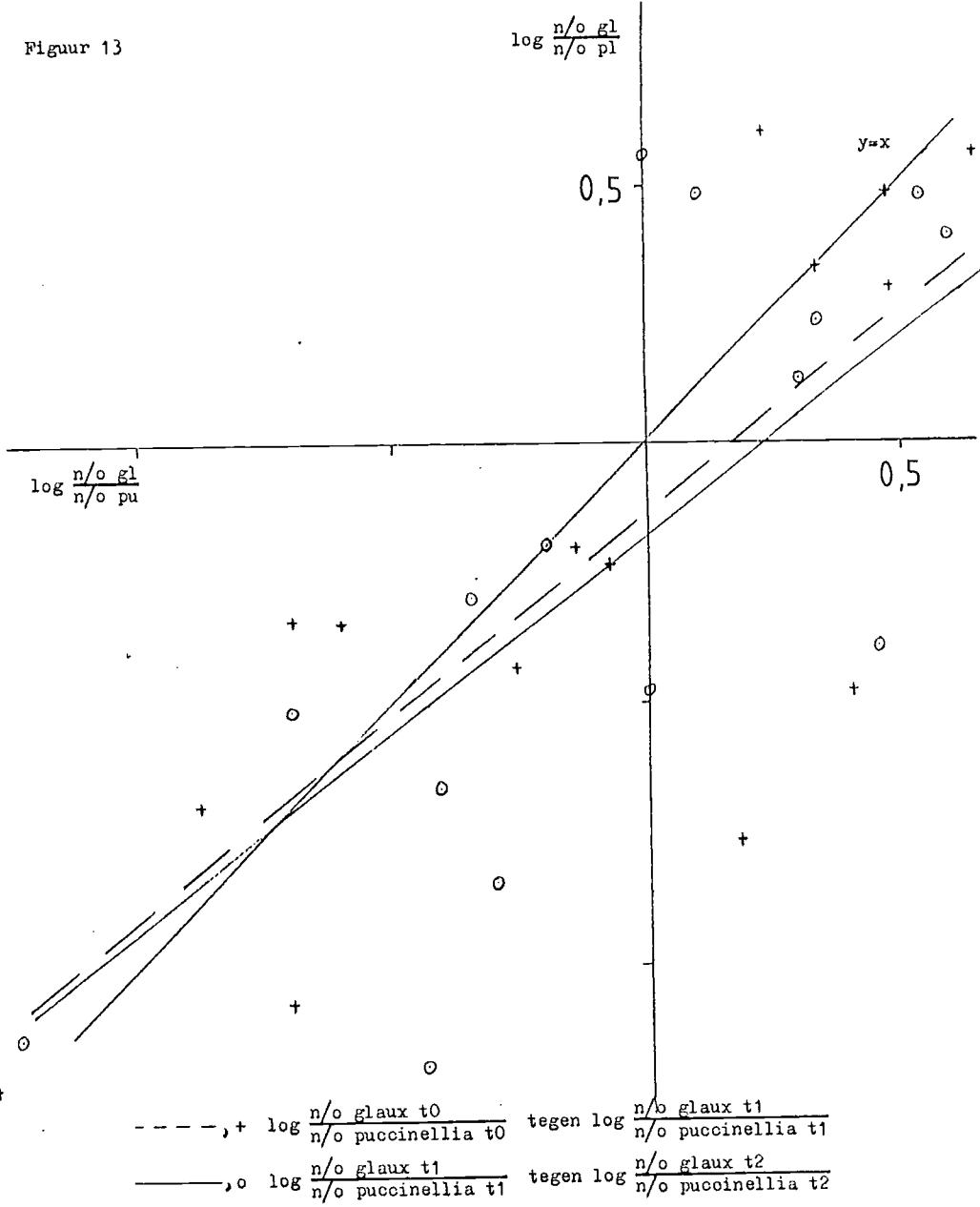


Figuur 12

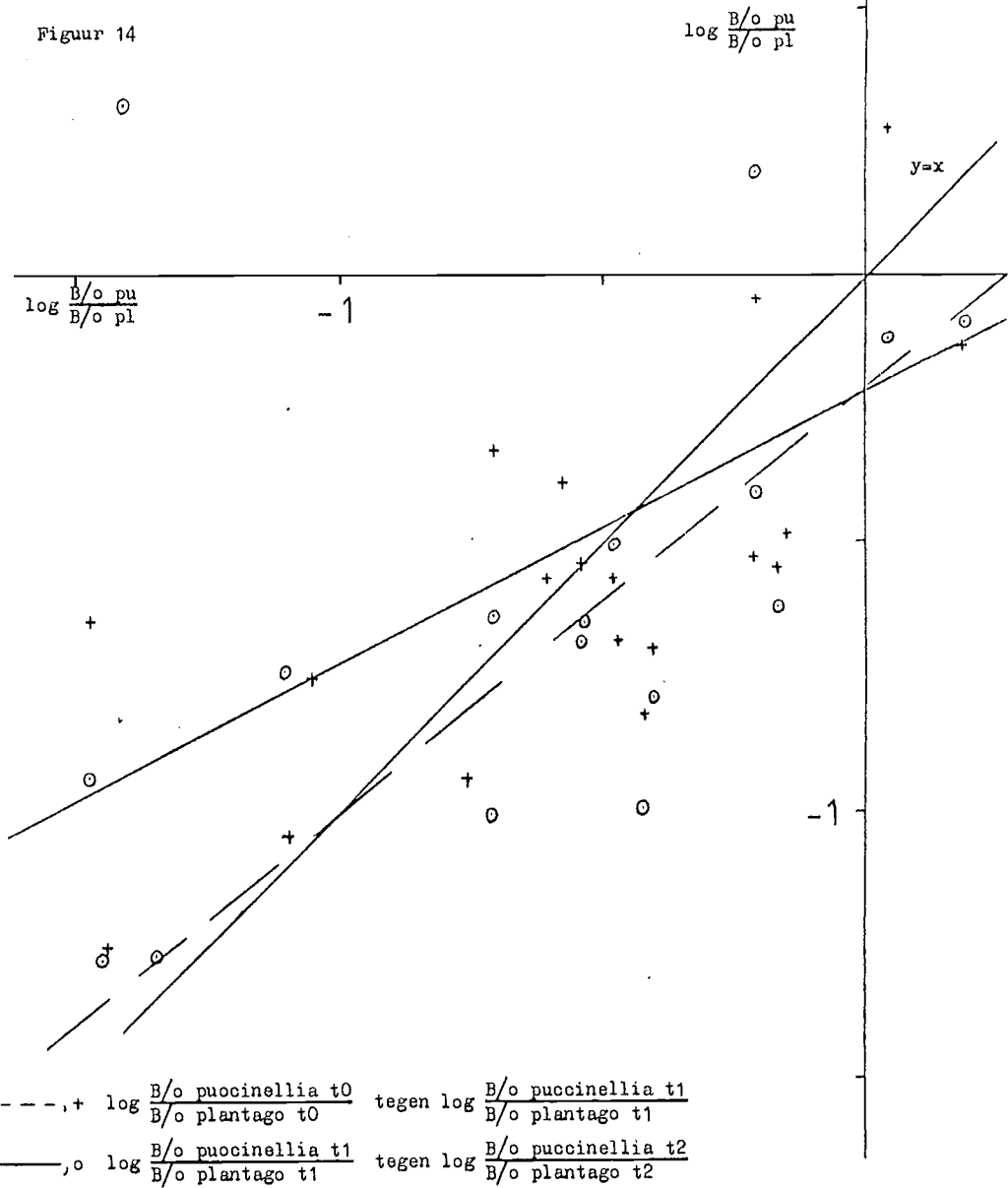


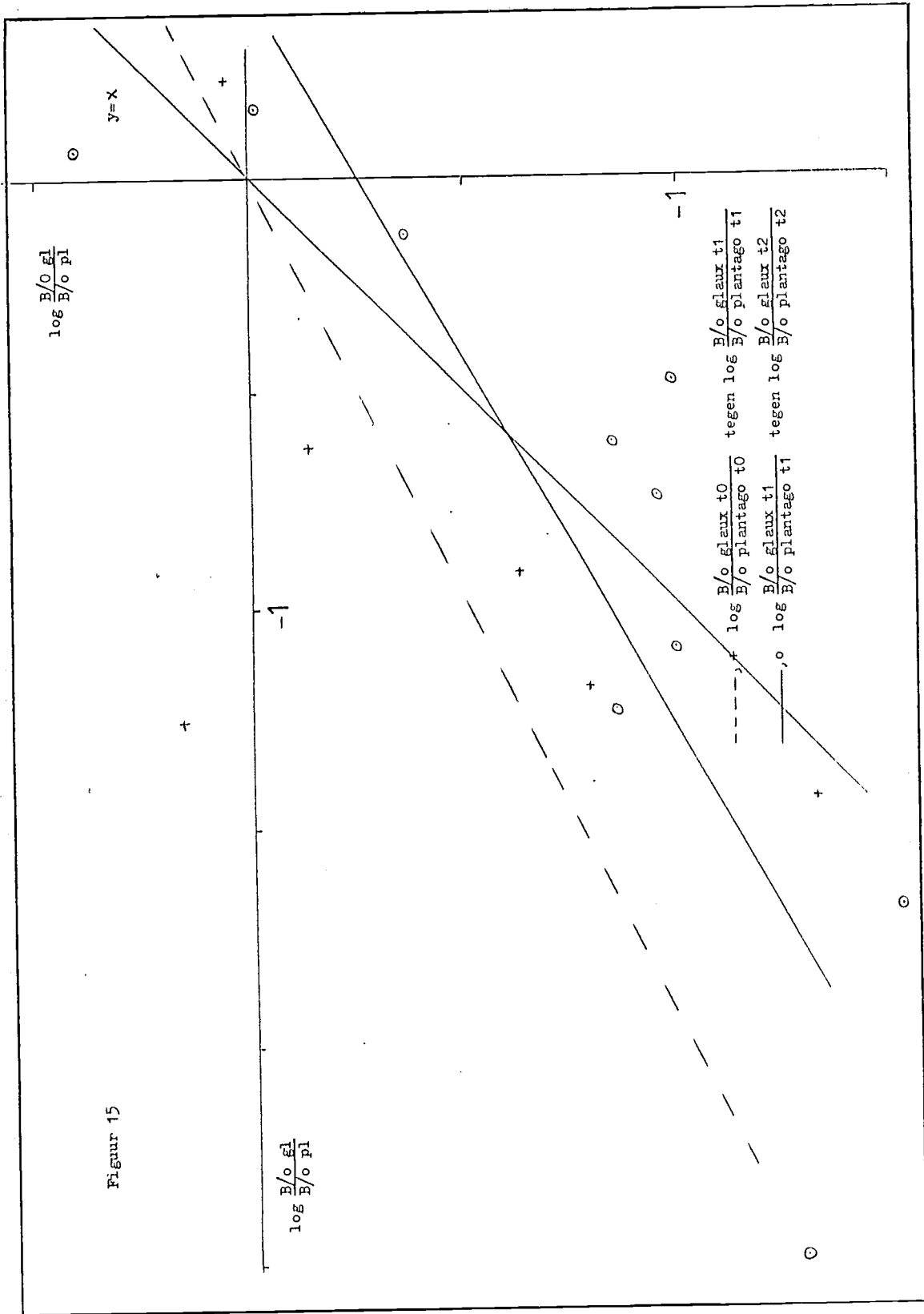
- - - - , + $\log \frac{n/o\ festuca\ t0}{n/o\ plantago\ t0}$ tegen $\log \frac{n/o\ festuca\ t1}{n/o\ plantago\ t1}$
 ———— , o $\log \frac{n/o\ festuca\ t1}{n/o\ plantago\ t1}$ tegen $\log \frac{n/o\ festuca\ t2}{n/o\ plantago\ t2}$

Figuur 13

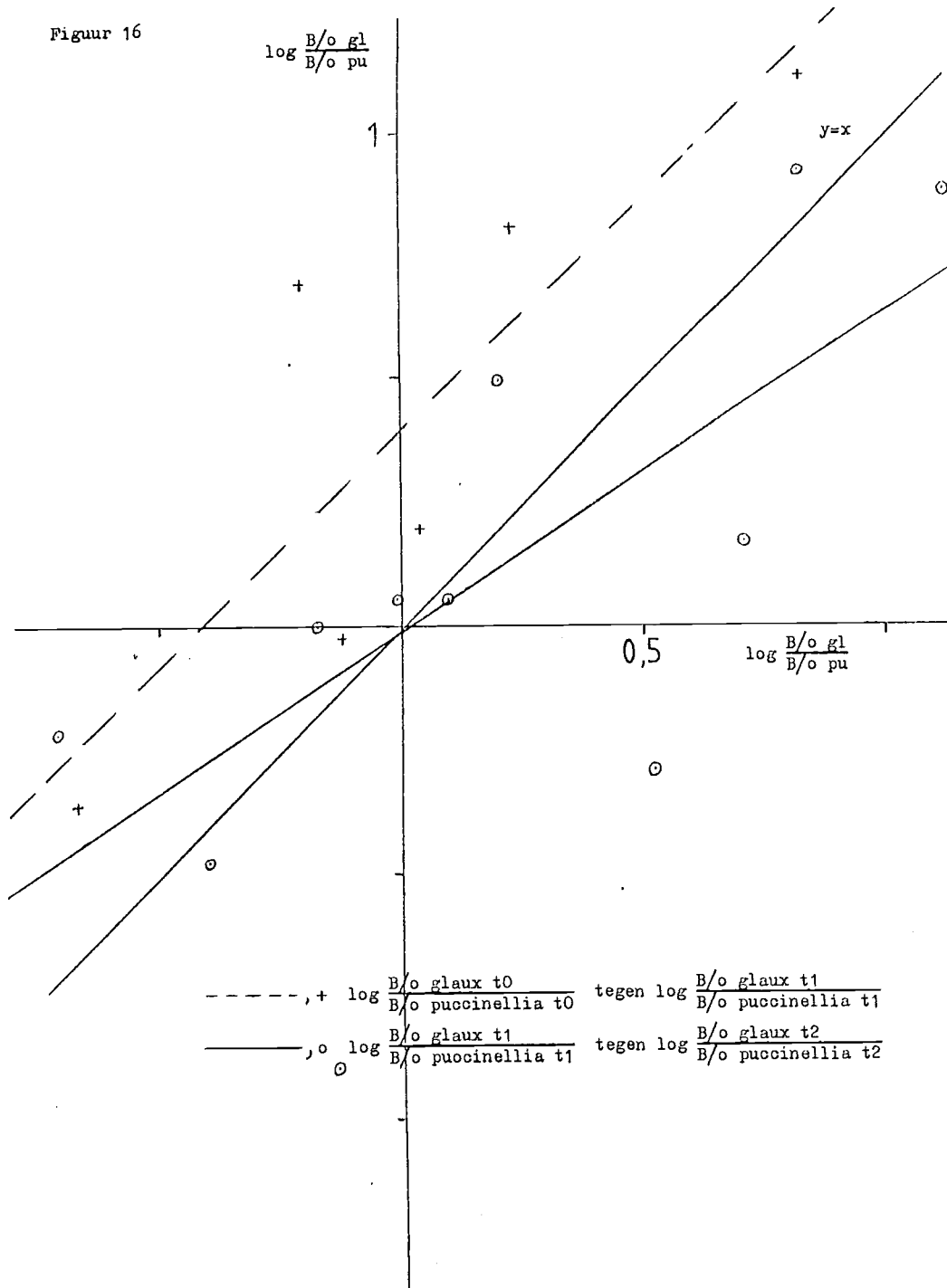


Figuur 14

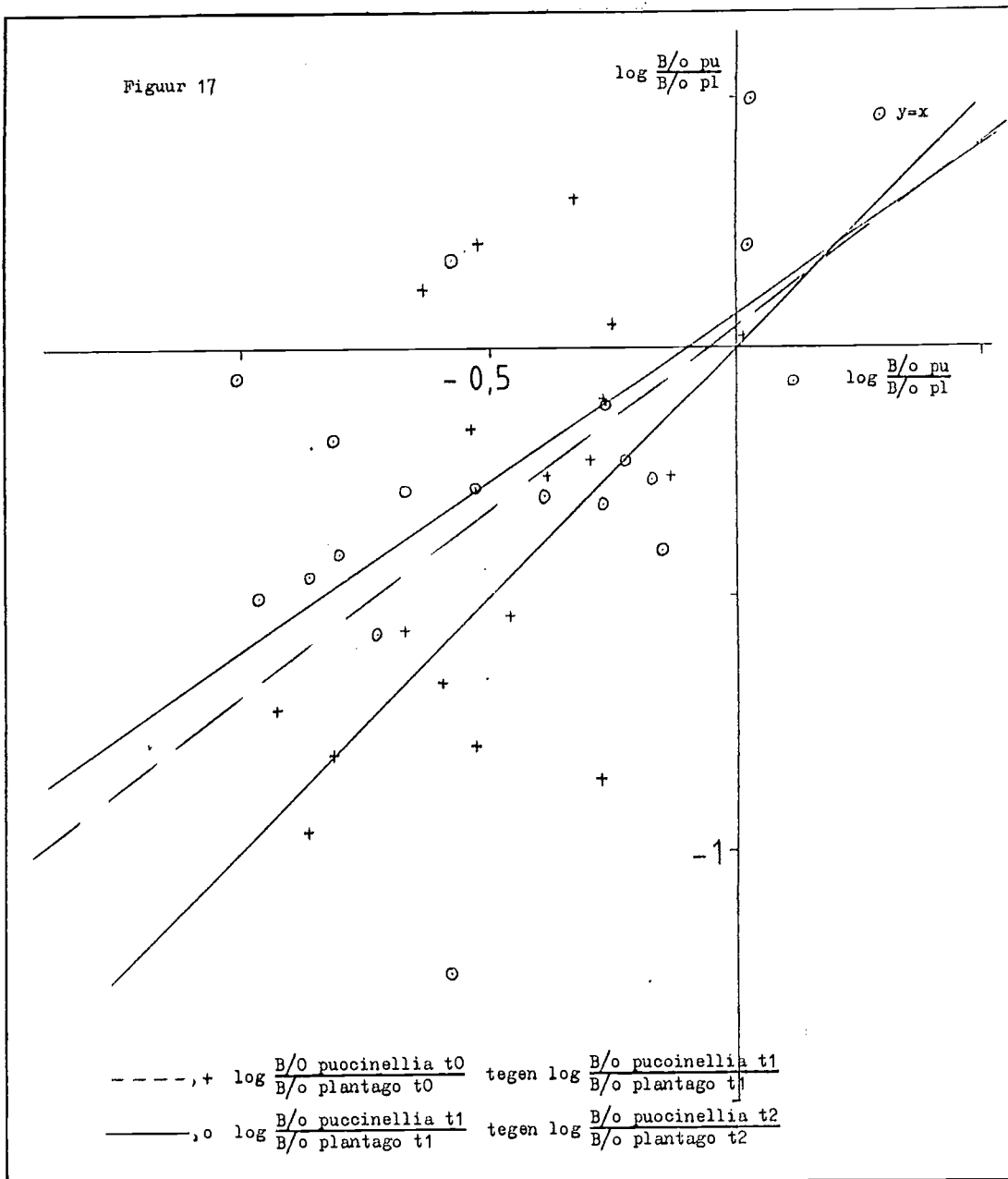




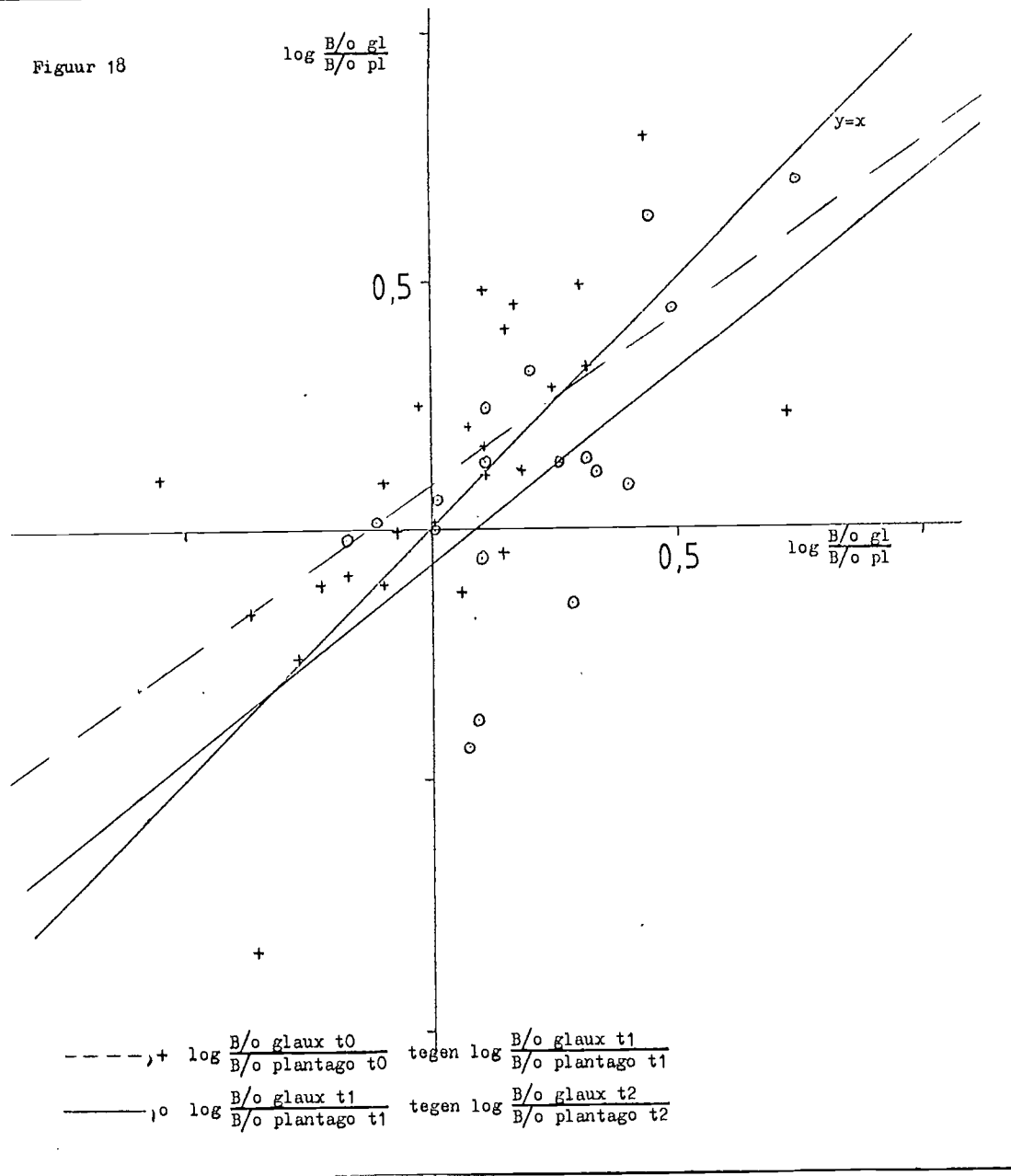
Figuur 16



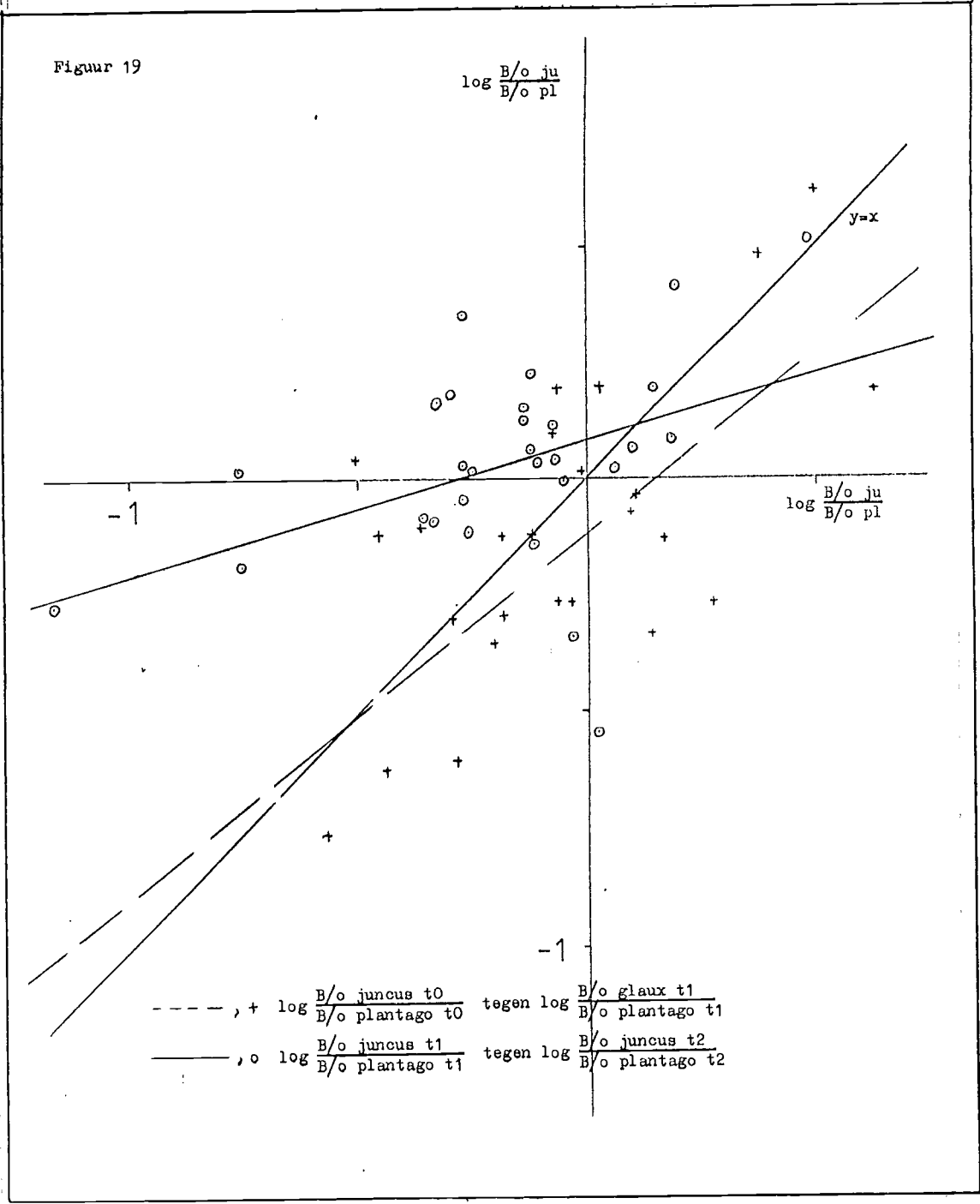
Figuur 17



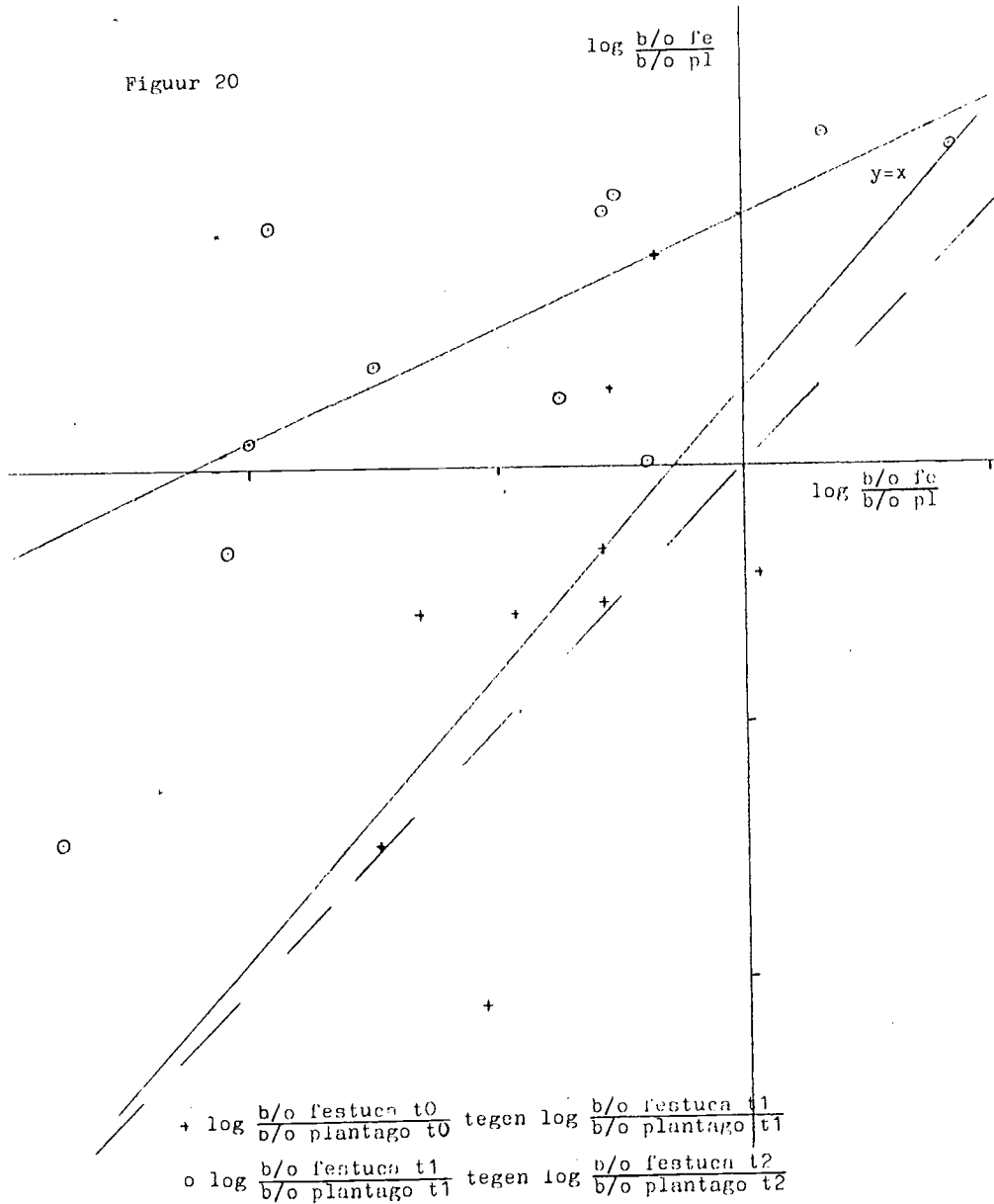
Figuur 18



Figuur 19

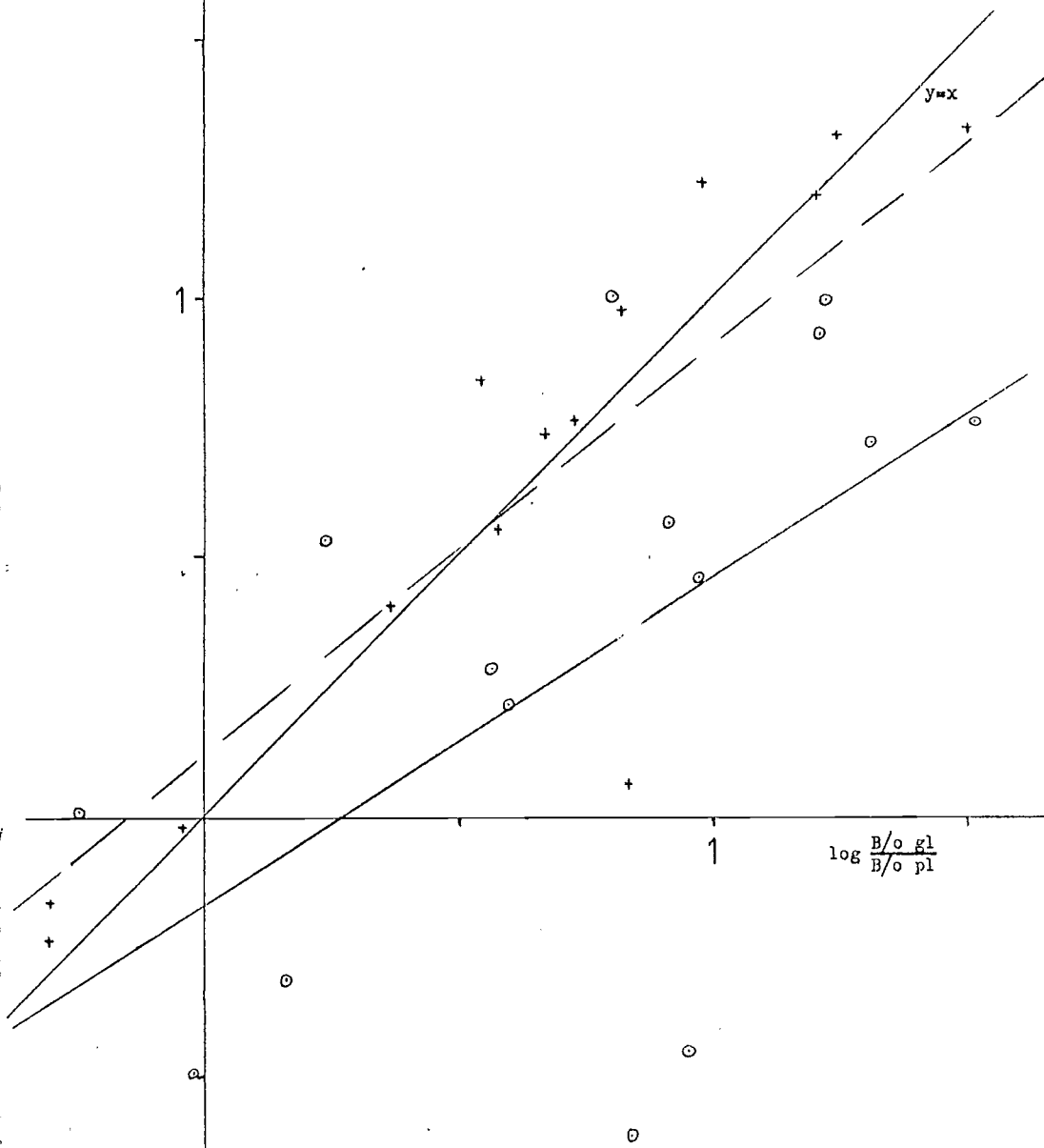


Figuur 20



$\log \frac{B/o\ gl}{B/o\ pu}$

Figuur 21



- - - + $\log \frac{B/o\ glaux\ t0}{B/o\ puccinellia\ t0}$ tegen $\log \frac{B/o\ glaux\ t1}{B/o\ puccinellia\ t1}$
 ——— o $\log \frac{B/o\ glaux\ t1}{B/o\ puccinellia\ t1}$ tegen $\log \frac{B/o\ glaux\ t2}{B/o\ puccinellia\ t2}$

+