NN 08201 N° 549

# Het beoordelen van planten en families bij de veredeling van Phleum pratense

G.E. van Dijk

NN08201.549

BIBLIOTHEEK
DER
LANDBOUWHOGESCHOOL
GEN. FOULKESWEG 1
WAGENINGEN

# Het beoordelen van planten en families bij de veredeling van Phleum pratense

*Aan de nagedachtenis van mijn ouders*

Dit proefschrift met stellingen van Geert Evert van Dijk, landbouwkundig ingenieur, geboren te Rhenen op 8 maart 1924, is goedgekeurd door de promotor, dr. ir. J. Sneep hoogleraar in de leer van de plantenveredeling.

De rector magnificus van de Landbouwhogeschool
H. A. Leniger

Wageningen, 28 maart 1973

G. E. van Dijk

# Het beoordelen van planten en families bij de veredeling van Phleum pratense

Proefschrift
ter verkrijging van de graad van
doctor in de landbouwwetenschappen,
op gezag van de rector magnificus, prof. dr. ir. H. A. Leniger,
hoogleraar in de technologie,
in het openbaar te verdedigen
op woensdag 16 mei 1973 des namiddags te vier uur
in de aula van de Landbouwhogeschool te Wageningen

*Centrum voor landbouwpublikaties en landbouwdocumentatie*

*Wageningen – 1973*

# Abstract

DIJK, G. E. VAN (1973) Het beoordelen van planten en families bij de veredeling van *Phleum pratense*. (Assessment of plants and families in the breeding of *Phleum pratense*) Doctoral thesis, Wageningen, ISBN 90 220 0430 9, (vii) + 103 p., 40 tbs, 3 figs, 126 refs, Eng. summary.
Also: Versl. landbouwk. Onderz. (Agric. Res. Rep.) 788.

Progeny testing of timothy was studied. Testing in mixture was carried out in two ways: drilling progenies in rows alternating with close (15 cm) lines of a competitive species and as spaced plants in the sward of a competitor (mostly perennial ryegrass). A positive but not always high correlation was found between testing in mixture and in monoculture. It was concluded that grasses should be tested in a dense crop, as the order of the families is largely governed by competitive or non-competitive spacing. Interspecific competition will have an influence under unfavourable conditions. Root competition was more important than shoot competition. For dry matter yield and heading date, the effect of general combining ability was the most important part of genetic variance. The estimated heritability for dry matter yield was higher for testing in competition than in monoculture. The implications for breeding are discussed.

ISBN 90 220 0430 9

Dit proefschrift verschijnt tevens als Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen 788.

© Centrum voor landbouwpublikaties en landbouwdocumentatie, Wageningen, 1973.

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotocopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.
No part of this book may be reproduced or published in any form by print, photoprint, microfilm or any other means without written permission from the publishers.

# Stellingen

1
Het kweken van hybride-rassen verdient alleen aanbeveling als de uniformiteit van het ras of de bescherming van kwekersbelangen niet eenvoudiger kan worden bereikt.

2
Voor een verdere uitbreiding van de maïsteelt in Nederland bieden synthetische rassen de kweker meer mogelijkheden dan hybride-rassen.

3
De 'high-low method' van Langham verdient meer belangstelling van de kweker. Het invoeren van de termen 'buffer' en 'enhancer' heeft echter weinig bijgedragen tot verklaring van de door hem bereikte resultaten.

D. G. Langham. Crop Sci. 1 (1961) 376–378.

4
De voornaamste doeleinden bij de veredeling voor blijvend grasland dienen in Nederland te zijn: standvastigheid, oogstzekerheid en regelmatige verdeling van de produktie over het groeiseizoen.

5
Het vervangen van mengsels door monoculturen levert bij grasland gevaren op voor de oogstzekerheid en voor de kwaliteit van de zode.

Dit proefschrift.

6
De bij sommige grassoorten (*Festuca arundinacea*, *Phalaris arundinacea*) geconstateerde vrij goede groei zowel op droge als op natte standplaatsen kan worden verklaard uit het nog functioneren van hun wortels bij een lage zuurstofspanning.

H. Baumann & M. L. Klaus. Z. Acker- Pfl.bau 99 (1955) 410–426.

7
Sameta & Levins zijn er in hun literatuurstudie niet in geslaagd duidelijk te omschrijven wat men onder 'concurrentievermogen' en onder 'intensieve concurrentie' verstaat. Dit is verklaarbaar uit de heersende vaagheid in de literatuur. Hun stelling 'It

follows that the most widespread and intensive competition would be intraspecific and intravariatal' is wat betreft het 'most intensive' een onjuiste gevolgtrekking uit de definities aangaande concurrenties.

K. P. V. Sameta & R. Levins. A. Rev. Gen. 4 (1970) 469–488.

8

Van Hoesels advies 'onszelf te trainen om ideeën, stellingen en opvattingen te waarderen, los van de persoon die ze naar voren heeft gebracht' (1) zal 'in bepaalde gevallen onherroepelijk moeten leiden tot een foutieve mensenbeoordeling' (2).

(1) A. F. G. van Hoesel. Zindelijk denken, 15e dr. 1969 p. 150.
(2) A. F. G. van Hoesel. Zindelijk oordelen, 7e dr. 1967 p. 133.

9

De omschrijving van tolerantie richt zich op het effect van het pathogeen op de opbrengst van de plant (1) of tevens op de ontwikkeling van de ziekte-symptomen (2). Welke omschrijving het beste past bij het werk van de kweker hangt af van de plantesoort.

(1) Glossary of plant-pathological terms In: Nat. Acad. Sci. Public. 1596: 191–194. Washington D.C. 1968.
(2) Lijst van planteziektekundige termen. Neth. J. Pl. Path. 74 (1968) 65–84.

10

Schafer meent ten onrechte dat het schema voor de relatie tussen gastheer en parasiet van Dropkin & Nelson past bij zijn opvatting van de term tolerantie.

J. F. Schafer. A. Rev. Phyt. 9 (1971) 235–252.
V. H. Dropkin & P. E. Nelson. Phytopathology 50 (1960) 442–447.

11

Het is te weinig bekend dat virusziekten een bedreiging vormen voor de West-Europese weidebouw.

Proefschrift van G. E. van Dijk
Wageningen, 16 mei 1973

## Dankbetuiging

Voorgaand onderzoek werd uitgevoerd als een project van de Stichting voor Plantenveredeling. De regelmatig betoonde belangstelling van het Bestuur en van de Directie van deze instelling heeft hierbij zeer stimulerend gewerkt.

Het verslag heeft zijn uiteindelijke vorm gekregen door intensief overleg met Prof. Dr J. Sneep. Tot het welslagen van het onderzoek en de verslaggeving hebben vooral de talrijke discussies met Ir J. Dijkstra veel bijgedragen. Verder dient de medewerking van Dr F. Wit en Ir M. Mesken gememoreerd te worden.

De uitvoering van de proeven was toevertrouwd aan G. D. Winkelhorst, M. Geersing en G. van der Weerd. J. Post en Dineke Paapst verzorgden de wiskundige verwerking van de gegevens. G. Post tekende de figuren.

J. S. de Block vertaalde de onderschriften van tabellen en grafieken en de Engelse samenvatting. Het omvangrijke tikwerk werd verricht door Mevr. W. Meurs-Heijnekamp.

De revisie van het manuscript werd verzorgd door Pudoc.

## Curriculum vitae

Na het behalen van het diploma HBS-B in 1942, studeerde de auteur van 1946–1951 aan de Landbouwhogeschool te Wageningen, richting akker- en weidebouw (L1). In 1951 trad hij in dienst van de Stichting voor Plantenveredeling (SVP) met de opdracht onderzoek te doen over de veredeling van grassen. Aan deze instelling is hij nog verbonden als hoofd van de afdeling grassen en voedergewassen.

# Inhoud


**1 Inleiding** 1
1.1 Zaaizaadvoorziening en grassenveredeling 1
1.2 Het selectieschema 3

**2 Het bepalen van de opbrengst** 5
2.1 Inleiding 5
2.2 De toetsing in monocultuur 5
2.3 De toetsing in mengcultuur 8

**3 Doel van het onderzoek** 10

**4 Het onderzoek met monoculturen** 12
4.1 Materiaal en methoden 12
4.2 Resultaten 13

**5 Het onderzoek met mengteelt** 17
5.1 Methoden 17
5.1.1 Proef met zeven objecten en zes toetsmethoden 18
5.1.2 Resultaten 20
5.1.3 De verdeling van de produktie over de sneden 25
5.1.4 Vergelijking van drie toetsmethoden 31
5.2 De selecterende werking van de concurrentie 37
5.3 De opbrengst van geselecteerde planten en klonen 41
5.3.1 Selectie in twee richtingen 41
5.3.2 De opbrengst van planten en hun klonen 43
5.4 Aanvullende proeven 45
5.4.1 De invloed van de rijafstand 45
5.4.2 De invloed van de concurrerende grassoort 48
5.4.3 De invloed van de sneden 49
5.5 Discussie 49

**6 Concurrentie** 54
6.1 Definities 54
6.2 Milieufactoren, onder- en bovengrondse concurrentie 55

**7 De overerving van de opbrengst** 58
7.1 Inleiding 58
7.2 Schatting van enkele genetische komponenten door middel van diallele analysen 59
7.2.1 De diallele kruising 59
7.2.2 Eerste paar diallele kruisingen 68
7.2.3 Tweede paar diallele kruisingen 72
7.3 Discussie 73

**8 Weidebouw in mengsels of in monoculturen?** 78
8.1 Probleemstelling en begripsomschrijving 78
8.2 De produktie van monoculturen en mengsels 78
8.3 Oogstzekerheid van mengsels en monoculturen 80

**9 Toepassing in de veredeling** 83
9.1 De plaats van de toetsmethoden in het selectieschema 83
9.2 Selectie voor wederzijds aanpassingsvermogen 84
9.3 Selectie voor monocultuur 86
9.4 Fenotypische en genotypische selectie 86

**Summary** 93

**Literatuur** 99

# 1 Inleiding

## 1.1 Zaaizaadvoorziening en grassenveredeling

Het klimaat in Nederland met zijn zachte winters en zijn koele, regenrijke zomers is zeer geschikt voor de groei van grassen. Dit klimaat heeft met de geschiktheid van de bodem ertoe bijgedragen, dat grote delen van het land blijvend met grassen zijn bedekt. Wie de moeite neemt de veelal dichte grasmat nader te beschouwen, zal worden getroffen door de grote verscheidenheid aan geslachten, soorten en vormen. Zo vindt men in de lijst van de 70 belangrijkste plantesoorten in het Nederlandse grasland (Kruijne et al., 1967) 26 grassen, behorend tot 18 geslachten. Binnen de meeste soorten kan men verder nog vormen of typen onderscheiden, die verschillen in bloeidatum, groeivorm, uitstoelingsvermogen, e.d. De combinatie van soorten en/of vormen, die men in een bepaalde grasmat aantreft, weerspiegelt de plaatselijke omstandigheden, waarbij de invloed van de mens vaak zeer groot is geweest.

Ondanks de overvloed aan soorten en typen in de natuur, heeft de aanleg van grasland lange tijd veel problemen opgeleverd. Van de vele grassen, is slechts een beperkt aantal werkelijk geschikt voor blijvend grasland. Voor dit doel zijn produktieve en voedzame typen nodig die passen bij het klimaat en de behandeling van het grasland, die jarenlang levenskrachtig aanwezig blijven, dat is 'persistent' zijn, zoals Scheygrond & Vos (1960) dat noemen en die zich niet laten verdringen door ongewenste grassen.

De slechte ervaringen met het inzaaien van grasland hebben een belangrijke stimulans gevormd voor de grassenveredeling. Daarom zal in het kort worden nagegaan op welke wijze men in het verleden heeft getracht grasland aan te leggen.

De eenvoudigste manier was het laten groen worden van een bewerkte akker of het laten 'vergrassen' van een klaver- of luzerneveld. Op goede grond en bij een goede verzorging, kon zo uitstekend grasland ontstaan, maar er gingen vele jaren van lage produktie en slechte kwaliteit aan vooraf. Mislukkingen waren niet zeldzaam. Reinders (1893) schrijft over deze methode: 'In den regel zal dit aan zich zelve overlaten tot gevolg hebben, dat het land zich met allerlei onkruiden maar niet met de voedzame grassen bedekt.'

Een snellere bezetting met grassen bereikten de boeren door zaad van de hooizolder te gebruiken. Deze methode selecteert echter op vroegbloeiende zaadrijke planten die in het blijvend grasland niet gewenst zijn; bovendien ontbraken de onkruiden allerminst. Klapp (1938) acht deze methode daarom zelfs slechter dan de vorige.

In de loop van de vorige eeuw gingen de boeren dan ook meer en meer over op zaad van de handel (Eschauzier, 1951). Helaas moest dit worden geïmporteerd, soms uit ver

verwijderde streken, zodat de kans dat de ingezaaide planten zich konden handhaven niet groot was. De kans op een succes werd nog kleiner doordat in de zaadteeltgebieden onder invloed van de natuurlijke selectie juist planten naar voren kwamen die zich sterk generatief ontwikkelden. In het weiland gingen deze zaadtypen spoedig ten gronde door hun gebrek aan persistentie.

De teleurstellende ervaringen met het geïmporteerde zaad leidden tot pogingen om zaad van eigen bodem te gebruiken. Reinders (1893) gaf de boeren het advies een perceel goed grasland in zaad te laten komen en het zaad op verschillende tijdstippen te oogsten. Dit advies schijnt echter in het vergeetboek te zijn geraakt, want als Van Daalen in 1937 deze methode aanbeveelt, vermeldt hij alleen voorbeelden uit Engeland, waar vooral in het graafschap Kent veel zaad van Engels raaigras en witte klaver uit goede oude weiden werd gewonnen. Het Utrechts Landbouwgenootschap heeft dezelfde weg bewandeld door Engels raaigras in de handel te brengen als 'zaad van beste oude weilanden', dat tot 1956 in de Beschrijvende Rassenlijst voor Landbouwgewassen heeft gestaan. Tot een geregelde voorziening met zuiver zaad van gewenste typen heeft dit echter niet geleid. Volgens Lackamp (1963) gaf het 'zaad van beste oude weilanden' soms goede maar ook wel erg slechte resultaten. Bovendien was het vaak niet te krijgen.

Een heel aparte bijdrage aan de zaadvoorziening leverden de zogenaamde 'smelesnijders' (Verhey, 1943), een groep vrijbuiters, die om in hun levensonderhoud te voorzien, o.a. graszaden verzamelden. Zij sneden zaaddragende halmen in het bos, op de uiterwaarden, langs wegbermen en slootkanten en ook in boomgaarden en hooilanden. Barenbrug (1949) vermeldt, dat tot 1930 belangrijke hoeveelheden zaad door de handelaren van de smelesnijders werden betrokken. De bruikbaarheid van dit zaad varieerde echter sterk, hetgeen wel voornamelijk met de vindplaats zal hebben samengehangen. Veel zekerheid ontving de koper derhalve niet. Bovendien werd het zaad veel uitgevoerd naar Engeland (Schaepman, 1950), waar meer dan in Nederland hogere kwaliteit t.o.v. het overige handelszaad in een hogere prijs tot uitdrukking kwam.

Hoewel het in Nederland verzamelde zaad en het zaad van beste oude weilanden incidenteel goede resultaten gaven, waren dergelijke bronnen toch niet geschikt om de natuurlijke vormenrijkdom systematisch te ontsluiten. Dit zou men alleen kunnen bereiken door rassen uit het inheemse materiaal te kweken.

De behoefte aan een grassenveredeling werd sterker gevoeld naarmate het inzicht veld won dat planten uit handelszaad meestal van een geheel ander type bleken te zijn dan die uit de zode van het oude grasland. De laatste waren bladrijker, bloeiden later, stoelden beter uit, waren persistenter en veelal winterharder. Deze verschillen, waarvan de praktijk zich het bestaan min of meer bewust was, werden beter bekend door het onderzoek van Hessing (1917), Kramer (1927) en Zijlstra (1928). De eerste kwekers die planten van binnen- en buitenlandse herkomst vergeleken, deden dezelfde ervaringen op (Van Engelen, 1933; Koopman, 1963).

De Rassenlijst van 1927 nam voor het eerst drie 'grasstammen' op. Tien jaar later werd aangetekend dat de vermelding van het buitenlands handelszaad grotendeels achterwege kon blijven. De lijst van 1940 beschreef 31 rassen, de landrassen inbegre-

pen. Echter pas na de tweede wereldoorlog heeft het kweekwerk zich zo geïntensiveerd dat rassen voor allerlei gebruiksdoelen beschikbaar kwamen. Werden er in 1950 al 63 rassen opgenomen, de Rassenlijst van 1960 bevatte er 108. Tegenwoordig kan de gebruiker voor elk doel, hetzij blijvend grasland of kunstweide, hetzij sportveld of gazon, wegberm of boomgaard, zijn keuze maken. De Rassenlijst van 1972 vermeldt niet minder dan 150 rassen, waarvan er slechts 17 uit het buitenland komen. Volgens globale schattingen bestaat nu 90% van de jaarlijks uitgezaaide oppervlakte in ons land uit Nederlandse rassen. (In 1950 en 1960 schatte men dit percentage op respectievelijk 60 en 80%, Westerwolds raaigras niet meegerekend.)

Parallel hiermee ging de uitbreiding van de graszaadteelt. Was deze voorheen slechts van geringe omvang (vooral in Westerwolde), in 1950 besloeg ze ruim 1300 ha, in 1960 ruim 7000 ha en in 1964 zelfs 14000 ha. Daarna daalde de teelt wat, maar ze nam in 1970 nog bijna 9000 ha in beslag (gegevens van het Produktschap voor Landbouwzaaizaden). Door deze zaadteelt kwam er van de rassen voldoende zaad op de markt.

Aan de aanvankelijke opgave rassen te verschaffen, die overeenkomen met planten uit goede oude graslanden, is nu voor de belangrijkste grassoorten voldaan. De verdere veredeling moet plaats vinden in een situatie waarin reeds goede rassen bestaan. Hierbij zijn de vragen op welke eigenschappen de veredelingsarbeid moet worden gericht en welke methoden moeten worden gebruikt, van het grootste belang.

## 1.2 Het selectieschema

Onder selectieschema verstaat Wellensiek 1947a: 'de algemeene gang der veredeling vanaf het moment, waarop een populatie beschikbaar is'. Daar de uitgangspopulatie bij de veredeling van grassen bijzonder belangrijk is, mogen eerst enkele opmerkingen hierover volgen.

Het uitgangsmateriaal kan op allerlei plaatsen verzameld worden, het kan ook binnen- of buitenlandse rassen omvatten. Het dient zo ruim en gevarieerd mogelijk te zijn, al zal men bij het aanleggen het uiteindelijk doel voor ogen moeten houden. Voor het kweken van een weidetype, waar de persistentie zeer belangrijk is, komen vooral de planten uit de oude graslanden als uitgangsmateriaal in aanmerking. Voor hooitypen, die een belangrijk bestanddeel vormen van kortdurende kunstweiden, weegt de eis van persistentie minder zwaar en komen planten uit jongere graslanden in aanmerking, terwijl ook buitenlandse bronnen vaker bruikbaar zijn.

Het uitgangsmateriaal wordt, als afzonderlijke planten uitgezet, enige jaren beoordeeld op de belangrijkste eigenschappen. Hierna vermeerdert men meestal de uitblinkende planten vegetatief. Aan de resulterende klonen kan de fenotypische beoordeling intensiever worden uitgevoerd. De meest belovende klonen worden vervolgens door proefkruisingen getoetst op hun vermogen een goede nakomelingschap voort te brengen. De verkregen nakomelingschappen of families worden uitvoerig getoetst om de goede ouderklonen aan te wijzen. Bij de meerjarige grassen kan men dan teruggrijpen op de uitblinkende klonen, die na een gezamenlijke geïsoleerde vermeerdering het zaad leveren, dat na enkele generaties als ras in de handel komt.

In de praktijk worden in dit selectieschema vaak diverse vereenvoudigingen en modificaties aangebracht. Hoe groot de verschillen kunnen zijn, zelfs als het geschetste schema volledig wordt uitgevoerd, moge blijken uit enige voorbeelden. Frandsen & Frandsen (1948) namen als uitgangsmateriaal 5000 tot 10000 planten, waaruit 500 klonen werden geselecteerd. Na herhaalde beoordeling van de klonen werd van 60 tot 100 klonen zaad gewonnen in een polycross blok voor de beoordeling van de nakomelingschap. Hierna bleven 10 tot 20 klonen over als basis van het nieuwe ras. Childers (zie Van Dijk, 1968) daarentegen selecteerde het timothee ras Champ door uit te gaan van slechts 56 planten, waarvan er na beproeving in de kas tien overbleven. Na uitplanten op het veld vielen er nog twee af. Van de resterende acht klonen werd in een polycross schema zaad gewonnen. Na toetsing van de nakomelingschap op het veld bleven 4 klonen over als basis van het nieuwe ras.

# 2 Het bepalen van de opbrengst

## 2.1 Inleiding

Hoewel de kweker allerlei waarnemingen doet, gaat het bij voedergrassen uiteindelijk om de opbrengst. Aan de individuele planten van het uitgangsmateriaal wordt de produktie meestal geschat, hoewel Burton erin slaagde de maaibare produktie van elke plant te wegen (zie Van Dijk, 1968). Het wegen komt bij klonen eerder in aanmerking, al volstaat men ook hier vaak met schattingen. Een betrouwbare opbrengstbepaling is vooral nodig voor het toetsen van families. In dit stadium heeft men voldoende zaad om proeven van grotere omvang aan te leggen en moet de beslissende keuze worden gemaakt.

Een opbrengstbepaling moet voldoen aan de eis, dat de verschillen tussen de objecten met een grote mate van waarschijnlijkheid ook in de praktijk zullen optreden. Bij de grassen is aan deze eis zeer moeilijk te voldoen. De landbouwer kan namelijk veel meer variaties in gebruikswijze en behandeling aanbrengen, dan de kweker op proefvelden van beperkte duur en omvang kan nabootsen, ook al zal deze het aantal maaitijden, de diepte van maaien, de bemesting e.d. zo goed mogelijk afstemmen op het toekomstig gebruik. Bovendien worden de grassen in mengsels geteeld, hetgeen de kweker ook nog voor de vraag plaatst of het onderzoek van zijn selecties niet eveneens in gemengd bestand moet worden uitgevoerd. Het behoeft dan ook geen verbazing te wekken, dat tot nu toe een algemeen aanvaarde methode voor het toetsen van selecties heeft ontbroken.

## 2.2 De toetsing in monocultuur

De toetsing van selecties in monocultuur gebeurt meestal op een van de volgende manieren:

a. aan afzonderlijke planten in een verband van b.v. 50 × 50 cm,
b. aan gezaaide rijen van enkele meters lengte en een onderlinge rijafstand van ongeveer 40 tot 60 cm,
c. aan gezaaide veldjes van 2 tot 10 $m^2$.

Soms wordt het zaaien vervangen door op een zeer nauwe afstand b.v. 10 tot 15 cm te planten, wat minder zaad vraagt.

Bij deze methoden bestaat een opvallend verschil in dichtheid van het gewas. Daarom zullen eerst enkele kenmerkende verschillen tussen open en gesloten gewassen worden behandeld.

In een gezaaid veld vormt het gras een gesloten bladerdek. Aan de gevolgen hiervan voor het opvangen van het zonlicht is in de literatuur veel aandacht besteed, b.v. door Donald (1963). Als het bladerdek een bepaalde hoogte heeft bereikt, ontvangen de onderste bladeren nog maar zo weinig licht dat de assimilatiewinst te niet wordt gedaan door het ademhalingsverlies. Stijgt de hoeveelheid blad per oppervlakte grond nog verder, dan worden volgens Donald de onderste bladeren zelfs parasitair. Wanneer het punt bereikt is waarbij in de onderste bladeren evenveel aan assimilaten verloren gaat als er in de bovenste bladeren wordt gewonnen, dan heeft het gewas zijn natuurlijk maximum bereikt. Hoewel dit beeld van Donald enige correctie behoeft – het parasitair worden van de onderste bladeren kon niet door metingen worden bevestigd (Mc. Cree & Throughton, 1966) – blijft het toch denkbaar dat in meer open plantsystemen produktietoppen worden geregistreerd, die in een dichte zode niet reproduceerbaar zijn.

Een belangrijk aspect bij de vergelijking is verder dat de concurrentie bij de gebruikelijke ruime plantafstanden tussen de afzonderlijke planten vrijwel ontbreekt. Zwakke planten, die in rijen en veldjes spoedig worden verdrongen door levenskrachtiger buren, zullen in vrije stand hogere overlevingskansen hebben. Zo constateerde Knowles (1959) bij families van *Agropyron desertorum* duidelijk meer nadelige gevolgen van inteelt bij vrijstaande planten dan in gezaaide rijtjes. Burton (1948) vond dat bij *Pennisetum glaucum* zelfs 25 % ingeteelde planten geen invloed had op de opbrengst van dichte zaaisels: de verzwakte planten werden al in een vroeg stadium volledig verdrongen.

In gezaaide velden en ook in gezaaide rijen bepaalt men het gemiddelde van een zeer groot aantal individuen. Bij afzonderlijke planten is dat aantal veel minder en moet men zelfs ervoor waken zijn oordeel niet op te weinig planten te baseren, zodat het toevalselement een te grote invloed krijgt.

Het zal duidelijk zijn, dat gezaaide veldjes de voorkeur verdienen, ware het niet dat ze veel zaad vragen. Meestal kan men dan ook pas veldjes in herhalingen zaaien in het stadium van onderzoek waarbij zaad van klonen beschikbaar is. Wanneer de kweker echter zaad wint door zelfbevruchting of via diallele kruisingen, waarbij meestal slechts een beperkt aantal bloeiwijzen per plant zaad geven, is het onmogelijk veldjes te zaaien. In deze gevallen is toetsing van families in rijen van afzonderlijke planten de enige mogelijkheid.

Hoewel ruim staande planten een onnatuurlijke vrijheid hebben, bieden ze toch zoveel mogelijkheden voor de selectie, dat hun gebruik gerechtvaardigd is. Bij vrijstaande planten krijgt iedere plant de gelegenheid zich ongehinderd te ontwikkelen waardoor vele eigenschappen beter kunnen worden waargenomen. Zo kan men aan afzonderlijke planten schattingen maken voor de groeivorm, de tijd van schieten en bloeien, de bladrijkdom, de uitstoeling e.d. De winterhardheid kan zelfs scherper worden beoordeeld dan in een dicht gewas, daar afzonderlijke planten gevoeliger zijn voor vorst, omdat ze de beschutting door hun buren missen. De opbrengst wordt per plant geschat of per familie gewogen. De afzonderlijke planten geven tevens de mogelijkheid vast te stellen in hoeverre een familie uniform is voor bepaalde eigenschappen.

Afzonderlijke planten lenen zich zeer goed voor het doen van ziektewaarnemingen. Wel dient men zich hierbij af te vragen, welke van de gevonden ziekten voor de teelt werkelijk belangrijk zijn. Wanneer de afzonderlijke planten minder vaak worden gemaaid dan in de praktijk, kunnen ziektewaarnemingen zelfs misleidend zijn. Dergelijke gevallen kunnen zich bij weidetypen en vooral bij gazon- en sportveldtypen voordoen. Een mooi voorbeeld biedt de veredeling van veldbeemdgras *(Poa pratensis)*, als bestanddeel van gazons en sportvelden; de teelt van afzonderlijke planten en weinig maaien leiden gemakkelijk tot een selectie op alleen roest- en meeldauwresistentie terwijl bij intensief maaien de weerstand tegen bladvlekkenziekte *(Drechslera poae* of *Helminthosporium vagans)*, van beslissende betekenis is.

Burton (1951) geeft een soortgelijk voorbeeld van 'Dallis grass' *(Paspalum dilatatum)*, dat in sommige delen van de USA een belangrijk weidegras is. Afzonderlijke planten hiervan zijn gevoeliger voor ziekten dan in dichte stand, terwijl in bloei komen de plant sterk uitput. Op proefvelden verdwijnen de planten daardoor vaak reeds na een jaar, terwijl het gras in de praktijk vrij goed persistent is.

Verder kan het optreden van virusziekten (b.v. in Engels raaigras) de toetsing van afzonderlijke planten bemoeilijken, terwijl in een dicht zaaisel deze ziekten tot nog toe van weinig betekenis zijn.

De meeste aandacht is in de literatuur gegeven aan de vraag in hoeverre de opbrengstgegevens van de verschillende toetsmethoden met elkaar corresponderen, waarbij het uiteraard niet gaat om de absolute hoogte van de opbrengsten. De meeste literatuur vergelijkt daarbij afzondelijke planten met gezaaide veldjes, terwijl gezaaide rijen minder aandacht krijgen. Met uitzondering van enige publikaties van algemeen belang, is de weergave hier beperkt gebleven tot die over de toetsing van timothee.

Uit de overzichten van Wit (lezing sectie voedergewassen Eucarpia, 1958), van Lazenby & Rogers (1962) en van Ribeiro (1970) blijkt, dat sommige auteurs een goed verband vonden tussen de opbrengsten van selecties in de verschillende toetsmethoden, de meesten echter concludeerden tot geen of weinig overeenstemming.

Rogers & Lazenby (1964) kwamen tot de slotsom dat bij het toetsen van Engels raaigras als gebruik van afzonderlijke planten de resultaten zelfs varieerden met de gebruikte plantafstanden. Ze pleitten voor een plantafstand die enerzijds ruim genoeg is om de planten nog afzonderlijk waar te nemen, maar anderzijds voldoende nauw om tot een gesloten zode te leiden. Voor Engels raaigras zou deze afstand 22,5 cm bedragen.

Ahlgren et al. (1945) bestudeerden rassen en in de natuur verzamelde planten van veldbeemdgras, *Poa pratensis*, waarvan de voortplanting overwegend apomictisch is. Deze wijze van voortplanting heeft tot gevolg dat een plant via zaden een nakomelingschap geeft, die in principe één kloon vormt en genotypisch gelijk blijft aan de moederplant. De nakomelingschap is dan veel uniformer dan bij kruisbevruchters; ook zal verdringing van genotypisch zwakke planten in een dicht zaaisel weinig voorkomen. Niettemin kwamen de auteurs tot de conclusie dat er bij veldbeemdgras weinig of geen verband bestond tussen de produktie van afzonderlijke planten en die van breedwerpig gezaaide veldjes.

De volgende publikaties behandelen de toetsing van timothee. Smith & Myers (1934) vonden voor 12 rassen een uitstekende overeenkomst tussen zaaien in rijen en gezaaide velden. Hawkins (Dijkstra & Van Dijk, 1962) vond bij 9 rassen een goede overeenstemming tussen de produkties van afzonderlijke planten en veldjes.

Nissen (1960) kwam echter tot de conclusie, dat er weinig overeenkomst was tussen afzonderlijke planten en gezaaide veldjes. Dit klopt met Zweedse gegevens. Åkerberg (zie Julén, 1959) vond bij een nieuwe selectie t.o.v. het standaardras Kampe II een 28% hogere opbrengst in de eerste snede en een 25% hogere in de tweede snede bij toetsing als afzonderlijke planten op 50 × 50 cm. Bij een plantafstand van 15 × 20 cm was de eerste snede maar 3% beter dan de standaard en de tweede snede zelfs 19% lager. Julén (1959) vermeldt verder een soortgelijke uitkomst met octoploïde planten van timothee, die in een ruim verband hoger werden en krachtiger groeiden dan de normale hexaploïden, in dicht zaaisel echter minder produceerden.

Uit de literatuur kan men dus geen zekerheid verkrijgen omtrent de onderlinge overeenstemming van de verschillende toetsmethoden. De gegevens manen tot voorzichtigheid, zeker wat het gebruik van afzonderlijke planten betreft.

De verdeeldheid in de literatuur blijkt wel uit de adviezen aan de kweker. Enkele auteurs willen ook de familietoetsing geheel op afzonderlijke planten baseren b.v. Taylor (1966) voor kropaar en Wit (Jaarverslag Stichting voor Plantenveredeling 1959) voor Engels raaigras. Patterson & Law (1952), Meyers & Garber (1942) en Nissen (1960) achten het gebruik van afzonderlijke planten alleen aanvaardbaar bij de selectie vóór het stadium van de proefkruising, maar naar hun mening zal men de familietoetsing moeten uitvoeren op een wijze die beter bij de practische teelt aansluit. Wexelsen (1971) en Thomson & Wright (1971) zien echter bij de voedergrassen het werken met vrijstaande planten als één der voornaamste oorzaken van het lage rendement van de veredeling op opbrengst.

### 2.3 De toetsing in mengcultuur

De literatuur heeft vrij veel aandacht geschonken aan de vraag of toetsing van selecties in een mengsel van verschillende soorten dient te geschieden. Conclusies zijn echter moeilijk te trekken omdat men zich met mengsels van uiteenlopende grassen heeft beziggehouden. Dit geldt vooral voor de Amerikaanse en Canadese literatuur; in de West-Europese bijdragen, met name die uit Engeland, is het Engels raaigras de meest gebruikte soort.

Een tweede moeilijkheid is dat veel van de buitenlandse literatuur betrekking heeft op grasselecties in mengsel met klaver, terwijl in Nederland de concurrentie tussen grassoorten het belangrijkst is. De klavers hebben een geheel andere groeiwijze dan grassen, kunnen stikstof binden en lijden soms sterk aan ziekten. Daarom zijn ervaringen met grasklavermengsels niet zonder meer over te dragen op grasmengsels.

Een uitvoerig Deens onderzoek (Anonymus, 1953) met verschillende rassen van timothee, beemdlangbloem, Engels raaigras en kropaar in veldjes monocultuur en in mengsels met witte klaver, toonde aan dat het toetsen in monoculturen geen zin heeft

tenzij men weet welke typen grassen goed samen groeien met de gebruikelijke klavers. Later heeft men dit standpunt echter verlaten. Bøgh (1964), medewerker van het bedrijf waar deze proeven werden genomen, stelt dat er wel een nauw verband bestaat tussen de opbrengsten van grassen in monocultuur en in mengteelt. In een briefwisseling noemde hij als argumenten eigen ervaringen en die van het officiële Deense rassenonderzoek. In beide gevallen gaven selecties in monocultuur dezelfde rangorde als in mengsels met klaver, al waren de verschillen in monocultuur groter. Een Amerikaans onderzoek (Anonymus, 1954) leidde tot dezelfde conclusie.

Zowel Nissen (1960) als Åkerberg (1960) vonden echter weinig verband tussen monoculturen van timothee selecties en mengsels met klaver. Zij achten het zaaien van een monocultuur wel van waarde voor het beoordelen van bladrijkdom, winterhardheid en ziekteresistentie e.d. maar niet van de opbrengst. Veel wijzer wordt men dus niet van de literatuur, zodat een toetsing in mengteelt de veiligste weg is. Men staat echter voor de moeilijkheid dat een goed uitvoerbare methode ontbreekt. Hertzsch (1959) zegt dan ook: 'Derartige Prüfungen sind zweifellos erwünscht, praktisch aber nur sehr schwer durchführbar'.

Het toepassen van mengteelt gecombineerd met een botanische analyse ligt voor de hand maar zo'n botanische analyse is zeer bewerkelijk en sommigen achten het resultaat onzeker (Anonymus, 1953).

Ter besparing van kosten en tijd beveelt men wel een voorselectie aan in monocultuur, waarbij men pas in het laatste stadium van het selectieschema, als het materiaal niet meer zo omvangrijk is, de beproeving uitvoert in mengcultuur. Bevredigend is dit advies echter niet. Het gevaar bestaat namelijk dat tijdens selectie in monocultuur waardevolle ouders worden opgeruimd. Bovendien is aan zo'n voorselectie in dichte zaaisels in monocultuur vaak al een keuze in afzonderlijke planten in monocultuur voorafgegaan. De basis van de selectie wordt dan erg onzeker. De vraag rijst dus of er geen methode te vinden is, die de toetsing in mengteelt eerder dan in de laatste fase van het selectieschema mogelijk maakt. Ook Tanner et al. (1960) komen uit op deze vraag en formuleren hun wensen als volgt: 'The importance of a rapid, inexpensive, alternate method which could in part, replace hand separations, cannot be overemphasized'.

# 3 Doel van het onderzoek

Met timothee als proefplant is in de eerste plaats getracht een bijdrage te leveren tot de kennis van de methoden, die de kweker gebruikt voor de opbrengstbepaling. Veel aandacht is hierbij besteed aan de vraag of toetsing in mengteelt[1] voor de kweker mogelijk is en of een dergelijke toetsing betere resultaten geeft dan de gebruikelijke toetsing in monocultuur.

In de tweede plaats is een onderzoek verricht naar de overerving van de opbrengst.

Tenslotte is aangegeven welke consequenties de verkregen gegevens hebben voor het selectieschema.

Timothee *(Phleum pratense)* is een overblijvend polvormend gras met een grote verspreiding in de gematigde luchtstreken. Door de goede winterhardheid kan timothee ver naar het noorden doordringen, wat dit gras in Scandinavië en Canada zeer populair heeft gemaakt. Verbouw in zuidelijke streken is echter ook mogelijk. Het Amerikaanse ras Marietta vormt zelfs in Kenia nog bloeiwijzen (Birch, 1958). Na Engels raaigras is de behoefte aan zaaizaad van timothee zowel op de Europese- als op de wereldmarkt, het hoogst van alle grassen (Herztsch, 1956).

In de Nederlandse graslanden komt timothee algemeen voor. Bij een onderzoek van 1577 percelen troffen Kruijne et al. (1967) in 66,6% van de percelen timothee aan. Het gemiddelde drooggewichtspercentage was 1,2%. De Rassenlijst onderscheidt hooitype, tussentype en weidetype. Ze worden gebruikt in mengsels voor blijvend grasland en meerjarige kunstweiden. Het weidetype is sinds kort ook een bestanddeel van mengsels voor sportvelden, boomgaarden en wildweiden.

In Nederland is het weidetype inheems, het tussentype is vrij zeldzaam Van Dijk (1955). Het hooitype vindt men alleen op ingezaaide percelen, maar het kan zich wel tot enkele tientallen jaren handhaven.

Timothee is een kruisbevruchter, hoewel vooral bij het hooitype het percentage zelfbevruchting niet mag worden verwaarloosd. De genetische basis van de zelfincompatibiliteit is onbekend (Julén, 1959). De bloemen zijn vaak enigszins protogyn, maar door verschillen in bloeitijd van de vele bloeiwijzen die de plant vormt, zal dit echter weinig kunnen bijdragen tot de zelfincompatibiliteit. Het polyploïde karakter van timothee (2n = 42) compliceert het genetisch onderzoek. Volgens Nordenskiöld

1. Er werd uitgegaan van de veronderstelling dat de weidebouw ook in de toekomst zal worden bedreven in mengsels (zie Hoofdstuk 8).

(1953 en 1957) gedraagt timothee zich als een autohexaploïd. Voor langdurige experimenten heeft timothee echter de prettige eigenschap zich zeer gemakkelijk vegetatief te laten vermeerderen, terwijl de klonen lang in stand kunnen worden gehouden. Bij sommige van de gebruikte klonen van het hooitype dat duidelijk minder persistent is dan het weidetype, is dat al meer dan 20 jaar gelukt.

Het proefmateriaal was afkomstig van 6000 planten, als bewortelde spruiten in Nederlandse graslanden verzameld. Daaruit werden na twee jaar observeren de klonen geselecteerd, die bij de experimenten zijn gebruikt.

# 4 Het onderzoek met monoculturen

## 4.1 Materiaal en methoden

Het eigen onderzoek met monoculturen omvatte 12 timothee families, die op drie manieren werden getoetst.

Overzicht van de proef:
Ligging: Proefveld Wolfheze, zandgrond met 7% organische stof, pH-KCl 4,7.
Aanleg: Voorjaar 1955.
Proefjaren: 1956 en 1957.
Materiaal: 6 families van het hooitype, schietdatum[2] in de eerste week van juni, duizendkorrelgewicht ongeveer 0,45 g; 6 families van het weidetype, schietdatum in de laatste week van juni, duizendkorrelgewicht ongeveer 0,35 g. Het zaad was gewonnen in geïsoleerde polycross-blokken, die per type meer klonen bevatten. De ouderklonen waren oorspronkelijk als spruit verzameld in Nederlandse graslanden (hoofdstuk 3).
Toetsmethoden:
1. Afzonderlijke planten, 10 per familie, 6 herhalingen. De planten werden eerst opgekweekt in de kas, later op het proefveld uitgezet in een verband van 40 × 50 cm.
2. Gezaaide rijen van 3,3 m lengte, rijafstand 50 cm, 6 herhalingen, 0,2 g zaad per strekkende meter.
3. Breedwerpig gezaaide veldjes van 4 × 1,2 m, 4 herhalingen, naar 10 kg/ha. (Normaal is 17–20 kg, in de loop van het jaar werd echter een goede stand bereikt.)
Bemesting: Jaarlijkse basisbemesting: 160 kg $K_2O$/ha (patentkali), 120 kg $P_2O_5$ (superfosfaat). Jaarlijkse N-giften: Toetsmethode 1: voorjaar 40 kg N/ha (kalkammonsalpeter), 20 kg/ha na elke snede; Toetsmethode 2: voorjaar 60 kg N/ha (kalkammonsalpeter), 20 kg/ha na elke snede. Toetsmethode 3: voorjaar 80 kg N/ha (kalkammonsalpeter), 30 kg/ha na elke snede. De differentiatie in N-gift was nodig om de onderdelen in een vergelijkbare toestand te brengen: bij gelijke hoeveelheden N zouden òf de veldjes te schraal of de afzonderlijke planten te weelderig zijn opgegroeid.
Maaidata: In 1956: 12 juni en 30 juli; in 1957: hooitypen 14 juni en 28 augustus, weidetypen 24 juni en 28 augustus. Laatste maaidatum in beide jaren ongeveer 1 oktober (opbrengsten niet gewogen, geen bemesting). Maaihoogte normaal (ongeveer 5 cm).
Bepalingen: Weidetypen: in 1956 en 1957, opbrengst aan vers gras van 2 sneden, gehalte aan droge stof van de breedwerpig gezaaide veldjes. Hooitypen: in 1956: opbrengst aan vers gras van 2 sneden van gezaaide rijen en veldjes. Gehalte aan droge stof van veldjes. De stand van de afzonderlijke planten was onregelmatig, zodat van wegen werd afgezien. Hooitypen in 1957: Opbrengst aan vers gras van 2 sneden; van de veldjes ook gehalte aan droge stof.
Extra bepalingen: 31 mei 1957: hoogte (afstand grond tot hoogste punt van de plant) en diameter op 5 cm boven de grond van alle afzonderlijke planten van het hooitype. Hoogte van alle breedwerpig gezaaide veldjes; 4 metingen per veldje op éénderde van de diagonaal.

2. Schietdatum: het tijdstip waarop de punten van minstens drie bloeiwijzen te voorschijn zijn gekomen (Jenkins, 1930).

## 4.2 Resultaten

Daar niet bij alle toetsmethoden het drogestofgehalte van de objecten is bepaald, zal eerst voor de breedwerpig gezaaide veldjes worden nagegaan, hoe het verband ligt tussen de versgewichten en de drogestofopbrengsten (tabel 1). De correlatiecoëfficiënten zijn hoog en significant, behalve voor de eerste snede van de hooitypen in 1957.

Uit een nadere bestudering van de cijfers is gebleken dat in 1957 zowel bij de hooi- als bij de weidetypen in beide sneden significante verschillen in drogestofgehalte tussen de families bestonden, maar dat alleen in de eerste snede van 1957 bij de hooitypen de verschillen in gehalte duidelijk niet parallel liepen met de verschillen in versgewicht. In 1956 kwamen er geen significante verschillen in drogestofgehalte voor tussen de families van één type. Ondanks de goede overeenstemming tussen vers- en drooggewichten in de meeste sneden, is het weglaten van de bepaling van de droge stof toch niet aanbevelenswaardig.

Een belangrijke vraag is of de correlaties tussen de toetsmethoden voldoende hoog zijn, om tot gelijkwaardigheid van de methoden te besluiten. Tabel 2 laat zien dat dit voor de weidetypen niet het geval is.

Tabel 1. Correlaties tussen gemiddeld vers gewicht en gemiddelde opbrengst aan droge stof van breedwerpig gezaaide veldjes timothee berekend over twee jaar met twee sneden per jaar over vier herhalingen.

| | 1956 | | | 1957 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | snede 1<br>1st cut | snede 2<br>2nd cut | totaal<br>total | snede 1<br>1st cut | snede 2<br>2nd cut | totaal<br>total |
| Weidetypen/pasture types | 0,973** | 0,956** | 0,971** | 0,931** | 0,818* | 0,844* |
| Hooitypen/hay types | 0,856* | 0,987** | 0,963** | 0,575 | 0,979** | 0,922** |

Table 1. Correlations between mean green weight and mean dry matter yield of broadcast timothy plots calculated for two years with 2 cuts per year in 4-fold.

Tabel 2. Correlaties tussen jaaropbrengsten (vers gewicht) van timothee (weidetype en hooitype) bij drie toetsmethoden.

| Toetsmethode/test method | 6 families weidetype<br>6 families pasture type | | | 6 families hooitype<br>6 families hay type | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1956 | 1957 | 1956 + 1957 | 1956 | 1957 | 1956 + 1957 |
| Breedwerpig – gezaaide rijen<br>broadcasted – sown rows | 0,769 | 0,606 | 0,855* | 0,401 | 0,880* | 0,929** |
| Breedwerpig – vrijstaande planten<br>broadcasted – single plants | 0,626 | 0,548 | 0,674 | | 0,932** | |
| Gezaaide rijen – vrijstaande planten<br>sown rows – single plants | 0,739 | 0,424 | 0,732 | | 0,820* | |

Table 2. Correlations between annual yields (fresh weight) of timothy (pasture type and hay type) in a three-way test.

Voor de families van het hooitype liggen de berekende waarden gunstiger. Voor het jaar 1957 zijn de berekende correlaties alle hoog en significant.

De correlatiecoëfficiënten voor de totale opbrengsten zijn vrijwel steeds hoger dan voor de beide jaren afzonderlijk. Bij meerjarige gewassen betekent een tweede proefjaar dat de waarnemingen aan dezelfde objecten en op dezelfde plaats worden voortgezet. De resultaten van de verschillende proefjaren zijn dus nauwer met elkaar verbonden dan bij éénjarige gewassen.

De suggestie is wel gedaan dat de opbrengst van de afzonderlijke planten als criterium in waarde zou stijgen, wanneer rekening wordt gehouden met de doorsnede van de plant, zodat men beter de produktie per oppervlakte benadert. Daarom werden in 1957 bij het hooitype ook metingen van de lengte en diameter van de afzonderlijke planten verricht. Tabel 3 laat zien, dat in veel gevallen de hoogte van de afzonderlijke planten duidelijk gecorreleerd was met de opbrengst. Dit geldt voor alle drie toetsmethoden in ongeveer gelijke mate. De drogestofopbrengst van de veldjes is apart vermeld omdat de opbrengsten aan vers gras en aan drogestof in de eerste snede (14/6) van 1957 weinig correleerden.

De hoogte van het gewas is in dit materiaal dus een belangrijke factor van de opbrengst geweest. Dit blijkt ook uit het nauwe verband tussen beide in de veldjes waar-

Tabel 3. Correlaties tussen gemiddelde planthoogte en gemiddelde plantdiameter van timotheefamilies (hooitype) en hun opbrengsten bij verschillende toetsmethoden (1957).

| Opbrengst/yield | Hoogte vrijstaande planten<br>height of single plants<br>31/5 | Diameter vrijstaande planten<br>diameter of single plants<br>31/5 |
|---|---|---|
| *Toetsmethode: veldjes/test method: plots* | | |
| vers gewicht/fresh weight 14/6 | +0,493 | −0,325 |
| vers gewicht/fresh weight 28/8 | +0,856* | −0,208 |
| totaal/total | +0,978** | −0,362 |
| droog gewicht/dry weight 14/6 | +0,928** | −0,261 |
| droog gewicht/dry weight 28/8 | +0,888* | −0,178 |
| totaal/total | +0,946** | −0,218 |
| *Toetsmethode: rijen/test method: rows* | | |
| vers gewicht/fresh weight 14/6 | +0,666 | +0,307 |
| vers gewicht/fresh weight 28/8 | +0,908* | −0,214 |
| totaal/total | +0,876* | +0,028 |
| *Toetsmethode: vrijstaande planten/test method: single plants* | | |
| vers gewicht/fresh weight 14/6 | +0,759 | −0,038 |
| vers gewicht/fresh weight 28/8 | +0,991** | −0,252 |
| totaal/total | +0,929** | −0,159 |
| *Hoogte vrijstaande planten*<br>*height of single plants* | | −0,246 |

Table 3. Correlations between mean plant height and mean plant diameter of timothy families (haytype) and their yields for different test methods (1957).

op tabel 4 betrekking heeft: in de eerste snede zijn de correlatiecoëfficiënten zeer hoog en zeer significant; in de tweede zijn ze wat lager maar blijven hoog en significant. Voor de eerste snede van het hooitype geven de hoogtemetingen zelfs een nauwer verband met de opbrengst aan drogestof dan de verse gewichten van de families.

De gemiddelde hoogte van de afzonderlijke planten blijkt ook nauw gecorreleerd te zijn met de gemiddelde hoogte van het corresponderende veldje. Het verband tussen beide grootheden dat alleen voor de hooitypen kan worden berekend, levert de zeer hoge en zeer significante waarde r = 0,987**.

Voor de gemiddelde doorsnede van de planten blijkt de correlatie met de opbrengst vrijwel steeds negatief te zijn, maar de coëfficiënten zijn zonder uitzondering laag en niet significant. De gemiddelde hoogte en de gemiddelde diameter per familie zijn eveneens negatief gecorreleerd. Berekent men echter de correlatie voor alle 342 planten, dan levert dit de significante en positieve maar zeer lage waarde op r = 0,22**.

Als benadering van de opbrengst is de hoogte van de plant dus beter geschikt dan de diameter. Hierbij dient wel bedacht te worden dat de persistentie meestal het hoogst is bij platgroeiende planten, de typen die niet altijd de langste halmen vormen. Voor deze hooitype-planten was de correlatie tussen hoogte en diameter niettemin positief, zoals reeds vermeld.

Bij het hanteren van de positieve correlatie tussen hoogte en opbrengst mag niet worden vergeten, dat het hier gaat om de maaibare produktie. Zoals Jones (1959) heeft opgemerkt kunnen de werkelijke produktieverhoudingen wat anders liggen omdat van platte planten een groter gedeelte na het maaien op het veld achterblijft.

Hoewel voor de veldjes reeds een duidelijk verband werd gevonden tussen de hoogte van het gewas en de opbrengst aan drogestof (tabel 4), is het niet ondenkbaar, dat door vaker de hoogte te meten dit verband nog beter had kunnen worden, vooral in de tweede snede. De hoogte werd gemeten op 31 mei, terwijl de opbrengsten werden bepaald in juni en op 28 augustus. De literatuur (zie Bakhuis, 1960) heeft zich ook bezig gehouden met de vraag, of wegen en bepaling van de drogestof niet vervangen kunnen worden door hoogtemeting en schatting van de dichtheid van de zode. Uit het onderzoek van Bakhuis (1960) bleek dat de lengte van het gras een even goede maat verschafte voor de opbrengst als de lengte maal de geschatte dichtheid.

In een grasland heeft men te maken met mengsels van soorten. Het is waarschijnlijk dat dan door plaatselijke verschillen in botanische samenstelling de verschillen in dichtheid eerder invloed hebben dan in veldjes met slechts één grassoort van één type.

Tabel 4. Correlaties tussen gemiddelde hoogte van breedwerpig gezaaide veldjes (in 4-voud) en de opbrengst aan droge stof bij twee timothee-typen (1957).

| | 1e snede/1st cut | 2e snede/2nd cut | Totaal/total |
|---|---|---|---|
| 6 Weidetype/6 pasture type | 0,949** | 0,817* | 0,951** |
| 6 Hooitype/6 hay type | 0,956** | 0,863* | 0,942** |

Table 4. Correlations between mean height and dry matter yield of two broadcasted timothy types (4 replicates; 1957).

Bovendien is de kweker bij vergelijking van zijn selecties met standaardrassen meer geïnteresseerd in relatieve opbrengsten dan de absolute. Een omrekening van 'hoogte' in 'werkelijke opbrengst' kan daarom achterwege blijven. De hoogtemetingen zijn daarom door de kweker eenvoudiger te hanteren dan door een onderzoeker, die in de werkelijke opbrengst van gebruikspercelen is geïnteresseerd.

In het voorgaande zijn de uitkomsten van de verschillende toetsmethoden bezien op hun onderlinge overeenstemming. Als veredelaar zou men ook kunnen nagaan, welke toetsing het best de genetische verschillen tussen de ouderklonen aanwijst, zoals Opsahl (1964) heeft gedaan. Dit is hier niet gebeurd omdat het weinig zin heeft verschillen op te sporen die geen kans maken van belang te zijn voor de praktijk. Dit houdt ook een afwijzing in van het standpunt van Green & Eyles (1969), die menen dat, als de kweker op zijn proefvelden produktieverhogingen vindt bij bepaalde ongebruikelijke plantsystemen, de praktijk deze systemen maar moet overnemen. De kweker mag wel verlangen, dat zijn rassen op een passende wijze worden behandeld; een ingrijpende verandering van de teeltwijze met als enig doel de betere kwaliteiten van een bepaald ras te benutten, zal echter slechts zelden lonend zijn.

Samenvatting hoofdstuk 4:

1. Van 12 families, 6 van het hooitype en 6 van het weidetype, werd in twee proefjaren de opbrengst bepaald. Elke familie werd getoetst als afzonderlijke planten, als gezaaide rijen en als breedwerpig gezaaide veldjes.

2. Tussen de verse gewichten en de opbrengsten aan droge stof van veldjes bestond een nauw verband (tabel 1), behalve bij de eerste snede van de hooitypen in 1957.

3. De uitkomsten van de drie toetsmethoden vertonen voor de hooitypen een bevredigende overeenstemming (tabel 2). Voor de weidetypen kon een dergelijke overeenkomst niet worden aangetoond. Slechts tussen de breedwerpig gezaaide veldjes en de gezaaide rijen werd voor de gesommeerde opbrengsten van de twee proefjaren een hoge en significante correlatie gevonden (tabel 2).

4. De hoogte van het gras in de veldjes bleek zowel bij hooi- als bij weidetypen nauw gecorreleerd te zijn met de opbrengst aan droge stof (tabel 4).

5. Bij het hooitype werden hoogte en diameter van de afzonderlijke planten gemeten. Tussen de gemiddelde hoogten van de afzonderlijke planten per familie en de opbrengsten in alle toetsmethoden werden hoge en significante correlatiecoëfficiënten berekend (tabel 3).

6. De correlatie tussen hoogte en diameter van planten was positief en significant, maar zeer laag.

7. De gemiddelde diameter van de afzonderlijke planten bleek niet significant gecorreleerd te zijn met de opbrengsten in de drie toetsmethoden. De berekende waarden waren zeer laag en meestal negatief (tabel 3).

# 5 Het onderzoek met mengteelt

## 5.1 Methoden

Bij het onderhavige onderzoek is allereerst gezocht naar een methode om timothee-families te toetsen in mengteelt zonder tijdrovende botanische analyses of gecompliceerde schattingen, geschikt voor veel objecten, en bij voorkeur weinig zaad per object vragend.

Bij het zoeken naar een dergelijke methode bood de literatuur enkele aanknopingspunten. Caputa (1949) beoordeelde het concurrentievermogen van de belangrijkste gras- en klaversoorten door ze uit te zaaien in afwisselende dicht tegen elkaar gelegen rijen. Patterson & Law (1952) deden zoiets bij het beoordelen van grasrassen, door ze uit te zaaien in afwisselende rijen met luzerne. Het lag voor de hand te proberen ook timothee-families op deze wijze te toetsen, bijvoorbeeld met Engels raaigras, een agressief gras, waarmee timothee vaak wordt uitgezaaid.

In de eerste eigen proeven werden deze grassen uitgezaaid in afwisselende rijen van 1 m lengte met een onderlinge afstand van 7½ cm. De looppaden werden ingezaaid met Engels raaigras. Het bleek dat vroegbloeiende families bij deze nauwe rijafstand nog wel afzonderlijk konden worden beoordeeld, maar dat bij de laatbloeiende typen, die beter uitstoelen, moeilijkheden optraden. Daar de onderdrukking door Engels raaigras zich goed manifesteerde, werd bij latere proeven de rijafstand dan ook vergroot, eerst tot 10 cm, later tot 15 cm. Tevens werden daarbij terwille van de overzichtelijkheid, tussen de timothee-rijen twee rijen Engels raaigras gezaaid: de timothee-families kwamen daardoor verder uit elkaar te liggen wat het doen van waarnemingen vergemakkelijkte. Het gewas als geheel gezien bleef goed gesloten.

In de eerste proeven werden de prestaties van de timothee-families vastgelegd in schattingscijfers. Later werden de rijen timothee afgesneden en gewogen.

De eerste ervaringen wekten de indruk dat op deze wijze inderdaad verschillen in produktie onder concurrentie konden worden gemeten, zonder dat een botanische analyse nodig was. Ook de reproduceerbaarheid van de resultaten bleek goed te zijn. Zo werd in jaren 1957–1959 van 11 polycross families van het hooitype de opbrengst geschat (schaal van 1–10) in concurrentie met Engels raaigras, terwijl in 1962–1963 bij dezelfde families, getoetst op dezelfde wijze, de verse opbrengst werd gewogen. Tussen de gemiddelde geschatte opbrengsten en de gewogen gemiddelde opbrengsten in de tweede proef, werd een correlatiecoëfficiënt berekend van $r = 0{,}79^{**}$.

Nadat met deze wijze van toetsen enige ervaring was opgedaan, werd aan het toetsen in concurrentie nog een variant toegevoegd, namelijk het beproeven van afzonderlijke

timothee-planten in een zode van Engels raaigras. Deze werden meestal 's winters opgekweekt in de kas en in het vroege voorjaar uitgezet op een proefveld, dat breedwerpig was ingezaaid met Engels raaigras. Het planten gebeurde wanneer het raaigras enkele centimeters boven de grond stond.

### *5.1.1 Proef met zeven objecten en zes toetsmethoden*

Bij het vergelijken van toetsmethoden staat men voor de keuze òf de wijze van toetsen sterk te variëren en het aantal families te beperken, òf minder methoden te gebruiken met meer families. Bij de hier te bespreken proef, die werd uitgevoerd in de jaren 1965–1967, werd tot het eerste besloten; ze omvatte 6 methoden en 7 objecten (zes families en een standaardras). De voorgeschiedenis van de families was als volgt. Aan de proef ging in 1962 en 1963 een klonentoets vooraf. Elf vroegbloeiende klonen werden op drie manieren beproefd:

1. als afzonderlijke planten op 50 × 50 cm in monocultuur,
2. als afzonderlijke planten op dezelfde afstanden maar nu in een zode van Engels raaigras en
3. als 2 maar nu in beemdlangbloem.

Bij de produktie bleek een vrij goed verband te bestaan tussen de toetsing in Engels raaigras en in beemdlangbloem (tabel 5), in tegenstelling tot die in Engels raaigras en in monocultuur. Alleen voor de tweede snede van 1963 bereikte de correlatiecoëfficiënt een significante waarde r = 0,60*. Tussen de resultaten in beemdlangbloem en die in monocultuur bleef de corrrelatiecoëfficiënt alleen in de eerste snede van 1963 beneden het significante niveau.

Uit deze groep van 11 klonen werden er 6 uitgekozen, waarvan tabel 6 de opbrengsten geeft. De klonen 40 en 65 kenmerkten zich bij elke toetsmethode door een hogere opbrengst. Kloon 34 kwam pas duidelijk naar voren bij toetsing in concurrentie met Engels raaigras en beemdlangbloem.

In dezelfde jaren werden ook nakomelingen van deze klonen getoetst in rijen in

Tabel 5. Correlaties tussen de opbrengsten van 11 timothee-klonen (hooitype) in monocultuur en in concurrentie met Engels raaigras of beemdlangbloem.

| | 1962 | | 1963 | |
|---|---|---|---|---|
| | snede/cut 1 | snede/cut 2 | snede/cut 1 | snede/cut 2 |
| Beemdlangbloem – monocultuur<br>meadow fescue – monoculture | +0,62* | +0,65* | +0,05 | +0,74** |
| Engels raaigras – monocultuur<br>perennial ryegrass – monoculture | +0,02 | +0,38 | −0,05 | +0,60* |
| Engels raaigras – beemdlangbloem<br>perennial ryegrass – meadow fescue | +0,71* | +0,87** | +0,72* | +0,92** |

Table 5. Correlations between yields of 11 timothy clones (hay type) in monoculture and in competition with perennial ryegrass or meadow fescue.

Tabel 6. Produktie aan vers gras in kg van zes timothee-klonen in monocultuur en in concurrentie met beemdlangbloem of Engels raaigras (gemiddelden over 1962 en 1963, 2 sneden per jaar; in monocultuur 6, in concurrentie 3 planten per kloon per herhaling). Objecten met dezelfde letter: niet significant verschillend.

| Kloon/clone | In monocultuur in monoculture | In beemdlangbloem in meadow fescue | In Engels raaigras in perennial ryegrass |
|---|---|---|---|
| 40 | 3,615[a] | 0,591[a] | 0,428[a] |
| 65 | 3,384[b] | 0,379[b] | 0,299[b] |
| 34 | 2,652[d] | 0,325[c] | 0,186[c] |
| 39 | 3,043[c] | 0,250[d] | 0,126[d] |
| 64 | 3,012[c] | 0,238[d] | 0,102[d] |
| 55 | 2,588[d] | 0,166[e] | 0,064[e] |

Table 6. Green yield in kg of six timothy clones in monoculture and in competition with meadow fescue or perennial ryegrass (averages over 1962 and 1963, 2 cuts a year; in monoculture 6, in competition 3 plants per clone per replicate). Data with the same letter do not significantly differ.

concurrentie met Engels raaigras; alleen de uit kloon 39 ontstane familie week af van de overige vijf families door een significant lagere opbrengst. (De families waren gewonnen via een polycross, die behalve de zes genoemde klonen ook andere bevatte.)

Als een selectie in positieve richting voor produktie in mengteelt werden de klonen 40, 65 en 34 bij elkaar gezet voor zaadwinning; als een selectie in negatieve richting gebeurde dit met de klonen 55, 64 en 39. Uit latere experimenten bleek dat kloon 55 hierbij te laag was gewaardeerd. Het zaad werd per kloon geoogst in 1964.

Overzicht van de proef:
Ligging: Proefveld Wolfheze, zandgrond met 7% organische stof, pH-KCl 4,7.
Aanleg: Voorjaar 1965. In 1966 nog enige veldjes voor methode 6.
Proefjaren: 1966 en 1967.
Materiaal: 6 families timothee-hooitype, schietdatum ongeveer 2e week juni, duizendkorrelgewicht ongeveer 0,6 g; als standaardras Barmoti (voorheen Timothee hooitype Barenza geheten). Engels raaigras, ras Barlenna (voorheen laat hooitype Barenza) duizendkorrelgewicht 1,3 g. Kropaar, ras Dactimo (voorheen Mommersteeg's kropaar).
Toetsmethoden voor timothee-objecten:

1. Afzonderlijke planten, 40 cm in de rij, 50 cm tussen de rijen, 10 planten per herhaling: 7 objecten in 6 herhalingen.
2. Gezaaide rijen van 4 m (0,3 g/m), rijafstand 50 cm; verder als 1.
3. Afzonderlijke planten, 50 × 50 cm, 25 planten per herhaling, in 14 dagen tevoren breedwerpig gezaaid (30 kg/ha) Engels raaigras; verder als 1.
4. Gezaaide rijen van 1,50 m (0,3 g/m), afgewisseld met 2 rijen Engels raaigras (0,5 g/m), rijafstand 15 cm, 2 rijen per herhaling; verder als 1.
5. Als 4, maar kropaar (0,4 g/m) i.p.v. Engels raaigras.
6. Breedwerpig gezaaide veldjes van 2 × 2 m, gemengd met Engels raaigras (8 kg of 26,7% timothee[3], 22 kg Engels raai per ha), 6 herhalingen; door zaadgebrek: voor fam. 39 vier herhalingen, fam. 40 vervalt. (In 1966 nog uitgezaaid: 5 veldjes voor fam. 39 en 3 voor fam. 40).

Bemesting: Jaarlijkse algemene basisbemesting: 160 kg/ha $K_2O$ (patentkali), 120 kg/ha $P_2O_5$ (super-

3. Mengsels voor blijvend grasland van de Rassenlijst bevatten 14–22% timothee.

fosfaat). Jaarlijkse N-giften (kalkammonsalpeter): methoden 1 en 2: 80 kg/ha voorjaar, 40 kg/ha na eerste snede; methoden 3–6: 120 kg/ha voorjaar, 80 kg na eerste snede (zie 4.1). Na tweede snede: samengestelde meststof (zie 3.2.1): methoden 1 en 2: 48 kg N, 72 kg $K_2O$, 40 kg $P_2O_5$/ha; methoden 3–6: 72 kg N, 108 kg $K_2O$, 60 kg $P_2O_5$/ha.

Maaidata: In 1966: methoden 1–5 op 31 mei en 16 augustus, methode 6 op 13 juni en 30 augustus; in 1967: methoden 1–5 op 22 mei en 16 juli; methode 6 op 22 mei en 13 juli; laatste niet gewogen: ongeveer 1 oktober.

Bepalingen: Methoden 1–5 opbrengst aan droge stof (1 en 2 bepaling van het drogestofgehalte alleen in 1e en 6e herhaling); methode 6 botanische samenstelling (De Vries, 1937).

Extra bepalingen: In 1965: methoden 1–5 vers gewicht, methode 6 botanische analyse. Najaar 1967: frequentieverdeling van de opbrengst binnen 2 families in toestmethode 1 en 3.

Bij deze toetsmethoden zijn verschillende typen van concurrentie te onderscheiden:

methode 1: hoogstens zwakke intraspecifieke concurrentie,

methode 2: in hoofdzaak intraspecifieke concurrentie in de rijen,

methode 3: alleen interspecifieke concurrentie,

methode 4–6: zowel intra- als interspecifieke concurrentie; bij de gebruikte combinaties is de laatste meestal het sterkst.

### *5.1.2 Resultaten*

Bij de beoordeling van mengteelten rijst de vraag, waarop de onderzoeker zijn aandacht zal richten: op het aandeel van timothee in het gewas of op de totale opbrengst? Nissen (1960) wil de totale opbrengst als criterium kiezen en de botanische samenstelling meer zien als een maat voor de kwaliteit; anderen richten zich meer op het percentage van de onderzochte soort in het mengsel. In verband met het zwakke concurrentievermogen van timothee ten opzichte van Engels raaigras gaat het er echter in Nederland om in hoeverre de uitgezaaide timothee zich in de zode vestigt en handhaaft. Daarom is hier steeds de opbrengst van timothee in de mengteelt bepaald en deze gebruikt als criterium.

Familie 40 kon door gebrek aan zaad niet worden opgenomen in toetsmethode 6. Daarom zijn de correlatiecoëfficiënten berekend voor twee gevallen, namelijk zonder familie 40 (dus voor zes objecten en zes toetsmethoden) en met familie 40 (zeven objecten en vijf toetsmethoden). Tabel 7 geeft deze correlaties voor de gemiddelde opbrengsten aan droge stof over 1966 en 1967. Voor toetsmethode 6 is het gemiddelde percentage timothee in de zode genomen.

De correlatiecoëfficiënten voor zes objecten blijken op één uitzondering na significant en meestal zeer hoog te zijn. Alleen tussen methode 3 (afzonderlijke planten in Engels raaigras) en methode 5 (afwisselend gezaaide rijen in kropaar) blijft de correlatiecoëfficiënt beneden het significantieniveau. De correlaties voor de gezaaide rijen in kropaar liggen trouwens over de gehele linie wat lager, met uitzondering van die met toetsmethode 2 (gezaaide rijen in monocultuur). Opvallend is het nauwe verband tussen de resultaten van methode 6 (breedwerpig gezaaide veldjes met Engels raaigras) en die van de andere toetsmethoden. De correlatie tussen de beide toetsingen in monocultuur, methode 1 (afzonderlijke planten) en methode 2 (gezaaide rijen in monocultuur) ligt in deze proef ook op een zeer hoog niveau.

Het betrekken van familie 40 in de correlatieberekeningen veroorzaakt vrijwel

Tabel 7. Correlaties tussen de gemiddelde opbrengsten aan droge stof bij 6 toetsmethoden voor de jaren 1966–1967. In veldjes met Engels raaigras is het gemiddeld % timothee gebruikt.

| | Gezaaide ruime rijen in monocultuur | Afzonderlijke planten in Eng. raaigras | Gezaaide nauwe rijen afwisselend met Engels raaigras | Gezaaide nauwe rijen afwisselend met kropaar | Breedwerpig gezaaid met Engels raaigras | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Vrijstaande planten in monocultuur | | | | | | Spaced plants in monoculture |
| 6 objecten | 0,955** | 0,976** | 0,981** | 0,837* | 0,998** | 6 entries |
| 7 objecten | 0,893** | 0,841* | 0,893** | 0,832* | | 7 entries |
| Gezaaide ruime rijen in monocultuur | | | | | | Wide sown rows in monoculture |
| 6 objecten | | 0,912* | 0,949** | 0,943** | 0,995** | 6 entries |
| 7 objecten | | 0,556 | 0,661 | 0,834* | | 7 entries |
| Afzonderlijke planten in Eng. raaigras | | | | | | Spaced plants in per. ryegrass |
| 6 objecten | | | 0,922** | 0,735 | 0,966** | 6 entries |
| 7 objecten | | | 0,936** | 0,696 | | 7 entries |
| Gezaaide nauwe rijen afwisselend met Eng. raaigras | | | | | | Close sown rows altern. with perennial ryegrass |
| 6 objecten | | | | 0,881* | 0,989** | 6 entries |
| 7 objecten | | | | 0,847* | | 7 entries |
| Gezaaide nauwe rijen afwisselend met kropaar | | | | | | Close sown rows alternating with cocksfoot |
| 6 objecten | | | | | 0,848* | 6 entries |
| | Wide sown rows in monoculture | Spaced plants in perennial ryegrass | Close sown rows alternating with per. ryegrass | Close sown rows alternating with cocksfoot | Broadcasted with perennial ryegrass | |

Table. Correlations between dry matter yields for 6 test methods for the years 1966–1967. From the broadcasted plots the mean % of timothy is taken.

algemeen een daling van de coëfficiënten; alleen die tussen methode 3 (afzonderlijke planten in Engels raaigras) en methode 4 (gezaaide rijen afwisselend met rijen Engels raaigras) blijven op hetzelfde hoge niveau. Het belangrijkste effect van het meetellen van familie 40 is dat de correlatiecoëfficiënten van methode 2 (gezaaide rijen in mono-

cultuur) met de toetsingen in Engels raaigras volgens de methoden 3 en 4 beneden het significantie niveau zakken. In dit verband is het jammer dat familie 40 niet kon worden opgenomen bij methode 6. Later zal duidelijk worden gemaakt, dat dan hoogstwaarschijnlijk ook de correlatiecoëfficiënt tussen de methoden 2 en 6 zou zijn gedaald.

In tabel 8 zijn de methoden nog verder vergeleken door per jaar de volgorde van de families te geven. De F-waarden zijn bij toetsing in Engels raaigras volgens de methoden 3, 4 en 6 aanmerkelijk hoger dan bij toetsing in monocultuur volgens de methoden 1 en 2; bij toetsing als afzonderlijke planten (methode 1) is de F-waarde in 1966 zelfs

Tabel 8. Zeven timothee-objecten na toetsing op 6 manieren gerangschikt naar afnemende opbrengst aan droge stof (voor de breedwerpig gezaaide veldjes naar percentage droog gewicht, 6 objecten).

| Geen interspecifieke concurrentie | | Met interspecifieke concurrentie | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| vrijstaande planten in monocultuur | gezaaide ruime rijen monocultuur | afzonderlijke planten in Eng. raaigras | gezaaide rijen afwisselend met Eng. raaigras | gezaaide nauwe rijen afwisselend met kropaar | breedwerpig gezaaid met Engels raaigras |
| 1966 | | | | | |
| 55 | $34^{a}$ | $65^{a}$ | $34^{a}$ | $34^{a}$ | $34^{a}$ |
| 40 | $64^{ab}$ | $34^{a}$ | $65^{ab}$ | $64^{ab}$ | $65^{b}$ |
| 34 | $55^{abc}$ | $40^{a}$ | $40^{ab}$ | $65^{ab}$ | $64^{c}$ |
| 64 | $65^{abcd}$ | $55^{b}$ | $64^{bc}$ | $55^{ab}$ | $55^{cd}$ |
| 65 | $40^{bcd}$ | $St^{b}$ | $55^{bc}$ | $40^{bc}$ | $39^{de}$ |
| 39 | $St^{cd}$ | $64^{b}$ | $39^{cd}$ | $39^{c}$ | $St^{e}$ |
| St | $39^{d}$ | $39^{b}$ | $St^{d}$ | $St^{c}$ | |
| F-waarde 1,27<br>F value | 2,44* | 6,89** | 6,81** | 3,81** | 23,44** |
| 1967 | | | | | |
| $65^{a}$ | $65^{a}$ | $40^{a}$ | $40^{a}$ | $40^{a}$ | $65^{a}$ |
| $34^{a}$ | $34^{ab}$ | $65^{ab}$ | $34^{a}$ | $65^{ab}$ | $34^{a}$ |
| $40^{b}$ | $64^{ab}$ | $34^{b}$ | $65^{a}$ | $64^{ab}$ | $55^{b}$ |
| $55^{b}$ | $39^{b}$ | $55^{c}$ | $64^{b}$ | $34^{ab}$ | $64^{b}$ |
| $64^{b}$ | $40^{b}$ | $64^{cd}$ | $55^{b}$ | $55^{bc}$ | $38^{c}$ |
| $St^{b}$ | $55^{bc}$ | $St^{d}$ | $St^{b}$ | $39^{bc}$ | $St^{d}$ |
| $39^{b}$ | $St^{c}$ | $39^{d}$ | $39^{b}$ | $St^{c}$ | |
| F-waarde 6,67**<br>F value | 3,58** | 15,81** | 8,01** | 3,53** | 24,57** |
| spaced plants in monoculture | wide sown rows in monoculture | spaced plants in per. ryegrass | close sown rows altern. with perennial ryegrass | close sown rows alternating with cocksfoot | broadcasted with per. ryegrass |
| No interspecific competition | | Interspecific competition present | | | |

St = standaardras/standard variety

Table 8. Seven entries of timothy in six-way test arranged according to decreasing dry matter yield (for the boardcasted plots to decreasing percentage dry weight in the ward).

niet significant. Door een toetsing in Engels raaigras worden de verschillen in produktie tussen de families dus scherper aangewezen dan bij een toetsing in monocultuur. Bij toetsingen in kropaar (methode 5) is alleen in 1966 de berekende F-waarde hoger dan bij de toetsingen in monocultuur, in 1967 liggen de verhoudingen andersom; hieraan zal later nog aandacht worden geschonken.

In overeenstemming met de daling van de correlatiecoëfficiënten na opneming van familie 40 is het feit dat familie 40 juist bij toetsing met interspecifieke concurrentie beter naar voren komt dan bij toetsingen in monocultuur (vooral in het tweede proefjaar). Terwijl familie 40 bij geen van de toetsingen in monocultuur een opvallende plaats inneemt, komt ze in 1967 driemaal op de eerste plaats bij de toetsingen met interspecifieke concurrentie (methode 3 t/m 5).

Familie 40 ontbreekt bij de breedwerpig gezaaide veldjes met Engels raaigras. In het voorjaar 1966 konden echter uit een tweede zaadwinning vijf veldjes van familie 39 en drie veldjes van familie 40 worden uitgezaaid in mengsel met Engels raaigras. Het resultaat (tabel 9) laat zien dat familie 40 een duidelijk betere prestatie levert in het mengsel dan familie 39. De percentages liggen lager dan in de veldjes die in 1965 werden gezaaid, waardoor een directe vergelijking niet mogelijk is. Uit het feit dat familie 40 bij de laatste monsterneming op 12 juli 1967 bijna een viermaal zo hoog percentage timothee leverde als 39 (verschil significant P = 0,05) kan geconcludeerd worden dat 40 ook in een mengsel tot de beste families behoort. Gaat men er van uit dat familie 40 bij de breedwerpig gezaaide veldjes met Engels raaigras tot de beste zou hebben behoord, dan is de positie van familie 40 in de toetsingen met interspecifieke concurrentie (methode 3 t/m 5) hiermee beter in overeenstemming dan de behaalde plaats bij beide toetsingen in monocultuur. Bij toetsing in monocultuur produceerde familie 40 in 1967

Tabel 9. Percentages droog gewicht van timothee in breedwerpig gezaaide mengsels met Engels raaigras.

| | | 5/8'65 | 16/6'66 | 30/8'66 | 22/5'67 | 13/7'67 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Familie/family | 34 | 22,0[a] | 38,5[a] | 64,7[a] | 78,9[a] | 59,7[a] |
| | 65 | 22,3[a] | 32,1[ab] | 52,1[b] | 78,5[a] | 62,7[a] |
| | 64 | 16,6[a] | 27,3[bc] | 36,5[cd] | 70,5[ab] | 39,1[b] |
| | 55 | 21,3[a] | 22,2[cd] | 37,8[c] | 69,7[ab] | 39,6[b] |
| | 39 | 11,4[a] | 18,8[cd] | 26,5[cd] | 55,8[bc] | 28,2[bc] |
| | Standaardras standard variety | 10,6[b] | 18,7[d] | 25,5[d] | 49,5[c] | 24,2[c] |
| | F-waarde/F-value | 4,94** | 9,77** | 14,27** | 9,63** | 15,70** |
| | (40) | | | 23,4[1] | 42,8 | 31,4 |
| | (39) | | | 15,5 | 35,3 | 8,8 |

[1]Oogstdatum/harvest date 9/9'66.
Families die een letter gemeen hebben verschillen niet significant (P=0,05).
Family with a letter in common do not differ significantly.

Table 9. Percentages dry weight of timothy in broadcasted mixtures with perennial ryegrass.

in beide gevallen significant minder dan familie 65, bij toetsing met interspecifieke concurrentie kwam familie 40 in dat jaar boven 65, al is dit verschil niet significant.

Een kweker die zich ten doel zou hebben gesteld de drie beste ouderklonen op te sporen, zou na een familietoets in mengcultuur zeker ook kloon 40 kiezen; bij alleen in monocultuur toetsen is dit vooral bij toetsmethode 2, niet erg waarschijnlijk. Hierbij kan nog worden opgemerkt dat de selectie in twee richtingen voor concurrentievermogen, die bij de opzet van dit experiment was beoogd (namelijk 65, 40 en 34 in positieve, 64, 55 en 39 in negatieve richting) wel geslaagd is te noemen, daar de eerstgenoemde families bij toetsing in Engels raaigras zich in positieve zin onderscheidden (weer het duidelijkst in 1967). Bij toetsing in kropaar is de situatie wat het selectiesucces betreft minder overzichtelijk, vooral omdat familie 64 hier in beide jaren niet significant verschilde van de hoogstproducerende families (familie 34 in 1966 en 40 in 1967).

De hier besproken proef maakt het ook mogelijk via de produktie van timothee enkele verschillen tussen Engels raaigras en kropaar te demonstreren. Om de gegevens van 1965, die in dit verband karakteristiek zijn, te kunnen gebruiken, zijn in figuur 1 de gewichten aan vers materiaal genomen. Het blijkt dat in het zaaijaar (1965) de timothee-produktie in kropaar significant hoger is dan in Engels raaigras. In de eerste snede van 1966 zijn de opbrengsten nog vrijwel gelijk, maar daarna onderdrukt kropaar de timothee-families veel sterker dan Engels raaigras. Engels raaigras kiemt namelijk vlot en heeft een snelle jeugdgroei, kropaar vestigt zich zeer traag. De Rassenlijst voor 1972 geeft voor snelheid van opkomst aan Engels raaigras (hooitype) een 8, aan

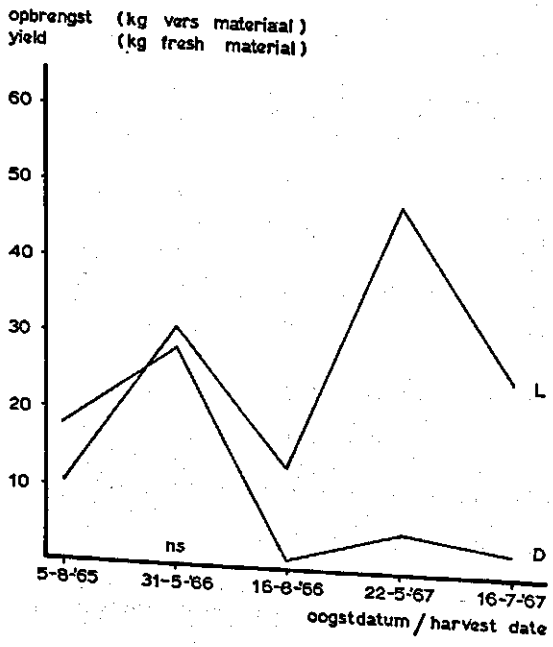



Fig. 1. Gesommeerde opbrengsten aan vers materiaal van timothee over 3 jaar (5 sneden) van 7 objecten (6 herhalingen getoetst in gezaaide rijen (3 m) afwisselend met rijen Engels raaigras (L; methode 4) en met rijen kropaar (D; methode 5) (rijafstand 15 cm).

Fig. 1. Summed yields of fresh material for 3 years (5 cuts) with 7 progenies (6 replicates) tested in sown rows (3 m) alternating with rows of perennial ryegrass (L) and with rows of cocksfoot (D) (distance 15 cm).

kropaar een 4. Heeft kropaar zich eenmaal gevestigd, dan ontwikkelt ze een sterke groeikracht en een groot concurrentievermogen. Na maaien herstelt kropaar zich bovendien zeer snel, timothee daarentegen heel langzaam. Dit grote verschil in nagroei is één van de factoren die de sterke onderdrukking van timothee door kropaar in de hand werkt.

Uit het produktieverloop van de timothee-objecten kan men dus de eigenschappen van de concurrenten aflezen. Dit is ook waargenomen door Lampeter (1959/60), die vond dat timothee vaak opvallend nauwkeurig reageerde op de produktie van de concurrerende soort: naarmate deze meer opbracht, produceerde timothee minder.

Hoewel Engels raaigras en kropaar zich verschillend gedragen en leiden tot een heel ander produktieniveau voor timothee, is de berekende correlatiecoëfficiënt over de beide proefjaren toch hoog (0,847*, tabel 7).

Aan de invloed van de concurrerende grassoort wordt verder aandacht besteed in 5.4.2.

### *5.1.3 De verdeling van de opbrengst over de sneden*

De opbrengst van de afzonderlijke sneden brengt nog enkele andere verschillen in gedrag van de timothee-objecten aan het licht.

Figuur 2a laat zien, dat bij toetsing als afzonderlijke planten in monocultuur in beide jaren alleen significante verschillen optreden in de tweede snede. De families 65 en 34 vallen vooral op in de tweede snede van 1967, waarin zij zelfs meer produceren dan in de eerste snede.

De toetsing als gezaaide rijen in monocultuur laat scherpere conclusies toe (figuur 2b) omdat hier in elke snede significante verschillen optreden. De families 65, 34 en 40 liggen hier beide jaren in de tweede snede aan de top. De volgorde in de eerste snede geeft een ander beeld te zien: deze families onderscheiden zich dan niet.

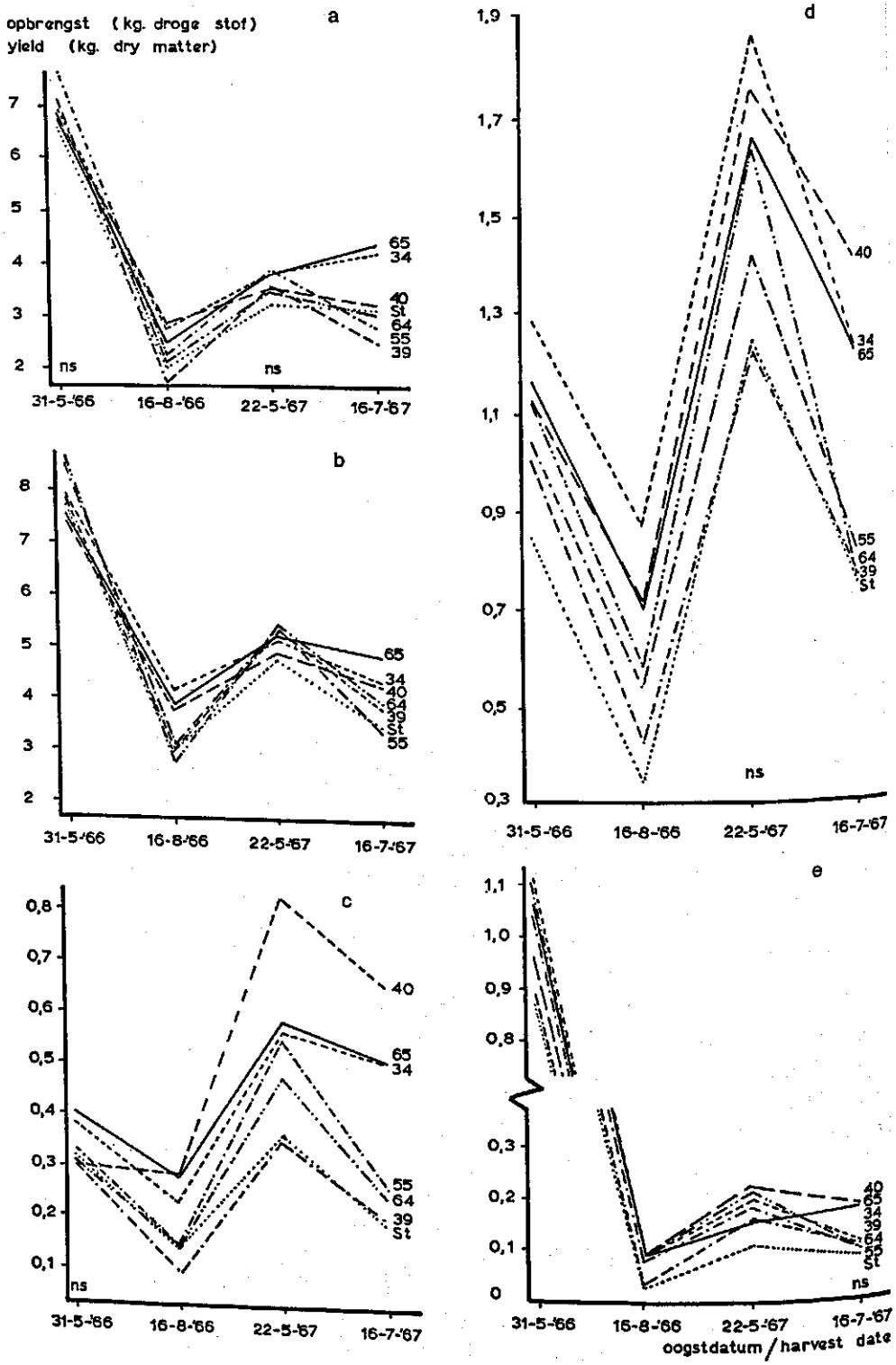
Bij de toetsingen in concurrentie met Engels raaigras (figuur 2c, 2d en figuur 3) blijkt wederom in de tweede snede de superioriteit van de families 65, 34 en 40.

De families, die de beste prestaties leverden in concurrentie (5.1.2) onderscheiden zich dus vooral in de tweede snede.

Bij toetsing in Engels raaigras komen de families 65, 40 en 34 reeds in de eerste snede aan de top, behalve familie 40 als afzonderlijke planten in Engels raaigras (figuur 2c). Bovendien liggen de lijnen in figuur 2c, 2d en 3 verder uit elkaar dan in figuur 2a en 2b (monocultuur). Toetsingen in Engels raaigras leiden dus tot een snellere en betere differentiatie van de objecten.

Bij toetsing in kropaar (figuur 2e) komt een en ander minder tot uiting, omdat na de eerste snede van 1966 de produktie van timothee-families zeer gering was.

Men kan zich nog afvragen, of verschillen in schietdatum van invloed kunnen zijn geweest bij de verdeling van de produktie over de eerste en de tweede snede. Bij grote verschillen tussen de families is immers te verwachten, dat de vroegschietende een groter deel van hun produktie bij de eerste oogstdatum leveren dan de laatschietende. Uit waarnemingen over negen jaar (tussen 1956 en 1970) is echter gebleken, dat de


opbrengst (kg. droge stof)
yield (kg. dry matter)
a
b
c
d
e
65
34
40
St
64
55
39
ns
31-5-'66
16-8-'66
22-5-'67
16-7-'67
oogstdatum / harvest date

klonen 64, 55 en 34 ongeveer dezelfde gemiddelde schietdatum hebben gehad, dat kloon 39 gemiddeld een dag eerder doorschoot, en 65 en 40 gemiddeld hun bloeiwijzen ongeveer drie dagen later te voorschijn brachten. Door het samen afbloeien van de klonen 39, 55 en 64 zullen de hieruit voortgekomen families inderdaad een gemiddeld wat vroegere schietdatum hebben vertoond dan de andere, die hun ontstaan dankten aan een isolatie van de klonen 34, 40 en 65. De verschillen in schietdata tussen de ouderklonen lijken echter te klein om het hiervoor gesignaleerde verschil in produktieverdeling van de families te verklaren. Over het verband tussen schietdatum en concurrentievermogen biedt 5.3.1 verdere gegevens.

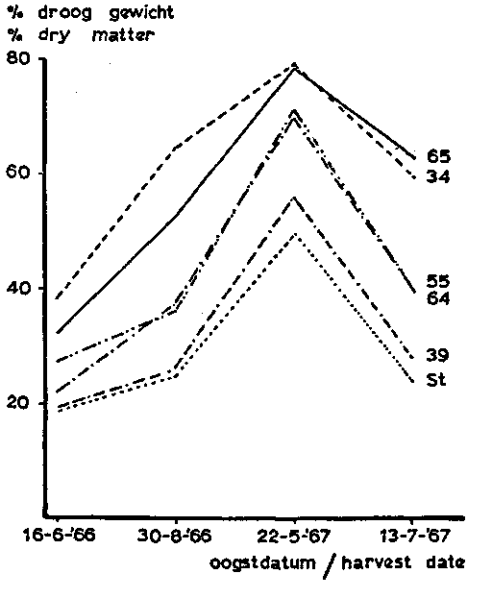



Fig. 3. Gemiddeld percentage timothee (drooggewicht) van 6 objecten (6 herhalingen, 2 jaar, 4 sneden) bij toetsing volgens methode 6: breedwerpig gezaaide veldjes van 2 × 2 m, gemengd met Engels raaigras.

Fig. 3. Mean percentage timothy (dry weight) of 6 progenies (6 replicates, 2 years, 4 cuts) tested according to method 6: mixed with perennial ryegrass in broadcasted plots of 2 × 2 m.

Fig. 2. Opbrengst aan droge stof per object en per snede, van 7 objecten (6 herhalingen, 2 jaar, 4 sneden) bij toetsing volgens
a. methode 1: 10 vrijstaande planten;
b. methode 2: gezaaide rijen van 4 m, rijafstand 50 cm;
c. methode 3: 25 afzonderlijke planten 50 × 50 cm in breedwerpig gezaaid Engels raaigras;
d. methode 4: gezaaide rijen van 3 m, rijafstand 15 cm, afwisselend met rijen Engels raaigras;
e. methode 5: gezaaide rijen van 3 m, rijafstand 15 cm, afwisselend met rijen kropaar.
ns = geen significante verschillen per snede.
Fig. 2. Dry matter yield per progeny and per cut, of 7 progenies (6 replicates, 2 years, 4 cuts) tested according to
a. method 1: 10 spaced plants;
b. method 2: sown rows of 4 m, mutual distance 50 cm;
c. method 3: 25 spaced plants 50 × 50 cm in broadcasted perennial ryegrass;
d. method 4: sown rows of 3 m, alternating with rows of perennial ryegrass, mutual distance 15 cm;
e. method 5: sown rows of 3 m, alternating with rows of cocksfoot, mutual distance 15 cm.
ns = no significant differences (per cut).

Bij de beschouwing van de produktiegrafieken valt nog een verschijnsel op. In de systemen met monocultuur (figuur 2a en 2b) zijn de opbrengsten van de eerste sneden in 1966 hoger dan die in 1967. In de figuren 2c en 2d, die de produktie weergeven van timothee-families in concurrentie met Engels raaigras, zijn daarentegen de opbrengsten van 22 mei 1967 hoger dan die van 31 mei 1966. De breedwerpig gezaaide veldjes (figuur 3) leveren eveneens de hoogste percentages timothee in 1967. Een verschil met figuur 2c en 2d is, dat het percentage timothee reeds in de tweede snede van 1966 toeneemt. In de breedwerpig gezaaide veldjes blijkt timothee zelfs het als agressiever bekend staande Engels raaigras te hebben verdrongen. Familie 65 (tabel 9) is van 22,3% bij de eerste bemonstering gestegen tot 78,5% in mei 1967.

De verschillen tussen de toetsmethoden in monocultuur en die in Engels raaigras voor de produktie in de eerste snede kan men verklaren uit de verdeling van de neerslag. De hoeveelheid neerslag was in 1966 hoger dan in 1967 (jaargemiddelden in De Bilt 1143 mm en 856 mm). In 1966 viel er in de maanden februari–mei 283 mm, in hetzelfde tijdvak van 1967 echter 70 mm minder. Daardoor leverde de eerste snede monocultuur in 1966 meer op dan in 1967. De produktie van timothee in concurrentie is echter niet alleen afhankelijk van de weersomstandigheden maar ook van de reactie van het Engels raaigras. De ruimere watervoorziening in 1966 heeft blijkbaar de groei van Engels raaigras het meest bevorderd vandaar dat de prestatie van timothee juist in het natste jaar het laagst is. Deze verklaring vindt steun in de gegevens van een latere proef (5.4.1).

Het verdringen van Engels raaigras is verder bevorderd, doordat de timotheefamilies op dit proefveld waren geselecteerd. Ook het ontbreken van beweiding werkt in het voordeel van timothee.

Als aanvulling op het voorgaande is in tabel 10 een overzicht van de variantie oorzaken bijeen gebracht. De F-waarden voor objecten blijken weer het hoogst te zijn voor de toetsingen in Engels raaigras (methode 3, 4 en 6). Uit de figuren 2a-e en 3 is gebleken, dat de betere families zich in mengcultuur al in de eerste snede onderscheiden, meer dan bij toetsing in monocultuur. In overeenstemming hiermede blijkt (tabel 10) alleen bij toetsing in monocultuur (methoden 1 en 2) een significante interactie tussen object en snede op te treden. Verder blijkt alleen bij toetsing als afzonderlijke planten hetzij in monocultuur (methode 1) hetzij in een zode van Engels raaigras (methode 3) een significante interactie tussen object en jaar aanwezig te zijn. De interactie tussen snede en jaar blijft alleen bij toetsing als afzonderlijke planten en als gezaaide rijen in Engels raaigras (methode 3 en 4) beneden het significante niveau. De toetsing als breedwerpig gezaaide veldjes met Engels raaigras (methode 6) vertoont deze interactie wel. Bij de bespreking van de figuren is er reeds opgewezen dat de verdeling van timothee over de sneden in 1966 bij methode 6 afwijkt van die van methode 3 en 4.

Tabel 10. De variantieoorzaken bij zes toetsmethoden voor 2 jaar (2 sneden per jaar). Methoden 1 t/m 5: opbrengst aan droge stof van timothee, methode 6: percentage droog gewicht aan timothee in het mengsel.

| | gvv | Vrij-staande planten in mono-cultuur | Gezaaide ruime rijen in monocultuur | Afzonder-lijke plan-ten in Engels raaigras | Gezaaide nauwe rijen af-wisselend met Eng. raaigras | Gezaaide nauwe rijen af-wisselend met kropaar | gvv | Breedwerpig gezaaid met Engels raaigras |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Objecten/entries | 6 | 4,21** | 4,42** | 21,15** | 13,93** | 2,52** | 5 | 26,57** |
| Sneden/cuts | 1 | 6,41** | 1131** | 70,83** | 165** | 573,94** | 1 | 7,22** |
| Jaren/years | 6 | 146** | 263** | 123** | 114** | 353,79** | 1 | 127,70** |
| Object × snede entry × cut | 6 | 4,98** | 9,23** | 1,27 | 0,87 | 0,94 | 5 | 1,55 |
| Object × jaar entry × year | 6 | 2,29* | 1,26 | 8,10** | 1,46 | 1,01 | 5 | 1,08 |
| Snede × jaar cut × year | 1 | 509** | 391** | 0,25 | 0,66 | 446** | 1 | 111,74** |
| Object × snede entry × cut | 6 | 0,48 | 0,85 | 0,88 | 0,58 | 0,51 | 5 | 0,31 |
| Object × jaar entry × year | | | | | | | | |
| Rest/error | 141 | | | | | | 112 | |
| | df | Spaced plants in monoculture | Wide sown rows in monoculture | Spaced plants in perennial ryegrass | Close sown rows altern. with per. ryegrass | Close sown rows altern. with cocksfoot | df | Broadcasted in per. ryegrass |

Table 10. Sources of variance with 6 test methods for 2 years (2 cuts a year). Methods 1–5: dry matter yields of timothy, method 6: percentage dry weight of timothy in the sward.

Tabel 11. Gemiddelde opbrengst aan droge stof voor timothee (in g) per snede per object van 20 planten, over 2 jaar, (4 herhalingen van 20 planten); 3 methoden.

| | 1968 | | | | 1969 | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 13/5 | 24/6 | 23/8 | totaal total | 2/5 | 9/7 | 6/10 | totaal total | |
| A. Nauwe rijen afwisselend met rijen Engels raaigras | 129[h] | 112[j] | 122[i] | 363 | 222[l] | 153[g] | 69[i] | 444 | Close rows alternating with rows of perennial ryegrass |
| B. Afzonderlijke planten in Engels raaigras | 66[i] | 56[m] | 66[i] | 188 | 120[i] | 83[k] | 48[n] | 251 | Spaced plants in perennial ryegrass |
| C. Dichte, ruim geplaatste rijen in monocultuur | 338[c] | 342[c] | 353[b] | 1033 | 324[d] | 369[a] | 205[f] | 898 | Dense, amply spaced rows in monoculture |

Getallen met ongelijke letters verschillen significant (P = 0,01) volgens Student's t-test.
Figures with unequal letters are significantly different (P = 0.01) according to Student's t-test.

Table 11. Mean dry matter yield of timothy (in g) per cut per family of 20 plants, for 2 years (4 replicates of 20 plants); 3 methods.

### *5.1.4 Vergelijking van drie toetsmethoden*

In de nu te bespreken proef werd het aantal toetsmethoden teruggebracht tot drie: het aantal objecten was echter groter. Het doel was weer het vergelijken van familietoetsingen met en zonder concurrentie. Tevens werd getracht aan te tonen dat ook met weinig zaad een intensieve familietoets mogelijk is.

Overzicht van de proef:
Ligging: Renkum, zandgrond met 6,1% organische stof, pH-KCl 5,2.
Aanleg: April 1967.
Proefjaren: 1968 en 1969.
Materiaal: 33 kruisingen van 7 klonen (65, 64, 55, 40, 39 en 34 als in vorige proef, 62 nieuw), door middel van ingehulde bloeiwijzen, reciproke kruisingen apart; zaad van niet ingehulde bloeiwijzen van deze klonen. Zaadwinning in een geïsoleerd kruisingsblok. Verder de rassen Barmoti en Bottnia. In toetsmethode A alle 42 objecten, in B en C een aantal objecten vervangen door tekort aan zand. 34 gemeenschappelijke objecten, 4 herhalingen (in B van 2 objecten 3 herhalingen) van 20 planten.
Toetsmethoden:
A. Geplante rijen van 1 m, 10 cm in de rij, rijafstand 15 cm, tussen de rijen timothee 2 rijen Engels raaigras (Barlenna); herhalingen van 2 × 1 m.
B. Afzonderlijke planten, plantverband 50 × 50 cm in breedwerpig gezaaid Engels raaigras (Barlenna).
C. Geplante rijen van 2 m, 10 cm in de rij, rijafstand 45 cm.
Bemesting: Jaarlijkse basisbemesting: 160 kg $K_2O$/ha (patentkali), 120 kg $P_2O_5$ (superfosfaat). Jaarlijkse N-giften (kalkammonsalpeter): A en B in voorjaar 120 kg N/ha, na 1e en 3e snede 60 kg/ha; na 2e snede: samengestelde meststof naar 72 kg N, 108 kg $K_2O$ en 60 kg $P_2O_5$ per ha. C: in voorjaar: 60 kg N/ha (kalkammonsalpeter), en 1e en 3e snede 40 kg/ha; na tweede snede: samengestelde meststof naar 48 kg/N, 72 kg $K_2O$ en 40 kg $P_2O_5$ per ha.
Maaidata: In 1968: 13 mei, 24 juni, 23 augustus, laatste op 1 oktober (zonder wegen en bemesting); in 1969: 2 mei, 9 juli en 6 oktober.
Bepalingen: Opbrengst aan droge stof van 3 sneden per jaar.
Extra bepalingen: 3e snede 1968, frequentieverdeling van de produktie in 4 families in methode B (zie 5.2); 3e snede 1969: tellen van planten en spruiten van 4 families in methode A (zie 5.2).

Tabel 11 laat zien dat de produktie van timothee in monocultuur in 1968 met 1033 droge stof per object significant (P = 0,01) hoger was dan die in 1969, toen gemiddeld 898 g per object werd geoogst. De dichtgeplante rijen in Engels raaigras (A) leverden daarentegen in 1968 per object minder droge stof op dan in 1969. Voor de afzonderlijke planten in Engels raaigras (B) geldt hetzelfde. (Beide verschillen significant P = 0,01).

Hoewel de regenval in 1968 hoger was dan in 1969 (De Bilt 863 mm en 748 mm) moet de verklaring toch niet in deze factor worden gezocht. Het verschil in produktie manifesteert zich namelijk vooral in de eerste snede: deze was bij de toetsingen in concurrentie in 1969 significant hoger (P = 0,01) dan in 1968, bij toetsing in monocultuur echter lager. Hoewel de regenval voor de maanden februari–april in De Bilt 108 mm voor 1968 en 174 mm voor 1969 bedroeg, heeft ook de monocultuur van die meerdere regenval in 1969 niet geprofiteerd zodat een andere factor een grotere rol moet hebben gespeeld. Nu blijkt, dat de temperatuur in de maanden die aan de eerste

Tabel 12. F-waarden voor de opbrengsten aan droge stof per snede per object van 20 planten, over 2 jaar (4 herhalingen); 3 methoden.

| | 1968; snede/cut | | | | 1969; snede/cut | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1<br>13/5 | 2<br>24/6 | 3<br>23/8 | totaal<br>total | 1<br>2/5 | 2<br>9/7 | 3<br>6/10 | totaal<br>total | |
| A. Nauwe rijen afwisselend met rijen Eng. raaigr. | 3,36** | 5,39** | 4,18** | 10,32** | 4,00* | 5,06* | 3,80** | 5,78** | Close rows alternating with rows of per. ryegrass |
| B. Afzonderlijke planten in Eng. raaigr. | 3,26** | 3,10** | 4,11** | 4,05** | 4,84** | 3,82** | 6,14** | 5,50** | Spaced plants in perennial ryegrass |
| C. Dichte, ruim geplaatste rijen in monocultuur | 3,09** | 3,43** | 1,41 | 3,34** | 1,66** | 2,14** | 1,15 | 2,23** | Dense, amply spaced rows in monoculture |

Table 12. F values for dry matter yield per cut per family of 20 plants, for 2 years (4 replicates); 3 methods.

sneden vooraf gingen verschillend was: voor februari, maart en april 1968 noteerde De Bilt als gemiddelden 1,5, 6,2 en 9,3 °C, voor 1969 slechts —0,1, 2,2 en 7,9 °C. De lagere temperaturen in het begin van 1969 kunnen tweeërlei effect hebben gehad op de concurrentie. In de eerste plaats verdraagt timothee koude in het voorjaar beter dan Engels raaigras. In de tweede plaats kan in het dichte gewas van de concurrentiesystemen een gunstiger microklimaat hebben geheerst. Van het laatste zal ook Engels raaigras hebben geprofiteerd, zodat dit niet altijd in uiteindelijke winst voor de timothee-objecten behoefde te resulteren.

Waarschijnlijk heeft ook nog het voorkomen van zeer strenge vorst in februari 1969 (—19,6 °C te Wageningen op 14 februari) de winterharde timothee begunstigd.

Evenals in de vorige proef werden de hoogste F-waarden gevonden bij de toetsing in concurrentie (tabel 12). Toetsing in concurrentie geeft dus de verschillen tussen de objecten scherper aan. Verder blijkt uit deze tabel dat bij toetsing in concurrentie de F-waarde de neiging vertoont het laagste te zijn in de eerste snede: voor A is de F-waarde beide jaren het hoogst in de tweede snede, voor B in de derde snede. De verschillen in produktie onder concurrentie komen dus vooral na de eerste snede tot uiting, hetgeen ook in 5.1.3 werd gevonden.

Een belangrijke vraag bij deze proef is, of de drie toetsmethoden tot hetzelfde resultaat leiden. Om dit te beantwoorden werd voor de 34 gemeenschappelijke objecten de interactie tussen objecten en methoden berekend, en wel voor de tweede sneden daar hiervoor de F-waarden van alle drie methoden gunstig lagen. Tabel 13 laat zien, dat deze interactie significant is (F = 2,43**), zodat families naar gelang van de toetsmethode een wiskundig betrouwbare andere volgorde vertonen.

Volledigheidshalve zijn ook de correlatiecoëfficiënten berekend voor de 34 gemeenschappelijke objecten (tabel 14). Tussen de toetsmethoden A en B werden de hoogste waarden berekend, tussen B en C de laagste, in overeenstemming met het feit dat de afzonderlijke planten in Engels raaigras de meeste concurrentie ondervinden. Tussen

Tabel 13. Opbrengst aan droge stof in tweede snede van 1968 en 1969: invloed van objecten, jaren en methoden en hun wisselwerking (34 objecten, 3 methoden).

| | gvv/df | m.s. | F | |
|---|---|---|---|---|
| Objecten | 33 | 10247 | 11,84** | Families |
| Jaren | 1 | 325000 | 376** | Years |
| Methoden (A, B en C uit de tabellen 11 en 12) | 2 | 6444541 | 7450** | Methods (A, B and C from tables 11 and 12) |
| Objecten × jaren | 33 | 699 | 0,81 | Fam. × years |
| Objecten × methoden | 66 | 2099 | 2,43** | Fam. × methods |
| Jaren × methoden | 2 | 6820 | 7,88** | Years × methods |
| Jaren × methoden × objecten | 66 | 776 | 0,90 | Years × methods × families |
| 'Pooled error' | 594 | 865 | | Pooled error |

Table 13. Dry matter yields in second cuts of 1968 and 1969: influence of families, years, and methods and their interactions (34 families, 3 methods).

Tabel 14. Correlaties tussen opbrengsten aan droge stof van 34 objecten, 3 toetsmethoden en 2 proefjaren (20 planten per object, 4 herhalingen).

| | B. Afzonderlijke planten in Engels raaigras | | | C. Dichte, ruim geplaatste rijen in monocultuur | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1968 | 1969 | 1969/1970 | 1968 | 1969 | 1968/1969 | |
| A Dichte nauwe rijen afwisselend met rijen Engels raaigras | 0,680** | 0,678** | 0,727** | 0,654** | 0,530** | 0,668** | Dense, close rows alternating with rows of perennial ryegrass |
| B Afzonderlijke planten in Engels raaigras | | | | 0,561** | 0,356** | 0,562** | Spaced plants in perennial ryegrass |
| | Spaced plants in perennial ryegrass | | | Dense, amply spaced rows in monoculture | | | |

Table 14. Correlations between dry matter yields for 34 objects, 3 methods and 2 trial years (20 plants per family, 4 replicates).

B en C was de correlatie in beide jaren laag, en ook voor de totale opbrengst van beide jaren niet hoog. Tussen A en B werden hogere waarden gevonden maar boven de kwalificatie 'matig' komen ze niet uit. Toch blijkt uit deze cijfers wel, dat de produktie onder concurrentieverhoudingen niet onafhankelijk is van het produktievermogen in monocultuur.

Verder is het opvallend dat voor de beide toch zeer verschillende jaren de interacties tussen objecten en jaren niet significant zijn (tabel 13).

De resultaten van de beide proefjaren zijn, anders dan bij een eenjarig gewas, niet onafhankelijk van elkaar verkregen. Voor de duur van het selectieschema is het een belangrijk gegeven dat de volgorde van de families door een tweede jaar van toetsing zich niet belangrijk wijzigt.

Als men echter de toetsmethoden A, B en C afzonderlijk beschouwt en de jaaropbrengsten als criterium neemt, blijkt de interactie tussen object en jaar voor A en C niet significant te zijn (1,18 en 1,04), voor B wel (F = 2,88**). Ook in de eerste proef (5.1.3) was de interactie significant voor het toetsen als afzonderlijke planten in Engels raaigras (tabel 10).

Bij geen der methoden werd een significante interactie tussen object en snede gevonden. In overeenstemming hiermede waren de correlatiecoëfficiënten voor de opbrengsten in de derde snede en die van het hele jaar significant en bij toetsing in concurrentie ook hoog. (A in 1968: r = 0,904**, in 1969: 0,874**; B 0,944** en 0,961**, C 0,664** en 0,763**). Men zou zich dus kunnen beperken tot een beoordeling van de objecten aan het einde van het seizoen.

Tot slot geeft tabel 15 de volgorde van de 34 objecten in de drie toetsmethoden. Daar de interactie tussen object en jaar alleen bij B significant was is eenvoudigheids-

halve de gemiddelde snedeopbrengst over twee jaren genomen (dus een gemiddelde van zes sneden). Als men zich tot taak stelt, de meestbelovende objecten te kiezen, dan is dit scherper uit te voeren in de gevallen A en B omdat daarin meer betrouwbare verschillen voorkomen. Verder blijkt object 2 dat bij A bovenaan komt bij deze wijze van toetsen significant (P = 0,01) meer te produceren dan object 1, dat bij toetsing in monocultuur (C) de lijst aanvoert en daar produktiever is dan object 2. In kolom B is object 2 weer significant (P = 0,01) produktiever dan object 1, maar bezet hier niet de eerste plaats. De keuze van de objecten wordt derhalve beïnvloed door de wijze van toetsen.

Uit tabel 15 blijkt verder dat familie 55 in alle drie methoden hoger op de ranglijst eindigt dan de families 65, 40 en 34. Dit lijkt in tegenspraak met de resultaten van de eerste proef (5.1.1) waar 55 tot de minder producerende families behoorde. De lagere prestaties van deze familie in de proef wordt evenwel begrijpelijk, als men bedenkt dat de moederkloon toen in het kruisingsblokje de klonen 64 en 39 als partners kreeg. Ook in tabel 15 blijken de kruisingen 55 × 64 en vooral 55 × 39 tot betrekkelijk geringe prestaties te komen.

Samenvatting paragraaf 5.1:

1. In verschillende proeven werden timothee-families getoetst met en zonder concurrentie. Als toetsmethoden met concurrentie dienden dichte rijen op nauwe afstand van rijen met de concurrerende soort – meestal Engels raaigras, soms kropaar – en rijen van ruimstaande afzonderlijke planten in een zode van Engels raaigras. In één proef werden ook breedwerpig gezaaide mengsels van Engels raaigras en timothee in de vergelijking betrokken.

Als monoculturen fungeerden meestal dichte rijen op ruime rijafstand, soms ruimstaande planten.

2. De toegepaste methoden maakten het mogelijk de produktie onder concurrentie te bepalen zonder botanische analyses uit te voeren.

3. Als afzonderlijke planten in een zode van Engels raaigras werd timothee sterker onderdrukt dan in een systeem met dichte rijen op een nauwe rijafstand van Engels raaigras (tabel 11).

4. In het jaar van zaaien onderdrukte kropaar timothee minder dan Engels raaigras, in latere jaren echter sterker (figuur 1).

5. De timothee-objecten in concurrentie met Engels raaigras produceerden het meest in droge of koude perioden (figuur 2 en 3, tabel 11).

6. Toetsing in mengcultuur gaf de verschillen tussen de objecten sneller en scherper aan (tabel 8 en 10, figuur 2 en 3).

7. De verschillen tussen de timothee-objecten kwamen het duidelijkst tot uiting na de eerste snede (figuur 2 en 3, tabel 12).

Tabel 15. Gemiddelde opbrengst aan droge stof per snede (in g) van 34 objecten in 4-voud gedurende 2 jaar getoetst op 3 manieren (3 sneden per jaar; 20 planten per herhaling).

| Familie | A. Nauwe rijen afwisselend met rijen Engels raaigras | | B. Afzonderlijke planten in Engels raaigras | | C. Dichte, ruime rijen in monocultuur | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | object nr | droge stof per snede | object nr | droge stof per snede | object nr | droge stof per snede |
| 65 × 62 | 2 | 172 | 21 | 123 | 1 | 372 |
| 40 × 65 | 19 | 159 | 13 | 110 | 4 | 353 |
| 40 × 62 | 21 | 158 | 30 | 105 | 7 | 350 |
| 55 × 62 | 30 | 157 | 24 | 105 | 29 | 347 |
| 55 | 38 | 154 | 4 | 101 | 30 | 346 |
| 65 × 34 | 1 | 152 | 5 | 101 | 19 | 344 |
| 65 × 64 | 4 | 150 | 19 | 100 | 13 | 344 |
| 62 × 34 | 14 | 150 | 2 | 100 | 38 | 344 |
| 62 × 64 | 16 | 147 | 40 | 99 | 8 | 340 |
| 65 × 40 | 3 | 145 | 16 | 89 | 5 | 339 |
| 34 × 65 | 7 | 144 | 3 | 88 | 32 | 337 |
| 40 | 36 | 143 | 31 | 87 | 21 | 336 |
| 65 × 55 | 5 | 142 | 1 | 83 | 9 | 335 |
| 62 × 65 | 13 | 142 | 38 | 81 | 3 | 335 |
| 64 × 62 | 24 | 141 | 15 | 80 | 17 | 333 |
| 62 × 40 | 15 | 137 | 7 | 78 | 31 | 332 |
| 62 | 34 | 137 | 35 | 75 | 2 | 332 |
| 34 | 37 | 137 | 18 | 75 | 34 | 332 |
| 65 | 35 | 135 | 8 | 70 | 11 | 326 |
| 34 × 40 | 9 | 134 | 14 | 70 | 16 | 326 |
| 62 × 55 | 17 | 133 | 29 | 69 | 24 | 325 |
| 55 × 64 | 32 | 132 | 36 | 66 | 40 | 325 |
| 40 × 34 | 20 | 131 | 34 | 62 | 36 | 323 |
| 55 × 34 | 29 | 131 | 20 | 61 | 35 | 322 |
| 34 × 62 | 8 | 129 | 17 | 60 | 15 | 322 |
| 62 × 36 | 18 | 129 | 32 | 59 | 14 | 321 |
| 34 × 55 | 11 | 128 | 9 | 58 | 23 | 320 |
| 64 | 40 | 127 | 37 | 57 | 41 | 319 |
| 55 × 40 | 31 | 120 | 41 | 52 | 20 | 315 |
| 64 × 55 | 25 | 118 | 12 | 47 | 25 | 312 |
| 34 × 39 | 12 | 118 | 23 | 46 | 37 | 307 |
| Bottnia II | 41 | 112 | 11 | 43 | 12 | 295 |
| 64 × 34 | 23 | 111 | 25 | 39 | 18 | 291 |
| 55 × 39 | 33 | 86 | 33 | 36 | 33 | 264 |
| LSD 5% | | 15 | | 12 | | 28 |
| 1% | | 20 | | 16 | | 37 |

| Family | A. Close rows alternating with rows of perennial ryegrass | | B. Spaced plants in perennial ryegrass | | C. Dense, amply spaced rows in monoculture | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | entry nr. | dry matter per cut | entry nr. | dry matter per cut | entry nr. | dry matter per cut |

Table 15. Mean dry matter yield per cut (in g) of 34 families (in 4 replicates) during 3 years in 2 ways (3 cuts a year; 20 plants per replicate).

8. Tussen de resultaten van de familietoetsing in monocultuur en van die in mengcultuur bestond in de meeste gevallen een positief verband. Dit verband was echter niet altijd zo nauw, dat van de toetsing in mengcultuur kon worden afgezien (tabel 7, 13 en 14).

## 5.2 De selecterende werking van de interspecifieke concurrentie

Aan de hand van verschillende proeven is getracht na te gaan, welke veranderingen er plaats vinden in de families die onder interspecifieke concurrentie worden getoetst. Ook is gezocht naar gemakkelijk herkenbare eigenschappen van de planten die na concurrentie overblijven, zodat men ze snel uit een populatie zou kunnen afzonderen.

Als vervolg op de proef met 7 objecten, beschreven in 5.1.1, werden in september 1967 bij de families 34 en 39, waarvan de prestaties onder concurrentie duidelijk uiteen liepen, aanvullende bepalingen verricht. Afzonderlijke planten in monocultuur en in Engels raaigras werden plant voor plant geoogst en gedroogd bij 105 °C. Tabel 16

Tabel 16. Frequentieverdelingen van de opbrengst aan droge stof per plant binnen de families 34 en 39, na toetsing als vrijstaande planten in monocultuur en als afzonderlijke planten in concurrentie met Engels raaigras.

| Afzonderlijke planten in monocultuur<br>Spaced plants in monoculture | | | | Afzonderlijke planten in Eng. raaigr.<br>Spaced plants in per. ryegrass | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Fam. 34 | Fam. 39 | Fam. 39[1] | | Fam. 34 | Fam. 39 |
| Aantal planten/number of plants | | | | | | |
| | 59 | 60 | 59 | | 149 | 150 |
| Droge stof/dry matter/in g per plant | | | | | | |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 29 | 52 |
| >0 –15,0 | 2 | 0 | 0 | >0 –1,0 | 34 | 48 |
| 15,1–30,0 | 12 | 32 | 32 | 1,1–2,0 | 34 | 32 |
| 30,1–45,0 | 24 | 24 | 24 | 2,1–3,0 | 17 | 9 |
| 45,1–60,0 | 14 | 9 | 9 | 3,1–4,0 | 10 | 3 |
| 60,1–75,0 | 5 | 2 | 2 | 4,1–5,0 | 9 | 2 |
| 75,1–90,0 | 1 | 1 | 0 | >5,0 | 6 | 5 |
| gemiddeld/average | 39 | 34 | 33 | | 2,1 | 0,9 |
| maximum | 81,6 | 78,3 | 61,5 | | 13,1 | 8,1 |
| $\sqrt{b_1}$ | 0,051 | 0,802 | 0,356 | | 0,504 | 1,929 |
| $\sqrt{b_1}$ P = 0,05 | 0,492 | 0,492 | 0,491 | | 0,321 | 0,321 |
| $\sqrt{b_1}$ P = 0,01 | 0,723 | 0,723 | 0,722 | | 0,464 | 0,464 |

[1]Na correctie via uitbijtertoets/after corection via outlier test.

Table 16. Frequency distributions of dry matter yield per plant within families 34 and 39 after being tested as spaced plants in monoculture and as spaced plants in perennial ryegrass.

laat zien dat de planten zonder concurrentie uiteraard veel zwaarder zijn, hoewel de variatie groot is. Het blijkt echter ook, dat verdeling bij 34 in monocultuur normaal is en in mengcultuur scheef, terwijl in 39 verdeling in beide culturen asymmetrisch is. In de monocultuur kwam echter een plant voor met een produktie van 78,30 droge stof, waarvoor met behulp van de zogenaamde uitbijtertoets kon worden aangetoond, dat de plant met vrij grote zekerheid (P = 0,05) dient te worden beschouwd als niet behorende tot deze groep. Wanneer men deze plant niet meetelt, vertonen de overblijvende 59 planten een normale verdeling met $\sqrt{b_1} = 0{,}356$ ($b_1$ = 'coëfficiënt of skewness'; $\sqrt{b_1} = 0{,}491$ voor P = 0,05). De concurrentie heeft dan voor beide families de normale verdeling veranderd in een scheve verdeling.

Het percentage planten dat uitgevallen is ligt verder bij toetsing in concurrentie hoog in vergelijking met de monocultuur, waar in leven blijven regel is. Van 34 bleven onder concurrentie meer planten in leven dan van 39 en de overblijvende planten brachten gemiddeld meer op.

Van het B-gedeelte van de proef in Renkum (5.1.4) werd bij de laatste oogst in october 1968 van vier families eveneens de opbrengst aan droge stof van elke plant afzonderlijk bepaald (tabel 17). Ook hier bleek binnen de families de variatie groot te zijn. Veel planten waren uitgevallen, terwijl andere meer dan 10g droge stof opleverden. Op hetzelfde proefveld lagen ook de vier ouderklonen in concurrentie met Engels

Tabel 17. Frequentieverdeling van de opbrengsten aan droge stof per plant binnen 4 families na toetsing als afzonderlijke planten in concurrentie met Engels raaigras (najaar 1968).

| | Fam. 55 | Fam. 64 | Fam. 40 | Fam. 62 |
|---|---|---|---|---|
| Aantal planten/number of plants | 80 | 80 | 80 | 80 |
| Droge stof/dry matter, in g per plant | | | | |
| 0 | 7 | 12 | 15 | 9 |
| > 0 – 1,0 | 25 | 23 | 33 | 33 |
| 1,1– 2,0 | 17 | 17 | 14 | 21 |
| 2,1– 3,0 | 13 | 13 | 6 | 10 |
| 3,1– 4,0 | 3 | 3 | 4 | 3 |
| 4,1– 5,0 | 3 | 3 | 2 | 1 |
| 5,1– 6,0 | 7 | 5 | 4 | 3 |
| 6,1– 7,0 | 2 | 2 | 1 | |
| 7,1– 8,0 | 2 | | | |
| 8,1– 9,0 | | | 1 | |
| 9,1–10,0 | 1 | | | |
| > 10,0 | | 2 | | |
| gemiddeld/average | 2,1 | 2,0 | 1,4 | 1,3 |
| maximum | 9,3 | 15,4 | 8,1 | 5,3 |
| $\sqrt{b_1}$ | 1,358 | 1,301 | 1,422 | 1,470 |
| $\sqrt{b_1}$ P = 0,01 | 0,631 | | | |

Table 17. Frequency distribution of the dry matter yield per plant within 4 families after being tested as spaced plants in perennial ryegrass (autumn 1968).

raaigras in drie herhalingen van 5 planten. Het hoogste verschil binnen een kloon was 1,8 g droge stof. Hoewel de cijfers niet geheel vergelijkbaar zijn omdat het produktieniveau voor deze oude klonen lager lag dan dat van de jonge planten van de families, wijzen ze toch op genetische verschillen binnen de families.

De minst producerende familie (62) leverde hier echter niet het grootste aantal uitvallers (9 tegen 7, 12 en 15 in de andere families). De frequentieverdeling bleek voor alle families zeer significant scheef te zijn.

Om meer gegevens te verkrijgen over de wijze waarop planten door concurrentie verdwijnen, werd in 1969 van enkele families na de oogst van de derde snede het aantal spruiten geteld in de rijtjes van het A-gedeelte van de proef (5.1.4). Uit deze gegevens werden het gemiddeld aantal spruiten per plant en het gemiddelde spruitgewicht berekend (tabel 18). Bij de minder goede families 64×34 en 64×39 waren spruitgewicht, aantal spruiten per plant en aantal planten lager dan bij de betere families 65×62 en 65×36. Bedenkt men, dat bij de betere families het aantal uitvallers het laagst was (5 bij 65×62 maar 41 bij 64×39) dan wijzen deze gegevens erop dat de uitvallende planten geleidelijk verdwijnen doordat de spruiten zich minder goed kunnen ontwikkelen en het aantal spruiten afneemt.

Soortgelijke gegevens kwamen te voorschijn uit een in mei 1964 te Wolfheze aangelegde proef met 14 paarsgewijze kruisingen, die als 5 herhalingen van 20 planten werden getoetst in Engels raaigras. De paarsgewijze kruisingen waren ontstaan uit 9 klonen van het hooitype namelijk 65, 62, 55, 40, 39, 36, 34, 29 en N-8. In september 1965 werd de opbrengst per plant geschat (schaal 1–10) en daarna de opbrengst aan droge stof per herhaling bepaald. Tussen de gewogen opbrengsten per familie en hun uit de gemiddeld schattingscijfers berekende prestaties werd een correlatiecoëfficiënt berekend van r = 0,94**.

Tabel 19 geeft de schattingscijfers voor 3 families: de beste, een middelmatige en de slechtste. De concurrentie in deze proef is kennelijk niet zo intensief geweest als in de vorige gevallen (tabel 16–18), want het aantal uitvallers lag laag, terwijl de op-

Tabel 18. Enige kenmerken van 4 timothee-families na toetsing van 80 planten per familie in dicht geplante rijen afwisselend met rijen Engels raaigras (najaar 1969).

| Familie | Aantal overlevende planten | Gem. aantal spruiten per plant | Gem. gewicht droge stof in g per spruit | Gem. opbrengst droge stof in g per plant |
|---|---|---|---|---|
| 65 × 62 | 75 | 23,4 | 0,26 | 6,09 |
| 65 × 36 | 66 | 24,9 | 0,22 | 5,65 |
| 64 × 34 | 60 | 16,8 | 0,17 | 2,82 |
| 64 × 39 | 39 | 14,7 | 0,09 | 1,22 |
| | Number of surviving plants | Mean number of tillers per plant | Mean dry matter weight in g per tiller | Mean dry matter yield in g per plant |

Table 18. Some data on 4 timothy families after testing 80 plants per family in densely planted rows alternating with rows of perennial ryegrass (autumn 1969).

Tabel 19. Frequentieverdeling van de geschatte produktie per plant bij 3 families na toetsing van 100 planten per familie in breedwerpig gezaaid Engels raaigras, alsmede de totale produktie per familie in g droge stof (najaar 1965).

| Geschatte produktieklasse estimated production class | Families | | |
|---|---|---|---|
| | 62 × 65 (goed/good) | 62 × 55 (matig/ moderate) | 36 × 39 (slecht/bad) |
| 0 | | 1 | 5 |
| 1 | 4 | 4 | 9 |
| 2 | 3 | 16 | 22 |
| 3 | 5 | 13 | 22 |
| 4 | 12 | 18 | 16 |
| 5 | 22 | 14 | 16 |
| 6 | 21 | 11 | 6 |
| 7 | 16 | 16 | 2 |
| 8 | 13 | 7 | 2 |
| 9 | 3 | | |
| 10 | 1 | | |
| Gemiddeld/average | 5,6 | 4,5 | 3,3 |
| Droge stof/dry matter in g per familie (family) | 579 | 344 | 194 |
| $\sqrt{b_1}$ | 0,388 | 0,262 | 0,333 |
| $\sqrt{b_1}$ P = 0,05 | 0,389 | | |
| $\sqrt{b_1}$ P = 0,01 | 0,567 | | |

Table 19. Frequency distribution of estimated production per plant for 3 families after testing 100 plants per family in broadcasted perennial ryegrass, and total dry matter production per family in g (autumn 1965).

brengst per plant, vergeleken met overeenkomstige toetsingen (tabel 16 en 17) vrij hoog was. Deze mildere concurrentie valt ook af te leiden uit het feit dat de families nog niet de scheve verdeling vertonen, die in de tabellen 17 en 18 zo duidelijk naar voren kwam.

Samenvatting paragraaf 5.2:

1. Onder invloed van de concurrentie verschoven de families van een normale frequentieverdeling van de produktie naar een scheve verdeling (tabel 16 en 17).

2. Het produktieverschil tussen families in concurrentie kwam tot stand door een hogere gemiddelde produktie van hun overlevende planten en meestal door minder uitvallers in de betere families (tabel 16, 17 en 19). Deze hogere produktie ging gepaard met meer spruiten per plant en een hoger gemiddeld spruitgewicht (tabel 18).

3. De schatting van de produktie in mengcultuur leverde betrouwbare gegevens op.

## 5.3 Opbrengst van geselecteerde planten en klonen

### *5.3.1 Selectie in twee richtingen*

Uit de in de vorige paragraaf genoemde 14 families van elk 100 planten werden in het najaar van 1965 per familie 10 van de hoogst en 10 van de laagst geclasseerde planten geselecteerd. Los hiervan werden uit dezelfde populatie nog 10 planten uitgekozen, die de concurrentie zeer goed hadden doorstaan. Het totale aantal geselecteerde planten bedroeg dus 290.

Bij het kiezen van de zwakkere planten vangt men niet de extremen want die zijn juist in de concurrentiestrijd gesneuveld. In deze proef waren de omstandigheden voor een selectie in twee richtingen echter gunstig, omdat de meeste planten er het leven hadden afgebracht.

De 290 planten werden zo goed mogelijk tot een gelijke omvang teruggebracht en opnieuw uitgeplant (op 50 × 50 cm) in monocultuur. In 1966 en 1967 werden waarnemingen gedaan over de massa per plant en de schietdatum. Het jaar 1966 was vooral bedoeld om de planten gelegenheid te geven tot herstel, zodat verschillen in conditie ten gevolge van de concurrentie zouden verdwijnen.

Het jaar voor herstel bleek wel nodig te zijn. In het voorjaar van 1966 was namelijk voor de 14 × 10 planten die als 'goed' in de concurrentie waren gekwalificeerd het gemiddelde schattingscijfer voor de opbrengst 6,7, voor de 14 × 10 minder goede concurrenten 3,1. Op 27 april 1967[4] waren deze cijfers 6,2 en 4,8 en bij een tweede schatting op 18 mei 6,8 en 5,3.

Aangenomen dat in 1966 de planten voldoende tijd hebben gekregen om de gevolgen van de concurrentie te boven te komen, dan blijkt dat de goed presterende planten van de mengcultuur tevens het produktiefst waren in de monocultuur. Om dit nog wat nader toe te lichten is voor de 150 'goede' en de 136 minder goede planten een correlatietabel opgezet (tabel 20), waarbij voor produktie in monocultuur het gemiddelde van de twee waarnemingen in 1967 werd genomen. De correlatie bleek wel positief te zijn maar zeer laag. ($r = +\ 0{,}36^{**}$).

De schietdatum (volgens Jenkin, 1930: het tijdstip waarop de punten van minstens drie bloeiwijzen te voorschijn zijn gekomen), werd in 1966 en 1967 voor alle planten tweemaal per week genoteerd. Het bleek dat de groep die zwak in de concurrentie was, gemiddeld iets later doorschoot dan de hoger geklassificeerde, althans op grond van de mediane schietdatum (het tijdstip waarop 50 % van de planten geschoten is). Deze viel in 1967 voor de zwakke groep op 9,1 juni, voor de 140 sterkere planten op 7,8 juni, een verschil derhalve van 1,3 dag. In 1966 waren de cijfers 6,2 en 7,5 juni, met eenzelfde verschil; het herstel van de minus-planten heeft deze verhouding dus niet beïnvloed.

Ook uit de correlatietabel (tabel 21) blijkt nauwelijks enig verband tussen schiet-

4. De cijfers over 1967 hebben betrekking op 136 'zwakke' planten; vier waren uitgevallen.

Tabel 20. Verband tussen schatting van de produktie (uit 2 taxaties) van afzonderlijke timothee-planten in Engels raaigras (1965) en in monocultuur (1967), in schaal 1–10.

| Gemiddeld in monocultuur average in monoculture | In Engels raaigras/in perennial ryegrass | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
| 10 | | | | | | | | | | | |
| 9,5 | | | 1 | | | | | | | 1 | 2 |
| 9 | | | | | | | | 2 | | | 2 |
| 8,5 | | | | | | 1 | 1 | 4 | 1 | 1 | 8 |
| 8 | | 1 | | | | 2 | 1 | 3 | 5 | 1 | 13 |
| 7,5 | | 3 | 4 | | 1 | 6 | 6 | 5 | 6 | 1 | 32 |
| 7 | 1 | 4 | 5 | | 1 | 1 | 8 | 9 | 3 | | 32 |
| 6,5 | 3 | 8 | 3 | 1 | 2 | 5 | 9 | 12 | | | 43 |
| 6 | 2 | 9 | 5 | 3 | 2 | 5 | 8 | 4 | 1 | | 39 |
| 5,5 | 3 | 7 | 6 | | | 2 | 4 | 6 | | | 28 |
| 5 | 3 | 3 | 3 | | | 1 | 3 | 3 | | | 16 |
| 4,5 | 3 | 5 | 3 | 2 | | 2 | 2 | 1 | | | 18 |
| 4 | 4 | 3 | 1 | 1 | | | 1 | 2 | | | 12 |
| 3,5 | 3 | 5 | 1 | 1 | | 1 | | | | | 11 |
| 3 | | 4 | 1 | 1 | | 3 | | | | | 9 |
| 2,5 | 3 | 4 | 4 | 1 | | | | | | | 12 |
| 2 | | 1 | 1 | | 1 | 1 | | | | | 4 |
| 1,5 | 2 | 1 | 1 | | | | | | | | 4 |
| 1 | | 1 | | | | | | | | | 1 |
| | 27 | 59 | 39 | 10 | 7 | 30 | 43 | 51 | 16 | 4 | 286 |

Table 20. Relation between estimated production (from 2 values) of spaced timothy plants in a sward of perennial ryegrass (1965) and in monoculture (1967).

Table 21. Verband tussen waardering van de produktie van afzonderlijke timothee-planten in Engels raaigras in schaal 1–10 (1965) en schietdatum (1967).

| Schietdatum heading date | In Engels raaigras/in perennial ryegrass | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
| 6/6 | 7 | 7 | 11 | | 5 | 9 | 12 | 8 | | | 59 |
| 9/6 | 9 | 17 | 10 | 3 | 1 | 11 | 20 | 29 | 10 | 3 | 113 |
| 13/6 | 6 | 18 | 11 | 5 | | 4 | 7 | 8 | 6 | 1 | 66 |
| 16/6 | 3 | 8 | 5 | | | 3 | 2 | 4 | | | 25 |
| 20/6 | | 3 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 2 | | | 12 |
| na 20/6 after | 2 | 6 | 1 | | | | 1 | | | | 10 |
| | 27 | 59 | 39 | 9 | 7 | 30 | 43 | 51 | 16 | 4 | 285 |

Table 21. Relation between evaluation of production of spaced timothy plants in a scale 1–10 (1965) and heading date (1967).

datum en waardering in concurrentie (r = + 0,15**) al komt de zeer laat schietende groep (na 20 juni) op één uitzondering na niet boven de waardering 3. De positieve correlatie bewijst echter dat de afzonderlijke schietdata tot een tegenovergesteld verband leiden dan de mediane. In beide gevallen is de invloed van de schietdatum echter gering.

### *5.3.2 De opbrengst van planten en hun klonen*

Uit de 285 planten werden er 51 uitgekozen voor kruising. Deze kruisingsouders werden in augustus 1967 als klonen van vijf polletjes uitgeplant in een jong zaaisel van Engels raaigras (plantverband 50 × 50 cm). In 1968 en 1969 werd de drogestofopbrengst van deze klonen bepaald. In beide jaren werden drie sneden geoogst. Tabel 22 geeft de cijfers voor 1969.

De planten die in 1965 een 9 of 10 scoorden toonden zich in het algemeen ook in 1969 produktief, met uitzondering van twee met het cijfer 9, die in de klasse 10,1–15,0 g droge stof terecht kwamen. Van de planten met de cijfers 7 en 8 eindigden verschillende in lagere regionen. Daarentegen leverden de twee planten met een cijfer 4 beide meer dan 35,0 g droge stof, hetgeen veel hoger is dan mocht worden verwacht. Ook de groep met cijfer 3 gedroeg zich onduidelijk: drie van de vijf planten bereikten de klasse 15,1–20,0. De planten met de cijfers 1 en 2, tenslotte, bleven meestal in de laag producerende groep, met uitzondering van een plant met schattingscijfer 2 (30,1–35,0) en één met cijfer 1 (25,1–30,0 g droge stof).

Voor de selectie verdient het aanbeveling alleen de allerbeste planten, in 1965 met 9 en 10 gewaardeerd, aan te houden, al blijven teleurstellingen mogelijk. Bij een

Tabel 22. Verband tussen waardering van de produktie van afzonderlijke timothee-planten in Engels raaigras in schaal 1–10 (1965) en produktie (3 sneden) aan droge stof als klonen van 5 planten in Engels raaigras (1969).

| Droge stof in g<br>dry matter in g | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 50,1–70,0 | | | | | | | | | 1 | 2 | 3 |
| 40,1–50,0 | | | | 1 | | | | | | | 1 |
| 35,1–40,0 | | | | 1 | | | | | | | 1 |
| 30,1–35,0 | | 1 | | | | | 1 | 1 | 2 | 1 | 6 |
| 25,1–30,0 | 1 | | | | | | | 3 | 1 | | 5 |
| 20,1–25,0 | | | | | | | 1 | 1 | | | 2 |
| 15,1–20,0 | | | 3 | | | | | 5 | | | 8 |
| 10,1–15,0 | | 1 | | | | | | 1 | 2 | | 4 |
| 5,1–10,0 | 1 | 6 | 1 | | | | 1 | 4 | | | 13 |
| 0 – 5,0 | 3 | 2 | 1 | | | | 1 | 1 | | | 8 |
| | 5 | 10 | 5 | 2 | | | 4 | 16 | 6 | 3 | 51 |

Table 22. Relation between evaluation of production of spaced timothy plants in perennial ryegrass in a scale 1–10 (1965) and production of dry matter (3 cuts) as clones of 5 plants in perennial ryegrass (1969).

Tabel 23. Correlaties tussen opbrengstschatting aan 51 timothee-planten in concurrentie (1965) en gemiddelde produktie aan droge stof (1968 en 1969) van hun klonen in concurrentie (5 planten per kloon).

| | 1e snede/1st cut | 2e snede/2nd cut | 3e snede/3rd cut | Totaal/total |
|---|---|---|---|---|
| 1968 | 0,447** | 0,392** | 0,473** | 0,464** |
| 1969 | 0,490** | 0,389** | 0,399** | 0,457** |

Tabel 23. Correlations between yield evaluation of 51 timothy plants in competition and average dry matter production of their clones in 1968 and 1969 (5 plants per clone).

ruimere keuze is verdere toetsing als kloon gewenst.

Volledigheidshalve zijn ook de correlaties berekend tussen de schattingscijfers van 1965 en de produkties van de klonen in de jaren 1968 en 1969. (tabel 23). De coëfficiënten waren voor elke snede en voor de totaalopbrengsten significant, maar laag.

Als laatste schakel van dit experiment werden de nakomelingschappen beproefd van een aantal paarsgewijze kruisingen uit 1967: tussen goede planten, tussen minder goede planten en tussen vertegenwoordigers van beide groepen. De kruisingsfamilies werden gedurende twee jaren getoetst als geplante dichte rijen (10 cm in de rij) in concurrentie met Engels raaigras (rijafstand 15 cm). Per object ontstonden zo 4 herhalingen van 20 planten. In 1968 werden 2 sneden, in 1969 3 sneden geoogst.

Tussen de gemiddelde jaarprodukties van 35 ouderparen en de bijbehorende families was in 1968 r = 0,57**, in 1969 0,58**, voor beide jaren r = 0,60**. Ook de regressiecoëfficiënten van oudergemiddelde op nakomelingschap waren zeer significant: 0,362, 1,095 en 0,678. Er zijn dus inderdaad erfelijke verschillen in het spel geweest.

De beste kruisingscombinatie werd geleverd door twee klonen die in 1965 elk met een 9 waren gewaardeerd. Negen kruisingen van klonen die oorspronkelijk een 9 of een 10 ontvingen met partners die niet beneden de 8 kwamen, leverden in de twee proefjaren gemiddeld 280 droge stof per jaar per herhaling. Bij zes kruisingen waarvan de partners in 1965 met een 1 of 2 waren gewaardeerd, lag deze waarde op slechts 193. Het werken met schattingscijfers biedt dus goede perspectieven.

Samenvatting paragraaf 5.3:

1. De prestaties van planten in concurrentie bleken positief gecorreleerd te zijn met zowel hun opbrengst in monocultuur (tabel 20) als met hun schietdatum (tabel 21). De correlatiecoëfficiënten waren echter in beide gevallen zeer laag.

2. Tussen de geschatte produkties van de planten in concurrentie en de droge stofprodukties van de hieruit voortgekomen klonen werden positieve, zeer significante, zeer lage correlatiecoëfficiënten berekend (tabel 22 en 23).

3. Tussen de prestaties van de ouderklonen en hun families uit paarsgewijze kruisingen werd een lage positieve, zeer significante correlatie berekend. De coëfficiënt voor

de regressie van het gemiddelde van de ouders op de nakomelingschap was eveneens significant (P = 0,01).

## 5.4 Aanvullende proeven

### *5.4.1 De invloed van de rijafstand*

In het voorgaande is enige malen een vergelijking gemaakt tussen resultaten van een toetsing in monocultuur in dichte rijen op ruime afstand en die van een toetsing in concurrentie bij dichte rijen op een nauwe afstand. Voor de praktische toepassing is een dergelijk onderzoek zinvol, omdat een gangbare toetsing wordt vergeleken met een nieuwe. Bij het verklaren van de verschillen stuit men echter op de moeilijkheid dat de vergelijking twee onbekenden bevat: het effect van de rijafstand en dat van de interspecifieke concurrentie. Om de invloed van deze effecten op de volgorde van de objecten te kunnen onderscheiden, werd de volgende proef uitgevoerd.

Ligging: Wolfheze, zandgrond met 7% organische stof, pH-KCl 4,7.
Aanleg: Voorjaar 1970.
Proefjaren: 1970 en 1971.
Materiaal: 28 objecten timothee-hooitype:
a. 9 families uit de groep, in 5.4.2. beschreven onder b
b. 5 families uit de groep, in 5.4.2. beschreven onder b
c. 4 rassen uit de Rassenlijst (Barmoti, Bottnia, Erecta, Eskimo) en het Canadese ras Champ
d. 9 families uit een hier niet ter zake doende proef.
Toetsmethoden:
1. Gezaaide rijen van 2 m, rijafstand 50 cm; 6 herhalingen.
2. Gezaaide rijen van 2 × 1 m, tussen elke rij timothee 2 rijen Engels raaigras (Combi), 6 herhalingen.
3. Als 2, maar i.p.v. Engels raaigras het timothee ras Barmoti; 6 herhalingen.
Bemesting: Als in 5.1.4, toetsmethoden 2 en 3 meer N dan methode 1.
Maaidata: In 1970: 1e snede: 11 augustus, 2e snede: methode 1: 9 october; methode 2 en 3, 30 September; in 1971: 12 mei, 30 juni en 13 september.
Bepaling: Opbrengst aan droge stof van de timothee-objecten.

In de eerste snede van 1970 gaven de rijen timothee in timothee geen significante objectverschillen te zien, de beide andere toetsmethoden wel. In de tweede snede werden de hoogste F-waarden genoteerd in de methoden met nauwe rijafstanden. Dit was ook in 1971 het geval. In de derde snede leverde de toetsing als ruime rijen in monocultuur zelfs geen significante verschillen op (zie tabel 26 op pag. 49).

Met uitzondering van de eerste snede in 1970 was de toetsing in concurrentie weer scherper.

Het totaal van beide sneden in 1970 leverde een significante interactie op tussen object en methode (1,88**). Voor de totale opbrengst van 1971 was deze interactie niet significant (1,24) wel echter voor beide jaren samen (1,87**). Het ontbreken van een significante interactie in het tweede proefjaar wijst op een vrij goede overeenstemming tussen de drie toetsmethoden. Tussen de uitkomsten van de drie methoden werden

de correlatiecoëfficiënten berekend. Voor de tweede snede van 1970 waarin de F-waarden voor alle drie methoden significant waren, leverde dit tussen rijen in Engels raaigras en rijen in timothee r = 0,87**, tussen rijen in timothee en ruimstaande rijen r = 0,76**, en tussen rijen in Engels raaigras en ruimstaande rijen r = 0,72**. Tabel 24 geeft de correlaties voor 1971. De hoogste waarden werden weer gevonden tussen de toetsing in Engels raaigras en die in nauwe monocultuur-rijen van timothee.

Voor beide jaren sluiten dus de resultaten van de monocultuur in dichte rijen nauwer aan bij die van de nauwe rijen in Engels raaigras dan bij die van de ruime rijen in monocultuur. Het reduceren van de concurrentie door een verruiming van de rijafstand is blijkbaar van meer invloed dan het al of niet interspecifiek zijn van de concurrentie.

De invloed van de rijafstand komt niet alleen bij de volgorde van de objecten te voorschijn, maar ook bij de hoogte van de opbrengst. In 1970 brachten de rijen in timothee weliswaar ongeveer tweemaal zoveel op als die in Engels raaigras, maar de ruimstaande rijen leverden het tienvoudige.

Bij het verloop van gemiddelde opbrengst aan droge stof per herhaling per object voor 1971 (tabel 25) is het opvallend, dat de rijtjes in Engels raaigras in de eerste en tweede snede significant minder opbrachten dan die in timothee op 15 cm, maar in de derde snede significant meer. In het laatste geval was de intraspecifieke concurrentie dus sterker dan de interspecifieke. De oorzaak is te zoeken in de zeer droge periode tussen de tweede en derde snede, die timothee blijkbaar beter doorstond dan Engels raaigras. In de maanden juli, augustus en september waren namelijk de afwijkingen

Tabel 24. Correlaties tussen opbrengst aan droge stof voor 3 toetsmethoden (28 gezaaide objecten in 6 herhalingen, 3 sneden: 1971).

| | Ruime rijen (50 cm) monocultuur | | | | Nauwe rijen (15 cm) monocultuur | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | snede/cut | | | totaal total | snede/cut | | | totaal total | |
| | 12/5 | 30/6 | 13/9 | | 12/5 | 20/6 | 15/9 | | |
| Nauwe rijen afwisselend (15 cm) met rijen Eng. raaigras | 0,40* | 0,61** | 0,36 | 0,58** | 0,70** | 0,80** | 0,67** | 0,83** | Close rows alternating (15 cm) with per. ryegrass rows |
| Ruime rijen (50 cm) monocultuur | | | | | 0,54** | 0,60** | 0.21 | 0,70** | Wide rows (50 cm) monoculture |
| | Wide rows (50 cm) monoculture | | | | Close rows (15 cm) monoculture | | | | |

Table 24. Correlations between dry matter yields for 3 test methods (28 sown families in 6 replicates, 3 cuts; 1971).

Tabel 25. Gemiddelde opbrengst aan droge stof (in g) per herhaling en per snede voor 28 objecten na toetsing volgens 3 methoden (6 herhalingen; 1971).

| | Gemiddelde opbrengsten op mean yield on | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 12/5 | 30/6 | 13/9 | |
| Nauwe rijen (15 cm) afwisselend met rijen Engels raaigras | 46,8[f] | 63,7[e] | 45,0[f] | Close rows (15 cm) alternating with rows of perennial ryegrass |
| Nauwe rijen (15 cm) in in monocultuur | 112,2[c] | 83,5[d] | 27,2[g] | Close rows (15 cm) in monoculture |
| Ruime rijen (50 cm) in monocultuur | 249,5[b] | 339,7[a] | 87,9[d] | Wide rows (50 cm) in monoculture |

Opbrengsten met verschillende index verschillen significant (P = 0,01).
Yields with unequal indices differ significantly (P = 0,01).

Table 25. Average dry matter yield (in g) per replicate and per cut for 28 families after testing in 3 methods (6 replicates; 1971).

van de normale hoeveelheid neerslag in het gebied waarin het proefveld lag, respectievelijk —70%, —40% en —70% (Gegevens KNMI).

Tabel 25 demonstreert ook een moeilijker te verklaren verschijnsel. De objecten in monocultuur met wijde rijafstand en die in Engels raaigras laten een stijging in opbrengst zien van de eerste naar de tweede snede maar die in monocultuur op nauwe rijafstand dalen. Dit is niet te verklaren door een na de eerste snede toegenomen concurrentiedruk van het ras Barmoti, dat als concurrent fungeerde. Dit ras was namelijk ook opgenomen als object en het verloop van de produktie week niet af van die van het geheel. In de drie sneden was de gemiddelde opbrengst per herhaling voor het object Barmoti respectievelijk 116, 70 en 22 g droge stof.

Mogelijk heeft in de winter en in het voorjaar de nauwe rijafstand en het daardoor dichtere gewas, geresulteerd in een gunstiger microklimaat dan de wijde rijafstand, waardoor de eerste snede relatief zwaar werd. Hierbij zou vooral aan de temperatuur kunnen worden gedacht, temeer daar volgens de gegevens van het KNMI de gemiddelde landelijke temperatuur in de maand maart 1,8 °C beneden normaal bleef en in april 0,4 °C.

De gunstige invloed van de nauwe rijafstand op de eerste snede moet dan óók bij de toetsing in Engels raaigras aanwezig zijn geweest, maar het zal daar grotendeels aan het Engels raaigras ten goede zijn gekomen omdat dit in het begin van het jaar duidelijk de sterkste in de concurrentie was.

Het mogelijk gunstige effect van een dicht gewas in perioden van lage temperaturen werd reeds genoemd in 5.1.4 (tabel 11). Bij de daar besproken proef werkte de lagere temperatuur echter duidelijker in het nadeel van Engels raaigras, dan hier het geval was.

Samenvatting paragraaf 5.4.1:

1. Het ontbreken van concurrentie was van grotere invloed op de volgorde der families dan het al of niet interspecifiek zijn van de concurrentie (tabel 24).

2. Het gunstige effect van droogte op timothee-objecten in concurrentie met Engels raaigras werd bevestigd.

### *5.4.2 De invloed van de concurrerende grassoort*

Om de invloed van de concurrerende grassoort na te gaan werd de volgende proef genomen:

Ligging: Wolfheze, zandgrond met 7% org. stof, pH-KCl 4,7.
Aanleg: Voorjaar 1969.
Proefjaren: 1969 en 1970.
Materiaal: 41 timothee-objecten:
a. Polycross-families van de klonen 64, 62, 40, 55, 34.
b. Nakomelingschappen van planten, geselecteerd uit families 65, 40 en 34. Na toetsing van deze families als gezaaide rijen in kropaar (5.1.1, methode 5) werden uit de rijen geselecteerd: 3 planten uit fam. 40, 4 uit fam. 34 en 5 uit fam. 65. De 12 planten bloeiden in isolatie.
c. Nakomelingschappen van planten, geselecteerd uit dezelfde families als onder b, maar nu na toetsing als afzonderlijke planten in breedwerpig gezaaid Engels raaigras (5.1.1 methode 3). Geselecteerd werden: 10 planten uit fam. 40, 6 uit fam. 34 en 4 uit fam. 65. De 20 planten bloeiden in isolatie.
d. Barmoti, Erecta, Eskimo uit de rassenlijst en het Canadese ras Champ.
(Bij b en c was enige inteelt te verwachten, wat hier geen bezwaar vormde.)
Toetsmethoden:
1. Gezaaide rijen van 1,5 m, 2 per herhaling. Elke rij afgewisseld met 2 rijen Engels raaigras (Barlenna).
2. Idem met kropaar (Dactimo).
Bemesting: Als in vorige concurrentieproeven, geen differentiatie in N-gift.
Maaidata: In 1969: 9 september; in 1970: 1 juni.
Bepaling: Opbrengst aan droge stof van de timothee-objecten.

Het traag op gang komen van kropaar en het grote concurrentievermogen na vestiging, zoals beschreven in 5.1.2 kwamen ook hier duidelijk tot uitdrukking, zij het nog sterker dan in 1965 en 1966. De objecten in Engels raaigras brachten in 1969 gemiddeld 42,6 g droge stof op, in kropaar echter 54,9. Bij de eerste snede van 1970 waren de verhoudingen omgekeerd: in Engels raaigras lag de gemiddelde opbrengst aan droge stof per object op 187,2 g, die in kropaar op 91.9. (Beide verschillen significant, P = 0,01.)

Na de eerste snede volgde een droogteperiode. In het gedeelte met kropaar konden de timothee-rijtjes zich niet meer herstellen, zodat er alleen kropaar overbleef, wat een ontijdig einde van de proef betekende. In Engels raaigras leverden de timothee objecten in de loop van het jaar nog twee lichte sneden.

Noch in 1969, noch in 1970 werd een significante interactie tussen object en methode gevonden. Berekend voor één snede per jaar bereikte deze in 1969 de waarde 1,24,

Tabel 26. F-waarden voor de opbrengst aan droge stof van timothee bij de verschillende sneden in diverse proeven.

| Toetsmethode | Aantal objecten number of entries | Zaaijaar sowing year | Proefjaar trial year | 1e snede 1st cut | 2e snede 2nd cut | 3e snede 3rd cut | Testing method |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Dicht geplante nauwe rijen afwisselend (15 cm) met rijen Engels raaigras | 100 | 1968 | 1968 | 8,37** | 12,71** | | Thickly planted close rows alternating (15 cm) with rows of perennial ryegrass |
| | | | 1969 | 4,51** | 5,25** | 5,31** | |
| Dicht geplante ruime rijen in monocultuur | 27 | 1968 | 1968 | 2,48** | 4,11** | | Thickly planted wide rows in monoculture |
| | | | 1969 | 2,63** | 3,23** | 2,50** | |
| Nauwe, gezaaide rijen afwisselend (15 cm) met rijen Engels raaigras | 42 | 1969 | 1970 | 3,43** | 4,41** | 3,24** | Close sown rows alternating (15 cm) with rows of perennial ryegrass |
| | | | 1970 | 1,78* | 1,47 | 1,46 | |
| Nauwe, gezaaide rijen afwisselend (15 cm) met rijen Engels raaigras | 28 | 1970 | 1970 | 4,49** | 6,49** | | Close sown rows alternating (15 cm) with rows of perennial ryegrass |
| | | | 1971 | 3,66** | 3,43** | 2,01** | |
| Nauwe gezaaide rijen (15 cm) in monocultuur | 28 | 1970 | 1970 | 0,97 | 4,32** | | Close sown rows (15 cm) in monoculture |
| | | | 1971 | 3,61** | 3,62** | 3,07** | |
| Ruime gezaaide rijen (15 cm) monocultuur | 28 | 1970 | 1970 | 1,99** | 3,23** | | Wide sown rows (15cm) in monoculture |
| | | | 1971 | 1,87* | 2,23** | 0,74 | |

Table 26. F values for dry matter yield of different cuts in various trials.

in 1970 de waarde 1,27, voor beide jaren samen 1,01 (alle niet significant). Tussen de opbrengsten in Engels raaigras en die in kropaar werd voor 1969 een correlatiecoefficiënt berekend van 0,73**, voor de eerste snede van 1970 0,51**, dus geen hoge waarden.

Alles samengenomen kon geen significante invloed van de concurrerende grassoort op de volgorde der getoetste objecten worden vastgesteld. Deze uitkomst en het geschetste produktieverloop van de timothee objecten komen overeen met de in 5.1.2 verstrekte gegevens.

### *5.4.3 De invloed van de sneden*

In 5.1.2 is aangetoond dat de verschillen in produktie tussen de timothee-objecten in de daar besproken proef zich vooral manifesteerden in de tweede snede. In 5.1.4 (tabel 12) bleek, dat bij de daar besproken toetsingen de hoogste F-waarden meestal werden gevonden na de tweede snede. Om na te gaan of dit verschijnsel zich ook voordeed in latere proeven, is in tabel 26 een overzicht gegeven van de F-waarden in de verschillende sneden van deze proeven.

In de dichtgeplante rijen afgewisseld met rijen Engels raaigras (100 objecten) lagen de F-waarden in de eerste snede duidelijk het laagst. De drie proeven in monocultuur bereikten de hoogste F-waarde in de tweede snede. De objectverschillen vertonen de neiging in de eerste snede nog niet scherp tot uiting te komen.

Uitzonderingen komen echter voor. De 28 objecten getoetst als gezaaide nauwe rijen afgewisseld met Engels raaigras, vertoonden in 1971 de hoogste F-waarde in de eerste snede, in de overeenkomstige proef met 42 objecten, was de F-waarde in 1970 zelfs alleen voor de eerste snede significant. Het laatste geval is echter te verklaren: In het droge jaar 1970 waren de tweede en derde snede zeer licht, waardoor de betrouwbaarheid minder werd.

## 5.5 Discussie

Het doel van dit deel van het onderzoek was methoden te vinden, die het de kweker mogelijk maken zijn materiaal te toetsen in mengteelt. Het inschakelen van de mengteelt werd op twee manieren beproefd:

1. Door zaaien (of planten) van families in rijen met op korte afstand (15 cm) rijen van een concurrerende soort.
2. Door het eerst breedwerpig zaaien van een gras (bijvoorbeeld Engels raaigras) en daarna het in ruim verband uitplanten van de timothee-families in het jonge zaaisel.

Het is gebleken dat beide toetsmethoden vrij eenvoudig kunnen worden uitgevoerd. Als men nog over weinig zaden per selectie beschikt, zodat als monocultuur alleen afzonderlijke planten of dichte rijen in aanmerking komen, vereenvoudigen deze methoden zelfs het onderhoud: een mengcultuur leidt tot een gesloten gewas, waarin schoffelen en dergelijke vervallen, ook het maaien van afzonderlijke planten in een zode van een ander gras is beter uit te voeren dan bij vrijstaande planten. Een ander

voordeel zou kunnen zijn dat virusziekten minder zullen optreden dan in vrijstaande planten. Vooral voor Engels raaigras kan dit van belang zijn.

Het oogsten van families in mengteelt vraagt meer werk dan bij een monocultuur. De opbrengsten zijn echter ook betrouwbaar te schatten, waarschijnlijk mede door het nauwe verband dat bestaat tussen de hoogte van het gewas en de opbrengst (hoofdstuk 4).

Bij de aanbevolen werkwijzen gaat het in de eerste plaats om de principes; het is niet de bedoeling geweest een gedetailleerd voorschrift te geven. Afhankelijk van de omstandigheden kan men variaties aanbrengen, bijvoorbeeld in het aantal planten per familie of in de lengte van de rijen. In de beschreven proeven werden dichte rijen verkregen zowel door planten als door zaaien. Hoewel het inplanten van de rijen toegepast kan worden bij geringe hoeveelheden zaad, is in het algemeen zaaien te prefereren, omdat men meer planten per object toetst en zaaien eenvoudiger is.

Een voordeel van de toetsing in mengteelt is dat ze tot een snellere en scherpere discriminatie van de objecten leidt. De wel uitgesproken vrees (Anonymus, 1953), dat met de mengteelt een bron van fouten wordt ingevoerd, is niet bewaarheid voor de hier beschreven methoden. Het is trouwens verklaarbaar dat bij mengteelt de onregelmatigheden van het proefveld minder invloed hebben dan bij monoculturen. Plaatselijke verschillen in vruchtbaarheid, bijvoorbeeld door een minder regelmatige verdeling van de meststoffen, komen in een monocultuur alleen de timothee-planten ten goede, terwijl in concurrentie met Engels raaigras ook deze planten er van profiteren, waardoor het beeld minder wordt vertroebeld.

Duidelijk komt naar voren dat er een positief verband bestaat tussen de produktie in monocultuur en die in mengcultuur. Dit verband is echter niet altijd zo nauw dat het toetsen in mengteelt overbodig wordt. De conclusies zijn ontleend aan proeven met timothee, maar zullen waarschijnlijk ook gelden voor andere zwakke concurrenten als beemdlangbloem en de beemdgrassen. Of voor agressieve soorten als Engels raaigras en kropaar die in het mengsel minder worden gehinderd, hetzelfde geldt, dient nader te worden onderzocht.

Het toetsen van timothee-families in Engels raaigras leidt in principe tot dezelfde volgorde als die in kropaar, al is de hoogte van de produktie in beide gevallen sterk verschillend. Ook Van den Bergh (1968) komt tot de conclusie dat het concurrentievermogen van een soort onafhankelijk is van de partners en wijst op de grote betekenis hiervan. In de eerste plaats verschaft het onderzoek met twee soorten voldoende informatie om het gedrag in een gecompliceerder mengsel te voorspellen. In de tweede plaats kan men bij een gewenst onderzoek van twee moeilijk onderscheidbare soorten, het concurrentievermogen van elk ten opzichte van een derde bepalen.

Voor de veredeling is hieraan toe te voegen dat men in de eerste stadia van de veredeling een lichte vorm van concurrentie kan kiezen, om het verlies te voorkomen van waardevolle eigenschappen, die niet aan het concurrentievermogen zijn gekoppeld. Men zou dus een uitgangspopulatie van timothee eerst in beemdlangbloem kunnen toetsen om in een later stadium van de veredeling over te gaan op een toetsing in Engels raaigras. Wenst men tenslotte een nog zwaardere concurrentie, dan kan

kropaar die verschaffen.

Het gegeven dat het concurrentievermogen van een soort onafhankelijk is van de partners kan ook dienen om een idee van Rogers & Lazenby (1964) te verbeteren. Die hebben op grond van studies met Engels raaigras aanbevolen, het uitgangsmateriaal uit te zetten in een vierkantsverband van 22,5 cm. Daarbij kan men de planten nog afzonderlijk waarnemen, terwijl toch een gesloten zode ontstaat. Beter lijkt echter het Engels raaigras dan wijder uit te planten in een zode van bijvoorbeeld timothee (als methode 2 genoemd in het begin van deze paragraaf). De waarnemingen zijn dan gemakkelijker uit te voeren omdat de planten beter zijn te onderscheiden, terwijl toch de produktie van de Engels raaigras planten bepaald wordt in een dicht gewas.

De stelling dat het toetsen van timothee-families in Engels raaigras tot dezelfde volgorde leidt als in kropaar, gaat in veldproeven alleen op, zolang het produktieniveau van de onderdrukte soort niet te ver daalt. Zo'n te sterke daling trad op in de tweede snede van 1967 (figuur 2e) waar geen significante verschillen meer voorkwamen. In de droge zomer van 1970 doodde kropaar alle timothee families, terwijl ze in Engels raaigras niet verdwenen (5.4.2). Men kan zich voorstellen dat bij een minder felle droogte sommige families in leven zouden zijn gebleven, wat in latere sneden hun volgorde in beide systemen wèl ongelijk zou hebben kunnen maken.

Wanneer men ervan uitgaat dat het voor de volgorde van de timothee families in principe geen verschil maakt of ze getoetst worden in Engels raaigras of in kropaar, kan men de vraag opwerpen of men dit niet mag uitbreiden tot de toetsing in timothee, dat wil zeggen in een dicht gewas in monocultuur. In de proef, beschreven in 5.4.1 bleek het verkleinen van de intraspecifieke concurrentie door het verruimen van de rijafstand inderdaad van groter invloed te zijn dan het inschakelen van interspecifieke concurrentie door te toetsen in Engels raaigras. Voor de toetsing behoeft dus geen principieel onderscheid te worden gemaakt tussen intra- en interspecifieke concurrentie. Of anders gezegd: bij de toetsing van grasselecties bepaalt in de eerste plaats de dichtheid van het gewas, dus het al of niet optreden van concurrentie, de volgorde van de objecten. De concurrerende grassoort beïnvloedt die volgorde pas onder ongunstige omstandigheden.

Hoewel timothee in het algemeen een zwakke concurrent is en door Engels raaigras wordt onderdrukt, kunnen zich omstandigheden voordoen, waarin het omgekeerde het geval is. Met name in droge perioden nam de opbrengst van de timotheeobjecten in concurrentie met Engels raaigras soms toe, terwijl de opbrengsten van de monoculturen daalden (paragraaf 5.1.3 en 5.4.1). In het najaar van 1971 was timothee een sterkere concurrent dan Engels raaigras. De verdringing van de ene soort door de andere is dus geen vast gegeven maar hangt af van de omstandigheden (Lampeter, 1959/60). Daar deze in een grasland variëren met de tijd en met de plaats, kan een mengsel van grassen met verschillend concurrentievermogen toch blijven bestaan zonder te veranderen in een monocultuur.

De verschillen tussen timothee-families zijn in de eerste snede vaak minder geprononceerd dan later. Dit zou in verband gebracht kunnen worden met het zeer lang-

zame herstel na het maaien: de selectie zal vooral in verbetering van de nagroei duidelijk tot uiting komen. De zwakke nagroei is in een gematigd klimaat een nadeel, maar ze kan elders een voordeel betekenen. In Noorwegen bijvoorbeeld dringt timothee ver door naar het Noorden. Volgens Opsahl (persoonlijke mededeling 1967) zijn dit typen die na een zomersnede geen noemenswaardige nagroei geven. In overeenstemming hiermede vond Foss (1968) bij 49 rassen uit Scandinavië en Canada een negatieve correlatie (—98) tussen de breedtegraad in het land van oorsprong en de opbrengst in de tweede snede.

In 5.2 e.v. zijn enkele veranderingen besproken die in timothee-families optreden onder invloed van concurrentie door Engels raaigras. Ruim geplante families vertonen een normale verdeling van het gewicht van de aparte planten. Onder invloed van de concurrentie daalt het gewicht per plant en stijgt de mortaliteit, bij een lager gemiddeld plantgewicht nemen de verschillen tussen de planten relatief toe en het resultaat is een scheve verdeling. Dit komt goed overeen met de beschrijving die Harper (1967) geeft van het effect van het dichter worden van een populatie.

Het opwekken van grote verschillen tussen de planten is gunstig voor de selectie, al zijn deze vanzelf niet van een puur genetische aard. Zo blijkt uit de door Harper geciteerde literatuur, dat ook bij de zelfbevruchter vlas, grote verschillen binnen de populaties kunnen ontstaan bij een zeer dichte stand. Kruisingen in positieve en in negatieve richting bewezen echter dat tussen timothee planten die in een zode van Engels raaigras waren geselecteerd, duidelijke genetische verschillen bestonden.

# 6 Concurrentie

## 6.1 Definities

Al moge het woord concurrentie niemand vreemd in de oren klinken, een exacte definitie is er heel moeilijk van te geven, ondanks vele pogingen daartoe (Risser, 1969). De sectie voedergewassen van de Europese Vereniging voor Plantenveredeling 'Eucarpia' vond het in 1970 zelfs nodig voor het vastleggen van de terminologie van de concurrentieverschijnselen een speciale werkgroep op te richten.

Westhoff (1958) verstaat onder concurrentie: 'de gelijktijdige aanspraak van verschillende individuele planten op een zekere hoeveelheid ruimte, voedsel of water waarbij de planten elkaar wederzijds beperken in hun uitbreidingsmogelijkheden... Concurrentie treedt op wanneer twee of meer planten gezamenlijk hogere eisen aan hun omgeving stellen dan die omgeving ter beschikking heeft.'

Deze omschrijving lijkt vrij geslaagd maar zou te verbeteren zijn door over 'factoren' in plaats van over 'ruimte, voedsel en water', te spreken. Er zijn namelijk nog andere groeifactoren die een rol kunnen spelen, zoals licht, koolzuur en zuurstof.

Donald (1963) stelde een definitie op die zowel de verschijnselen in het dieren- als in het plantenrijk zou omvatten: 'Competition occurs when each of two or more organisms seeks the measure it wants of any particular factor or thing and when the immediate supply of the factor or thing is below the combined demand of the organisms.'

Deze definitie bevat enkele schoonheidsfouten. Zij geeft alleen aan wanneer concurrentie optreedt, niet wat concurrentie is, terwijl de woordkeuze ('seeks' en 'wants') wel sterk op het dierenrijk is gericht. Ze komt verder vrij goed overeen met die van Westhoff.

Gaat men na in welke omstandigheden de concurrentie volgens de auteurs optreedt, namelijk als de organismen gezamenlijk hogere eisen stellen dan waaraan de omgeving kan voldoen, dan stuit men op grote moeilijkheden. Als bijvoorbeeld op een bepaalde plaats de temperatuur voor alle planten te laag is, dan geeft dat nog geen aanleiding tot concurrentie maar het kan zelfs het einde van de concurrentie betekenen, namelijk als de groei tot stilstand komt. Aan de andere kant kan licht in overvloed aanwezig zijn, terwijl er tussen de planten door beschaduwing een sterke concurrentie heerst.

De moeilijkheden bij het geven van een definitie, komen enerzijds voort uit het complexe karakter van de concurrentieprocessen, anderzijds hebben de auteurs de fout gemaakt teveel in hun definitie te willen opnemen.

Mather (1969) heeft, zonder naar volledigheid te streven, een globale indeling ge-

geven van de wisselwerking tussen samengroeiende individuen, welke zeer bruikbaar lijkt. Gaat men eenvoudigheidshalve uit van het geval dat twee genotypen A en B in elkaars nabijheid groeien, dan zijn er drie soorten interacties te onderscheiden:

1. samenwerking tot wederzijds voordeel,
2. tegenwerking op dusdanige wijze, dat beide er nadeel van ondervinden, in vergelijking met monocultuur,
3. een van de twee ondervindt gemiddeld voordeel, de andere gemiddeld nadeel van elkaars nabijheid.

Het laatste betekent dat A gemiddeld erop achteruitgaat als men B vervangt door A, B zal er echter voordeel van hebben als men A in zijn nabijheid vervangt door een andere B. Het derde type interactie is wat men gewoonlijk met concurrentie bedoelt. Dit trad ook op in de in Hoofdstuk 5 beschreven concurrentieproeven.

## 6.2 Milieufactoren, onder- en bovengrondse concurrentie

Er bestaat in de literatuur enig verschil van mening over de vraag welke milieufactoren bij de concurrentie van belang zijn. Vaak wordt daaronder ook de ruimte opgenomen, zoals Westhoff doet in zijn definitie. Lampeter (1959/60) wijst erop, dat na het zaaien van een mengsel de concurrentie eerst gaat om stand- en wortelruimte, later om licht, water en voedingsstoffen. Donald (1963) meent dat behalve in uitzonderingsgevallen, de ruimte bij grasachtige gewassen altijd voldoende is, zodat hierom geen concurrentie zal worden gevoerd. Als bewijs noemt hij het ruimteoverschot dat zichtbaar wordt als men een graangewas op schoven zet.

Tegen de achtergrond van deze onduidelijkheden omtrent concurrentie en de betrokken factoren verdient het standpunt van De Wit (1960) aandacht. Deze adviseert bij de bestudering van de concurrentie-effecten af te zien van een beschrijving van de groeifactoren, daar deze altijd onnauwkeurig zal zijn. Hij gebruikt voor een kwantitatieve behandeling van de concurrentie de term 'concurrentie voor ruimte' waarbij ruimte een samenvatting is voor alle groeifactoren, die in het geding zijn. De noodzaak van de toevoeging 'voor ruimte' is op het eerste gezicht niet duidelijk en mede gezien de verwarring die toch al in de literatuur bestaat, is het invoeren van een term, die gemakkelijk nieuwe misverstanden oproept, weinig aan te bevelen. Donald (1963) adviseert dan ook de toevoeging 'voor ruimte' achterwege te laten.

Het hier beschreven onderzoek heeft niet de pretentie de milieufactoren op te sporen die bij de concurrentie tussen timothee en andere grassen van beslissende betekenis zijn. Een veldonderzoek is te grof om de eraan ten grondslag liggende ingewikkelde fysiologische processen te ontwarren. Slechts enkele waarnemingen die naar bepaalde factoren of groepen van factoren wijzen, zijn hier bijeen gebracht.

De concurrentieverschijnselen worden wel geclassificeerd in ondergrondse en bovengrondse concurrentie, of wortel- en loofconcurrentie. De wijze waarop de timothee families zich ontwikkelen in Engels raaigras, voert tot enige speculatie betreffende de vraag welk type concurrentie hierbij het belangrijkst is.

Hoewel globaal beschouwd timothee 'zwakker' is dan Engels raaigras, is de loofconcurrentie niet altijd zichtbaar in het nadeel van timothee. Als na de winter het groeiseizoen inzet, heeft timothee zelfs vaak enige voorsprong in groei en steekt boven de Engels raaigrasplanten uit, zodat van beschaduwing van de timothee geen sprake is. Bij de verder ontwikkeling van het gewas neemt de beschaduwing toe en komt het soms zover, dat de timothee-families vrijwel geheel overdekt worden door het Engels raaigras. De weersomstandigheden zijn hierbij ook van invloed; na een zachte winter en een groeizaam voorjaar krijgt Engels raaigras snel de overhand, na een strenge winter en een koud voorjaar blijven timothee-rijen in Engels raaigras soms lang duidelijk zichtbaar en is een beschaduwing van de timothee moeilijk voor te stellen. Deze situatie blijft nogal eens voortduren na de eerste of latere sneden, hoewel in de herfst het overhangende Engels raaigras de timothee in de schaduw brengt.

Dat de wortelconcurrentie wel belangrijk is blijkt uit het enkele malen geconstateerde verschijnsel, dat de timothee-produktie in concurrentie met Engels raaigras stijgt in een droog jaar of in een droge periode (5.1.3 en 5.4.1).

Om de effecten van onder- en bovengrondse concurrentie zo goed mogelijk te scheiden werd in 1970 een proef aangelegd, waarin de produktie van timothee-klonen in monocultuur kon worden vergeleken met die in Engels raaigras laat hooitype, (ras Combi). De toetsing in concurrentie bevatte twee varianten; in het ene deel zorgde regelmatig knippen van het Engels raaigras tot een stoppellengte van ongeveer 3 cm ervoor dat alleen wortelconcurrentie kon optreden, in het andere deel kon Engels raaigras normaal opgroeien met de timothee-planten en werden beide gelijktijdig gemaaid, zodat wortel- en loofconcurrentie beide te verwachten waren.

Voor dit experiment werden 12 klonen gebruikt, 7 in enkelvoud, 4 in tweevoud en 1 in vijfvoud, zodat er 20 rijen ontstonden, iedere rij met 15 planten van één kloon (dus vijf planten per behandeling). De timothee-planten werden uitgezet op 28 april 1970 op 45×45 cm, nadat ongeveer een week daarvoor het Engels raaigras breedwerpig was gezaaid in de concurrentiebanen. In drie giften werd ongeveer 280 kg N per ha/per jaar toegediend in de vorm van kalkammonsalpeter. In 1970 werden 4 sneden geoogst in 1971 3 (versgewichten).

Tabel 27 laat zien dat de monocultuur op 16/6 200 g meer opbracht; de concurrentie was al merkbaar. Op 5/8 was dit nog sterker het geval, de monocultuur presteerde toen bijna het achtvoudige van de concurrentieobjecten. De onderdrukking door kort of lang Engels raaigras maakte echter nog geen verschil. Op 17/9 bleek dit wel het geval te zijn. Op 12/10 was de verhouding ongeveer dezelfde als op 17/9. De invloed van de bovengrondse concurrentie is dus van relatief geringe betekenis geweest; in de derde snede dient 92% van de opbrengstderving te worden toegeschreven aan wortelconcurrentie, bij de laatste snede 89%. De cijfers voor 1971 brachten geen wezenlijke veranderingen in de situatie. In de laatste snede van 1971 was 97,5% van de opbrengstderving al bereikt in kortgehouden Engels raaigras. Als men de opbrengst in monocultuur buiten beschouwing laat, is het verschil in opbrengst tussen de timothee klonen in kort gehouden en die in lang Engels raaigras, wel belangrijk: voor 1970 verhoudingen van 121:63 en 41:7, voor 1971, 157:79, 155:48 en 37:19.

Tabel 27. Gemiddelde opbrengst van timothee (in g vers gewicht) per kloon van 5 planten als afzonderlijke planten in monocultuur, in kort gehouden Engels raaigras en in lang Engels raaigras (20 × 5 planten per toets).

| | 16/6 1970 | 5/8 1970 | 17/9 1970 | 12/10 1970 | 21/5 1971 | 31/6 1971 | 18/8 1971 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| In monocultuur/in monoculture | 640[a] | 945[a] | 795[a] | 328[a] | 1815[a] | 685[a] | 769[a] |
| In kort gehouden Engels raaigras in closely cut perennial ryegrass | 445[b] | 123[b] | 121[b] | 41[b] | 157[b] | 155[b] | 37[b] |
| In lang Engels raaigras in long perennial ryegrass | 440[b] | 123[b] | 63[c] | 7[c] | 79[c] | 48[c] | 19[c] |

Getallen met verschillende index verschillen significant per kolom (P = 0,01 volgens Student's t-test).
Data with unequal index differ significantly per column (P = 0,01 according to Students's t-test).

Table 27. Average yield of timothy (in g green weight) per clone of 5 plants in spaced monoculture, in closely cut perennial ryegrass, and in long perennial ryegrass (20 × 5 plants per test).

Nu is het met proeven als deze altijd zeer moeilijk om tot werkelijk goed vergelijkbare cijfers te komen. In het onderhavige experiment waren de wortelstelsels in de beide Engels raaigras objecten niet identiek, hoewel verder onder geheel natuurlijke omstandigheden werd gewerkt. Bovendien verschilden de ingeplante timothee klonen in leeftijd met Engels raaigras, wat in het voordeel van laatstgenoemde kan hebben gewerkt. De beide proefjaren kenmerkten zich verder door perioden van duidelijk watertekort: in 1970 bedroeg in mei, juni en augustus in de betreffende streek de regenval maar 50 à 60% van normaal. In 1971 waren mei en juni zeer nat (30% en 80% boven normaal), na juni bestond er echter voortdurend een tekort aan regen. De weersomstandigheden hebben waarschijnlijk de invloed van de wortelconcurrentie geaccentueerd.

Gezien de zeer grote verschillen die werden gevonden is het toch wel geoorloofd de conclusie te trekken dat in mengsels van timothee (hooitype) en Engels raaigras (hooitype) de ondergrondse concurrentie de belangrijkste is. Door timothee te toetsen in concurrentie, selecteert men derhalve tevens op een wortelstelsel, dat ook onder ongunstige omstandigheden goed functionneert.

# 7 De overerving van de opbrengst

## 7.1 Inleiding

In de vorige hoofdstukken is vooral het meten van de opbrengst behandeld. Aansluitend hierop zullen gegevens betreffende de overerving van de opbrengst worden vermeld.

Vele eigenschappen die voor de kweker van belang zijn – ook de opbrengst – vertonen binnen een populatie een continu verloop van een laagste naar een hoogste waarde. Deze continue variatie wordt onder meer verklaard door een groot aantal splitsende genen aan te nemen, die ieder op zichzelf een klein effect hebben. De invloed van het milieu op de expressie van dergelijke eigenschappen is vaak belangrijk.

De eerste verdeling welke men bij de beschrijving van een gegeven variatie zal trachten aan te brengen is die in genetische en milieu invloeden. De totale of fenotypische variantie wordt meestal uitgedrukt als $\sigma_p^2$ waarbij dan het genotypisch deel als $\sigma_g^2$ wordt uitgedrukt. Het belang voor de veredeling van deze verhouding wordt gehonoreerd in de z.g. heritability (in wijde zin) $h_w^2 = \sigma_g^2/\sigma_p^2$, waarvoor in het Nederlands soms de term erfelijkheidsgraad wordt gebruikt.

Voor de veredeling is het niet alleen van belang hoe groot de genotypische invloed bij het tot stand komen van de waargenomen fenotypische verschillen is, de kweker zal eveneens willen weten op welke wijze de genen moeten worden gecombineerd om de meest gewenste fenotypen te verkrijgen. Het effect van de genen in combinatie bepaalt de hanteerbaarheid van het aanwezige potentieel.

De heritability in engere zin, $h_n^2 = \sigma_a^2/\sigma_p^2$ geeft daarom aan hoe groot het aandeel van dat additieve deel van de genotypische variantie is in de totale variantie. De component $\sigma_a^2$ is kwalitatief zeer belangrijk. Zij is de belangrijkste oorzaak van de gelijkenis tussen verwanten (Falconer 1960) en maakt derhalve het resultaat van de selectie voorspelbaar. Men noemt deze component soms ook wel het beselecteerbare deel van de genotypische variantie $\sigma_g^2$. Een vergelijking van de hanteerbaarheid van de additieve en niet-additieve varianties biedt het schema van Simmonds (1969) op pag. 59.

De heritability in engere zin, $h_n^2 = \sigma_a^2/\sigma_p^2$ verschaft dus een betere informatie over het te verwachten selectiesucces dan de heritability in wijde zin, $h_w^2 = \sigma_g^2/\sigma_p^2$. De laatstgenoemde is echter eenvoudiger te schatten.

Volgens Sprague (1966) is de gemaakte onderscheiding van zeer groot theoretisch belang, maar aan de betekenis ervan voor de praktijk kan misschien slechts een beperkte waarde worden gehecht vanwege de grote standaardafwijkingen, die aan de schattingen van heritabilities kleven.

Schema van Simmonds (1969).

| | Genetic variation | |
|---|---|---|
| | additive | non-additive |
| Selection | effective | less effective |
| Response | rapid and continued | slow and restricted |
| Family performance | predictable | unpredictable |
| Phenotype and breeding value | correlated | not correlated |
| Polycrosses | useful | not useful |

De $\sigma_a^2$ is voorts de belangrijkste component van de zogenaamde algemene combinatiegeschiktheid. Onder de algemene combinatiegeschiktheid of algemene kruisingswaarde van een plant verstaat men de gemiddelde prestatie van de nakomelingschap na uitkruisen tegen een zo breed mogelijk genetisch materiaal, uitgedrukt als afwijking van het populatiegemiddelde. Hier tegenover staat de specifieke combinatiegeschiktheid of specifieke kruisingswaarde die het verschil aangeeft tussen de waarde van één bepaalde kruising en hetgeen op grond van de algemene kruisingswaarde van de ouders mocht worden verwacht. Deze begrippen zijn ingevoerd door Sprague & Tatum (1942). (General combining ability and specific combining ability.)

## 7.2 Schatting van enkele genetische componenten door middel van diallele analysen

### *7.2.1 De diallele kruising*

Met behulp van diallele kruisingen is getracht een schatting te maken van de algemene en specifieke combinatiegeschiktheid van een aantal te schatten klonen. Het maken van diallele kruisingen is een vrij oude methode, die door de rekentechnieken van Hayman (1954), Jinks (1954) en Griffing (1956) een hernieuwde belangstelling kreeg. De methode is zeer bewerkelijk daar alle kruisingen tussen de klonen dienen te worden gemaakt. Een moeilijkheid is dat voor de analyse voldaan moet worden aan een aantal voorwaarden, hetgeen zelden geheel wordt bereikt of waaromtrent althans zelden zekerheid bestaat. Deze zijn:

a. afwezigheid van interactie tussen genotype en milieu,
b. homozygote ouders,
c. diploïde overerving,
d. afwezigheid van interallele interacties,
f. geen multiple allelie,
g. onafhankelijke verdeling van de genen over de ouderplanten.

Dickinson & Jinks (1956) hebben betoogd dat de diallele analyse ook kan worden

toegepast bij heterozygote ouders (kruisbevruchters), mits iedere ouderplant met een zo groot aantal gameten bijdraagt aan de kruisingen, dat deze bijdrage representatief is voor de ouderplant. Praktisch komt dit neer op het toetsen van grote families. Dudley & Moll (1969) vermelden dat men de analyse ook kan uitbreiden tot polyploïde gewassen, als ze alleen bivalenten vormen in de meiose. Dessureaux (1959) wijst erop dat de eis van grote families bij polyploïden nog zwaarder weegt. Dessureaux gaat er hierbij vanuit dat bij polyploïden de gameten ontstaan in de samenstelling en in de verhoudingen die theoretisch mogelijk zijn. Drolsom & Nielsen (1972) menen echter dat bij polyploïden maar een beperkt aantal van de mogelijke gameten wordt gevormd en werkelijk functionneert. Ze vonden hiervoor aanwijzingen in cytologisch onderzoek en ze wijzen verder erop dat families van polyploïden vaak uniformer zijn dan men verwacht. Als de zienswijze van Drolsom & Nielsen juist is, vervalt de noodzaak zeer grote families te toetsen.

De diallele kruising is een veel gebruikt hulpmiddel bij het onderzoek van allerlei gewassen al zijn er sceptici als Gilbert (1958), die menen dat de praktische kweker uit een diallele analyse meestal niet meer informatie verkrijgt dan de prestaties van de ouders zelf hem al verschaften. Het aantrekkelijke van de methode is echter dat alle combinaties worden onderzocht.

In totaal werden vier diallele kruisingen uitgevoerd. De opzet was twee verschillende groepen van klonen per groep onderling te kruisen en elke diallele kruising later te herhalen, wat door een lage zaadopbrengst van sommige kruisingen niet geheel werd bereikt.

Voor het uitvoeren van de kruisingen werden de kloonstukken in herhalingen uitgeplant in een kruisingsblokje met een plantverband van 45 × 45 cm.

De kruisingen werden gemaakt door van elk van de twee kruisingsouders vijf niet geëmasculeerde bloeiwijzen kort voor de bloei in te hullen in een pergamine zak. Het uitkiezen van bloeiwijzen, in eenzelfde stadium van ontwikkeling ving de verschillen in bloeitijd van de ouders op. Bij één van de diallele kruisingen werd ook bij elke kloon zelfbestuiving toegepast, door enkele malen per kloon tien bloeiwijzen samen in te hullen.

Overzicht van de kruisingen:

*Eerste paar diallele kruisingen:*

Jaar van de 1e kruising: 1966.
Klonen: 34, 40, 55, 62, 64 en 65; reciproke kruisingen apart, sommige combinaties ontbreken.
Toetsing families: In 1968 en 1969 in Renkum (5.1.4).
Gemeten eigenschap: Opbrengst aan droge stof van 3 sneden per jaar, bij drie toetsmethoden. Bij één toetsmethode reciproke kruisingen samengevoegd (zie tabellen 28, 29 en 30).

Jaar van de 2e kruising: 1967.
Klonen 34, 36, 62, 64 en 65; niet alle combinaties bereikt. De klonen ook zelfbestoven.
Toetsing families: In 1968, 1969 en 1970 in Wolfheze (aangelegd voorjaar 1968).
Maaidata: 29 juli 1968, 19 mei 1969, 20 mei 1970.
Gemeten eigenschap: opbrengst aan droge stof bij twee toetsmethoden; één snede per jaar. Voor één toetsmethode (monocultuur) de reciproke kruisingen samengevoegd (zie tabellen 31 en 32).

*Tabel 28. Diallele kruising van 6 klonen:* gemiddelde opbrengsten (in g droge stof) van 3 sneden (4 herhalingen van 20 planten) getoetst in geplante dichte rijen in concurrentie met rijen Engels raaigras (afstand 15 cm).

| Jaar/year | | Kloon 34 | Kloon 40 | Kloon 55 | Kloon 62 | Kloon 64 | Kloon 65 | Totaal ♀ | gca |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1968[1] | Kloon 34 | — | 362 | 362 | 339 | 344 | 371 | 1778 | −18,9 |
| | clone 40 | 365 | — | 320[4] | 423 | 342[4] | 405 | 1855 | −13,3 |
| | 55 | 346 | 320 | — | 447 | 372 | 409 | 1894 | −19,9 |
| | 62 | 426 | 395 | 368 | — | 390 | 391 | 1970 | +28,8 |
| | 64 | 315 | 342[4] | 297 | 389 | — | 471 | 1814 | −14,0 |
| | 65 | 400 | 401 | 381 | 444 | 407 | — | 2033 | +37,3 |
| | Totaal ♂ total ♂ | 1852 | 1820 | 1728 | 2042 | 1855 | 2047 | 11344 | |
| 1969[2] | Kloon 34 | — | 442 | 406 | 436 | 424 | 494 | 2202 | −26,4 |
| | clone 40 | 422 | — | 400[4] | 526 | 456[4] | 548 | 2352 | − 8,0 |
| | 55 | 439 | 400 | — | 495 | 417 | 519 | 2270 | −28,5 |
| | 62 | 477 | 428 | 428 | — | 489 | 461 | 2283 | +21,3 |
| | 64 | 351 | 456[4] | 408 | 455 | — | 531 | 2201 | −16,8 |
| | 65 | 509 | 469 | 471 | 586 | 490 | — | 2525 | +58,4 |
| | Totaal ♂ total ♂ | 2198 | 2195 | 2113 | 2498 | 2276 | 2553 | 13833 | |

[1]LSD: 0,05 families 65,0; 0,01 families 86,3.
[2]LSD: 0,05 families 83,8; 0,01 families 111,5.
[4]Kruising ontbreekt, geschatte waarde/cross lacking, estimated value.

Table 28. Diallel cross of 6 clones: average yield (in g dry matter) of 3 cuts (4 replicates of 20 plants) tested as densely planted rows in competition with rows of perennial ryegrass (rows 15 cm apart).

Tabel 29. Als 28, echter 5 klonen, en getoetst als afzonderlijke planten op 50 × 50 cm in breedwerpig gezaaid Engels raaigras.

| Jaar/year | Kloon 34 | Kloon 55 | Kloon 62 | Kloon 64 | Kloon 65 | Totaal ♀ | gca |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1968[1] | | | | | | | |
| Kloon 34 | – | 134 | 186 | 126[3] | 198 | 628 | −37,9 |
| clone 55 | 175 | – | 260 | 148 | 232[3] | 815 | −25,4 |
| 62 | 179 | 158 | – | 221 | 271 | 829 | +28,1 |
| 64 | 126 | 106 | 253 | – | 248[3] | 733 | −17,5 |
| 65 | 246 | 232 | 222 | 248 | – | 948 | +52,6 |
| Totaal ♂ total ♂ | 726 | 614 | 921 | 743 | 949 | 3953 | |
| 1969[2] | | | | | | | |
| Kloon 34 | – | 125 | 232 | 147[3] | 268 | 772 | −89,1 |
| clone 55 | 238 | – | 369 | 203 | 374[3] | 1184 | −29,1 |
| 62 | 239 | 199 | – | 311 | 389 | 1138 | +51,7 |
| 64 | 147 | 125 | 374 | – | 355[3] | 1001 | −27,4 |
| 65 | 251 | 374 | 379 | 355 | – | 1359 | +93,9 |
| Totaal ♂ total ♂ | 875 | 823 | 1354 | 1016 | 1386 | 5454 | |

[1]LSD: 0,05 families 56;6; 0,01 families 75,3.
[2]LSD: 0,05 families 98,5; 0,01 families 131,0.
[3]Kruising ontbreekt, geschatte waarde/cross lacking, estimated value.

Table 29. As 28, but 5 clones, and tested as isolated plants on 50 × 50 cm in broadcasted perennial ryegrass.

*Tweede paar diallele kruisingen:*

Jaar van de 1e kruising: 1964.
Klonen: 8 klonen, genummerd 1 tot 8. Voorgeschiedenis: Uit vroege en late inteeltlijnen ($I_3$–$I_6$) werden planten geselecteerd en hiermee de kruising hooi- × weidetype gemaakt. Uit de kruisingspopulaties werden 8 planten geselecteerd met een intermediaire schietdatum.
Toetsing families: 1966 en 1967, proefveld Wolfheze (aanleg: voorjaar 1965).
Maaidata: In 1966: 24 juni en 17 augustus; in 1967: 16 juni en 23 augustus.
Gemeten eigenschappen: Opbrengst versgewicht van rijen in monocultuur, 2 sneden per jaar, reciproke kruisingen samengevoegd. Schietdatum van afzonderlijke planten; reciproke kruisingen apart, zie tabel 33.

Jaar van de 2e kruising: 1967.
Klonen: Idem, maar nr. 3 uitgevallen.
Toetsing families: 1969 en 1970, proefveld Wolfheze (aanleg: voorjaar 1969).
Maaidata: 9 september 1969; 22 mei 1970.
Gemeten eigenschap: Opbrengst aan droge stof in rijen in monocultuur, reciproke kruisingen apart zie tabel 34; één snede per jaar.

Tabel 30. Diallele kruising van 5 klonen: gemiddelde opbrengsten (in g droge stof) van 3 sneden (4 herhalingen van 20 planten): getoetst als geplante dichte rijen op 50 cm afstand.

| Jaar/year | | Kloon 34 | Kloon 55 | Kloon 62 | Kloon 64 | Kloon 65 | Totaal ♀ | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1968 | Kloon 34 | — | 988 | 1091 | 1073 | 1119 | 4271 | geen significante verschillen |
| | clone 55 | 1049 | — | 1114 | 1051 | 1009 | 4223 | no significant differences |
| | 62 | 1005 | 1055 | — | 1026 | 1081 | 4167 | |
| | 64 | 1005 | 1035 | 1114 | — | 1069 | 4223 | |
| | 65 | 1130 | 1091 | 1083 | 1083 | — | 4387 | |
| | Totaal ♂ total ♂ | 4189 | 4169 | 4402 | 4233 | 4278 | 21271 | gca |
| 1969[1] | Kloon 34 | — | 968 | 949 | 967 | 981 | 3865 | +32 |
| | clone 55 | 1029 | — | 962 | 972 | 925 | 4888 | −11 |
| | 62 | 923 | 943 | — | 926 | 983 | 3775 | −28 |
| | 64 | 914 | 834 | 879 | — | 965 | 3572 | −25 |
| | 65 | 1103 | 934 | 909 | 1035 | — | 3990 | +33 |
| | Totaal ♂ total ♀ | 3969 | 3668 | 3699 | 2900 | 3854 | 19110 | |

[1]LSD 0,05 families 114; 0,01 families 152.

Table 30. Diallel cross of 5 clones: average yields (in g dry matter) of 3 cuts (4 replicates of 20 plants): as densely planted rows 50 cm apart.

Tabel 31. Families uit diallele kruising van 5 klonen en enkele inteeltlijnen ervan: gemiddelde opbrengst (in g droge stof) van één snede (4 herhalingen van 20 planten) getoetst als dicht geplante rijen (2 × 1 m per herhaling) in concurrentie met rijen Engels raaigras, rijafstand 15 cm.

| Jaar/year | | Kloon 34 | Kloon 36 | Kloon 62 | Kloon 64 | Kloon 65 | Totaal/total ♀ | gca |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1968[1] | Klonen 34 | — | 157 | 148 | 107 | 138 | 550 | −14,7 |
| | clones 36 | 168 | 180 | 180 | 177 | 171 | 696 | +27,7 |
| | 62 | 160 | 209[4] | 118 | 139 | 151 | 659 | +12,8 |
| | 64 | 110 | 151 | 151 | 78 | 122 | 534 | −22,8 |
| | 65 | 150 | 179 | 165 | 132 | — | 626 | − 3,0 |
| | Totaal ♂ total ♂ | 588 | 696 | 644 | 555 | 582 | 3065 | |
| 1969[2] | Klonen 34 | — | 157 | 162 | 168 | 140 | 627 | −22,1 |
| | clones 36 | 204 | 108 | 180 | 197 | 217 | 798 | +22,3 |
| | 62 | 170 | 221[4] | 112 | 163 | 149 | 703 | + 3,8 |
| | 64 | 105 | 183 | 213 | 114 | 152 | 653 | − 5,2 |
| | 65 | 182 | 195 | 185 | 208 | — | 770 | + 1,3 |
| | Total ♂ total ♂ | 661 | 756 | 740 | 736 | 658 | 3551 | |
| 1970[3] | Klonen 34 | — | 191 | 234 | 197 | 210 | 832 | −23,6 |
| | clones 36 | 222 | 106 | 197 | 209 | 253 | 881 | − 4,4 |
| | 62 | 216 | 268[4] | 141 | 235 | 196 | 915 | +17,7 |
| | 64 | 122 | 223 | 283 | 85 | 214 | 842 | − 5,9 |
| | 65 | 227 | 224 | 238 | 242 | — | 931 | + 7,3 |
| | Totaal ♂ total ♂ | 787 | 906 | 952 | 883 | 873 | 4401 | |

[1]LSD: 0,05 families 38,2; 0,01 families 50,9
[2]LSD: 0,05 families 51,9: 0,01 families 69,1
[3]LSD: 0,05 families 54,2; 0,01 families 72,2
[4]Kruising ontbreekt, geschatte waarde/cross lacking, estimated value

Table 31. Families from diallel cross of 5 clones and some of their inbred lines: average dry matter yield (in g) of one cut (4 replicates of 20 plants) tested as densely planted rows in competition with rows (2 × 1 m per replicate) of perennial ryegrass 15 cm apart.

Tabel 32. Opbrengsten (g droge stof) voor families verkregen uit diallele kruising van 5 klonen (reciproke kruisingen samengenomen) van één snede; gemiddelden voor 4 herhalingen met elk 30 planten, getoetst als dicht geplante rijen van 3 m op afstanden van 50 cm.

| Jaar/year | | Kloon 34 | Kloon 36 | Kloon 40 | Kloon 62 | Kloon 65 | Totaal/total | gca |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1968[1] | Kloon 34 | — | 428 | 489 | 447 | 424 | 1788 | +18,1 |
| | clone 36 | | — | 404 | 407 | 411 | 1650 | −27,9 |
| | 40 | | | — | 437 | 504 | 1834 | +33,5 |
| | 62 | | | | — | 383 | 1674 | −19,9 |
| | 65 | | | | | — | 1722 | − 3,9 |
| 1969[2] | 34 | — | 350 | 312 | 342 | 323 | 1327 | |
| | 36 | | — | 344 | 331 | 356 | 1381 | |
| | 40 | | | — | 403 | 392 | 1451 | |
| | 62 | | | | — | 336 | 1412 | |
| | 65 | | | | | | 1407 | |
| 1970[3] | 34 | — | 458 | 485 | 448 | 512 | 1903 | −17,9 |
| | 36 | | — | 471 | 426 | 510 | 1865 | −30,6 |
| | 40 | | | — | 519 | 538 | 2013 | +18,7 |
| | 62 | | | | — | 525 | 1918 | −12,9 |
| | 65 | | | | | — | 2085 | +42,7 |

[1]LSD: 0,05 families 72,3; 0,01 families n.s.
[2]LSD: n.s.
[3]LSD: 0,05 families 76,1; 0.01 families 90,6

Table 32. Yields (g dry matter) for families obtained from diallel crosses of 5 clones (reciprocal crosses combined) for one cut; averages of 4 replicates with 30 plants each, tested as densely planted rows of 3 m, 50 cm apart.

Tabel 33. Gemiddeld aantal dagen vóór schieten van vrijstaande timothee-planten voortgekomen uit een diallele kruising van 8 klonen, 30 planten per reciproke kruising.

| Jaar | Uitgangsdatum starting date | Kloon clone | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | Totaal ♀ total ♀ | gca |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1966[1] | 31/5 | 1 | – | 20 | 20 | 18 | 19 | 20 | 18 | 19 | 134 | + 1,9 |
| | | 2 | 20 | – | 19 | 20 | 20 | 18 | 20 | 17 | 134 | + 1,5 |
| | | 3 | 21 | 19 | – | 18 | 19 | 18 | 18 | 15 | 128 | + 0,9 |
| | | 4 | 15 | 15 | 16 | – | 15 | 14 | 15 | 13 | 103 | + 1,3 |
| | | 5 | 18 | 19 | 17 | 17 | – | 18 | 17 | 18 | 124 | + 0,6 |
| | | 6 | 19 | 18 | 19 | 16 | 17 | – | 15 | 16 | 120 | – 0,0 |
| | | 7 | 15 | 16 | 14 | 13 | 15 | 15 | – | 13 | 101 | – 1,5 |
| | | 8 | 15 | 14 | 14 | 14 | 14 | 15 | 14 | – | 100 | – 2,1 |
| | | totaal ♂ total ♂ | 123 | 121 | 119 | 116 | 119 | 118 | 117 | 111 | 944 | |
| 1967[2] | 24/5 | 1 | – | 22 | 23 | 21 | 24 | 21 | 19 | 20 | 150 | + 2,2 |
| | | 2 | 23 | – | 22 | 23 | 26 | 22 | 23 | 19 | 158 | + 2,8 |
| | | 3 | 23 | 20 | – | 18 | 22 | 19 | 20 | 18 | 140 | + 1,2 |
| | | 4 | 17 | 16 | 18 | – | 16 | 15 | 13 | 12 | 107 | – 2,1 |
| | | 5 | 21 | 20 | 18 | 19 | – | 20 | 19 | 20 | 137 | + 1,1 |
| | | 6 | 21 | 19 | 20 | 15 | 17 | – | 15 | 16 | 123 | – 0,3 |
| | | 7 | 16 | 17 | 13 | 13 | 16 | 15 | – | 13 | 103 | – 2,1 |
| | | 8 | 14 | 15 | 14 | 14 | 15 | 14 | 15 | – | 101 | – 2,9 |
| | | totaal ♂ total ♂ | 135 | 129 | 128 | 123 | 136 | 126 | 124 | 118 | 1019 | |

[1]LSD: 0,05 families 2; 0,01 families 2
[2]LSD: 0,05 families 2; 0,01 families 3

Table 33. Mean number of days before heading of spaced plants derived from a diallel crossing of 8 clones, 30 plants per reciprocal crossing.

Tabel 34. Gemiddelde opbrengst aan droge stof per snede (in g; één snede) van de 42 families verkregen door diallele kruising van 7 klonen; families getoetst als dicht geplante rijen van 15 planten, rijlengte 3 m, rijafstand 50 cm, 3 herhalingen.

| Jaar<br>year | Kloon<br>clone | 1 | 2 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | Totaal ♀<br>total ♀ | gca |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1969[1] | 1 | – | 264,3 | 265,0 | 306,7 | 258,7 | 354,0 | 214,3 | 1663,0 | −17,7 |
| | 2 | 255,3 | – | 233,7 | 263,3 | 276,7 | 264,6 | 226,7 | 1520,3 | − 5,3 |
| | 4 | 282,3 | 386,0 | – | 384,7 | 263,3 | 334,3 | 354,3 | 2104,9 | +40,7 |
| | 5 | 303,0 | 241,0 | 267,7 | – | 248,0 | 215,3 | 314,3 | 1589,3 | + 3,8 |
| | 6 | 274,7 | 375,0 | 347,3 | 294,7 | – | 353,0 | 304,0 | 1849,0 | +12,9 |
| | 7 | 212,7 | 181,3 | 245,0 | 238,0 | 175,0 | – | 287,7 | 1339,7 | −41,6 |
| | 8 | 267,0 | 313,3 | 279,0 | 296,7 | 293,7 | 258,0 | – | 1707,7 | + 7,4 |
| | Totaal ♂<br>total ♂ | 1595,0 | 1761,2 | 1637,7 | 1784,1 | 1615,1 | 1679,2 | 1701,3 | 11773,9 | |
| 1970[2] | 1 | – | 300,0 | 316,3 | 334,0 | 329,3 | 295,0 | 307,7 | 1882,3 | −30,0 |
| | 2 | 268,3 | – | 290,0 | 271,3 | 297,0 | 264,0 | 240,0 | 1630,6 | −43,1 |
| | 4 | 349,0 | 347,7 | – | 381,7 | 379,0 | 395,3 | 493,0 | 2345,7 | +24,4 |
| | 5 | 319,7 | 291,7 | 290,3 | – | 256,7 | 237,3 | 372,7 | 1768,4 | −28,0 |
| | 6 | 345,0 | 401,0 | 393,7 | 354,3 | – | 356,3 | 370,0 | 2220,3 | + 6,0 |
| | 7 | 319,0 | 324,3 | 385,7 | 385,3 | 332,3 | – | 463,7 | 2210,3 | − 3,5 |
| | 8 | 438,3 | 494,7 | 443,3 | 446,0 | 466,3 | 428,0 | – | 2716,6 | +74,3 |
| | Totaal ♂<br>total ♂ | 2039,3 | 2159,4 | 2119,3 | 2172,6 | 2060,6 | 1975,9 | 2247,1 | 14772,2 | |

[1]LSD: 0,05 families 77,6; 0,01 families 109,1
[2]LSD: 0,05 families 63,4; 0,01 families 83,3

Table 34. Mean dry matter yields per cut (in g; one cut) of the 42 families obtained by diallel crossing of 7 clones; families tested in densely planted rows of 15 plants, length of rows 3 m distance between rows 50 cm; 3 replicates.

Analyse: Methode van Griffing (1956), methode 3 (zonder reciproken: methode 4), model I.
Het model voor de analyse van de 'combining ability':

$$x_{ij} = u + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + 1/b \sum_k e_{ijk}$$

$x_{ij}$ = de fenotypische waarde van de ij-de combinatie
u = populatie gemiddelde
s = s.c.a.-effecten
g = g.c.a.-effecten
r = reciproke effecten
b = aantal herhalingen van de kruisingen
$e_{ijk}$ = fout van de afzonderlijke waarneming

Verder is $s_{ij} = s_{ji}$ en $r_{ij} = -r_{ji}$, terwijl verondersteld wordt dat $\sum_i g_i = 0$ en $\sum_{j \neq i} s_{ij} = 0$.
De heritability is geschat volgens de formule (Gardner 1963):

$$h^2_n = 4\sigma^2 g.c.a./4\sigma^2 g.c.a. + 4\sigma^2 s.c.a. + \sigma^2 rec + \sigma^2 e$$

### *7.2.2 Eerste paar diallele kruisingen*

De eerste twee diallele kruisingen werden uitgevoerd met klonen, die indertijd geselecteerd waren uit in grasland verzamelde populaties (hoofdstuk 3). Men kan deze klonen derhalve als weinig veredeld materiaal beschouwen.

Tabel 35 geeft een overzicht van de resultaten. Het was opvallend dat in vrijwel alle proeven, waarin de reciproke kruisingen apart werden gehouden, significante reciproke verschillen werden gevonden; in '68 en '69 lagen ze alleen voor de eerste diallele kruising bij toetsing in dicht geplante rijen in monocultuur beneden het significantieniveau, terwijl de families van de tweede diallele kruising alleen in 1968 geen reciproke verschillen vertoonden. Een moeilijkheid bij de interpretatie van de gevonden verschillen is, dat zoals gebruikelijk de kruisingen zijn gemaakt door niet-geëmasculeerde bloeiwijzen in te hullen, hetgeen in de literatuur wel beschreven wordt als de 'mutual bagging technique' volgens Jenkin (Emara, 1970). Daar de klonen meestal enige zelfcompatibiliteit vertonen, dient rekening gehouden te worden met zelfbevruchting.

Doordat in de tweede diallele kruising ook zelfbestuivingen werden verricht, is het mogelijk enig inzicht te krijgen in de aard van de reciproke verschillen. De klonen 55, 40, 34 en 65 gaven in 1967 bij zelfbestuiving op zijn hoogst enkele zaden per bloeiwijze, hetgeen wel mag worden verwaarloosd. De zelfbestuivingen van kloon 36 leverden gemiddeld 3 tot 9 zaden per bloeiwijze, tegen enkele honderden in kruisingen. Een belangrijke zaadzetting na zelfbestuiving gaven de klonen 64 en vooral 62: het hoogste gemiddelde (bij 10 eigen bloeiwijzen in één inhulzak) lag bij 64 op 3,4 mg zaad per cm bloeiwijze terwijl bij kruising in de inhulzakken als hoogste cijfer voor de zaadzetting 8,2 mg per cm bloeiwijze werd gevonden. Voor kloon 62 lagen deze cijfers op 4,0 mg en 10,2 mg. Bij de klonen 62 en 64 zal dus rekening moeten worden gehouden met zelfcompatibiliteit, al mag men wel verwachten dat bij aanwezigheid van stuifmeel van onverwante klonen het percentage zelfbevruchting zal dalen. Opsahl (1964) vond bij zijn timothee-klonen na kruising in inhulzakken zelfs minder zelfbevruchting dan in de polycrossblokken.

Voor de families van de tweede diallele kruising werden bij toetsing in Engels raaigras significante reciproke verschillen berekend voor de jaren 1969 en 1970 (tabel 35).

Tabel 35. Overzicht van enkele genetische componenten van de opbrengst aan droge stof berekend met behulp van diallele analysen.

| Eerste paar diallele kruisingen | Jaar | Aantal combinaties | Produktie aan droge stof in | Genetische componenten in % | | | Toe-val | $h_n^2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | gca | sca | rec. effect | | |
| *Klonen in 1e diallel/clones in 1st diallel:* | | | | | | | | |
| 34, 55, 62, 64, 65, 40 | 1968 | 27 | nauwe rijen afwisselend met Engels raaigras<br>close rows alternating with perennial ryegrass | 38** | 15 | 14** | 33 | 0,59 |
| | 1969 | 27 | idem | 45** | 0 | 16** | 39 | 0,76 |
| 34, 55, 62, 64, 65 | 1968 | 17 | afzonderlijke planten in Engels raaigras<br>spaced plants in perennial ryegrass | 54** | 19** | 12** | 15 | 0,68 |
| | 1969 | 17 | idem | 62** | 14** | 9** | 15 | 0,76 |
| 34, 55, 62, 64, 65 | 1968 | 20 | dicht geplante, ruime rijen in monocultuur<br>dense, amply spaced rows in monoculture | 7,9 | 16,9 | 17,1 | 58,1 | |
| | 1969 | | idem | 19** | 19 | 16 | 46 | 0,35 |
| *Klonen in 2e diallel/clones in 2nd diallel:* | | | | | | | | |
| 34, 62, 64, 65, 36 | 1968 | 19 | nauwe rijen afwisselend met Engels raaigras<br>close rows alternating with rows of per. ryegrass | 68** | 0 | 0 | 32 | 0,81 |
| | 1969 | 19 | idem | 25** | 0 | 24** | 41 | 0,40 |
| | 1970 | 19 | idem | 15** | 34** | 22** | 29 | 0,26 |
| 34, 62, 65, 36, 40 | 1968 | 10[1] | dicht geplante, ruime rijen in monocultuur<br>dense, amply spaced rows in monoculture | 31** | 27 | | 42 | 0,47 |
| | 1969 | 10[1] | idem | 8,2 | 47,2 | | 44,6 | |
| | 1970 | 10[1] | idem | 57,5** | 0 | | 42,5 | 0,73 |
| | | | | gcs | sca | rec. effect | | |
| First pair of diallel crosses | Year | Number of combi-nations | Dry matter yield as | Genetic components in % | | | Error | $h_n^2$ |

[1] Reciproke kruisingen samengenomen/reciprocal crosses combined.

Table 35. Some genetic components for dry matter yield, derived from diallel analyses.

Een belangrijk deel daarvan komt echter op rekening van de kruisingen 34×64 en 64×34. In 1969 leverde de laatste echter maar 105 g droge stof wat significant minder (P = 0,05) was dan de reciproke kruising met 168 g (tabel 31). De kruising 64×34 lag op hetzelfde niveau als de inteeltlijn van kloon 64, die 114 g produceerde. In 1970 (tabel 31) bracht de kruising 64×34 wel 37 g droge stof meer op dan de inteeltlijn van de moeder, maar het verschil was niet significant, de reciproke kruising echter bracht met 197 g wel significant meer op dan 64×34. Hieraan is nog toe te voegen, dat de 'kruising' 64×36 in 1967 slechts 19 zaden per bloeiwijze opleverde, de reciprook ongeveer 60.

Ook de kruising 64×65 bracht in 1969 significant (P = 0,05) minder op dan de reciprook (tabel 31), maar niet significant meer dan de inteeltlijn 64. In 1970 was het reciproke verschil echter niet meer significant (tabel 38).

Deze voorbeelden duiden er op, dat een belangrijk deel van de geconstateerde reciproke verschillen zal moeten worden verklaard uit de zelfbevruchting in de inhulzakken.

De berekende algemene kruisingswaarden (g.c.a.) bereikten in vrijwel alle gevallen een significante waarde, behoudens enkele bij de rijen in monocultuur (tabel 35). Dit hangt uiteraard samen met de scherpere toetsing in concurrentie met Engels raaigras (hoofdstuk 5).

De specifieke kruisingswaarden (s.c.a.) waren slechts enkele malen significant: bij toetsing als afzonderlijke planten in Engels raaigras voor de eerste diallele kruising en voor de tweede diallele kruising bij toetsing als rijen in Engels raaigras in 1970. Het berekende percentage lag in het laatste geval zelfs hoger dan voor de algemene kruisingswaarde.

Al blijkt de s.c.a. niet altijd significant te zijn, toch kan ze de betrouwbaarheid van de keuze door de kweker beïnvloeden. Dit blijkt als men de g.c.a. en de s.c.a. nagaat voor de afzonderlijke klonen.

Tabel 36 vermeldt de g.c.a.'s van vijf klonen, berekend uit de verschillende nakomelingschapstoetsingen. Alleen de toetsingen die significante verschillen gaven en waarbij de reciproke kruisingen apart werden gehouden, zijn hiervoor gebruikt. De overeenstemming tussen de jaren en de proeven is vrij goed. Als klonen met een lage algemene kruisingswaarde komen 34, 55 en 64 te voorschijn, terwijl 62 en 65 meestal hoge en positieve effecten vertonen. Het selecteren van de klonen 62 en 65 ligt dus voor de hand.

De specifieke kruisingswaarden van deze klonen zijn samengebracht in tabel 37. Uiteraard zijn alleen de cijfers genomen van de toetsingen, waarin de specifieke kruisingswaarde significant was (P = 0,01). De overeenstemming tussen 1968 en 1969 is vrij slecht. De gegevens van 1970 sluiten vrij goed aan bij die van 1968, alleen de waarden voor 62×34 vertonen een tegengesteld teken. Vergeleken met de gegevens over de algemene kruisingswaarde valt het op dat de klonen 62 en 65, die beide meestal een hoge algemene kruisingswaarde vertoonden, minder goed met elkaar combineren. Als men derhalve drie of vier klonen op grond van hun g.c.a. wil combineren voor de vorming van een synthetisch ras, zal het opnemen van 62 en 65 niet altijd de verwachte

Tabel 36. Algemene kruisingswaarden in g droge stof van vijf klonen bij verschillende methoden van toetsing van hun nakomelingsschap.

| Moeder-kloon | Families getoetst als | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | nauwe rijen afwisselend met Engels raaigras | | afzonderlijke planten in Engels raaigras | | ruime rijen in monocultuur | nauwe rijen afwisselend met Engels raaigras | | |
| | 1968 | 1969 | 1968 | 1969 | 1969 | 1968 | 1969 | 1970 |
| 62 | +28,8 | +21,3 | +28,1 | +51,7 | −28 | +12,8 | + 3,8 | +17,8 |
| 65 | +37,3 | +58,4 | +52,6 | +93,9 | +33 | − 3,0 | + 1,3 | + 7,3 |
| 34 | −18,9 | −26,4 | −37,9 | −89,1 | +32 | −14,7 | −22,1 | −23,6 |
| 64 | −14,0 | −16,8 | −17,5 | −27,4 | −25 | −22,8 | − 5,2 | − 5,9 |
| 55 | −19,9 | −28,5 | −25,4 | −29,1 | −11 | | | |
| | close rows alternating with perennial ryegrass | | spaced plants in per. ryegrass. | | amply spaced rows in monoculture | close rows alternating with perennial ryegrass | | |
| Mother clone | Progeny tested as | | | | | | | |

Table 36. General combining abilities in g dry matter of five clones according to different ways of progeny testing.

Tabel 37. Specifieke kruisingswaarden in g droge stof van enkele klonen, gemiddeld over de reciproke kruisingen (1968 en 1969: Renkum; 1970: Wolfheze).

| Ouderklonen parent clones | Afzonderlijke planten in Engels raaigras/spaced plants in perennial ryegrass | | Nauwe rijen afwisselend met rijen Engels raaigras/close rows alternating with rows of perennial ryegrass |
|---|---|---|---|
| | 1968 | 1969 | 1970 |
| 62 × 65 + 65 × 62 | −31,9 | −34,3 | −28,1 |
| 62 × 34 + 34 × 62 | − 5,4 | + 8,2 | +10,8 |
| 62 × 64 + 64 × 62 | +28,8 | +45,5 | +27,1 |
| 62 × 55 + 55 × 62 | + 8,6 | −11,2 | |
| 65 × 34 + 34 × 65 | + 9,6 | −18,3 | +14,8 |
| 65 × 64 + 64 × 65 | +15,3 | +15,8 | + 6,6 |
| 65 × 55 + 55 × 65 | + 7,1 | +36,5 | +20,8 |
| 34 × 55 + 55 × 34 | +12,0 | +27,0 | |
| 34 × 64 + 64 × 34 | −16,3 | − 9,2 | −31,1 |
| 64 × 55 + 55 × 64 | −27,8 | −52,2 | |

Table 37. Specific combining abilities in g dry matter of some clones, averaged over reciprocal crosses (1968 and 1969: Renkum; 1979: Wolfheze).

hoge produktie opleveren.

Men kan nog de vraag opwerpen of de negatieve specifieke kruisingswaarde tussen 62 en 65 is beïnvloed door zelfbevruchting van kloon 62, die immers enige zelfcompatibiliteit vertoonde. Bij de toetsing als afzonderlijke planten in Engels raaigras in 1968 en 1969 (Renkum, tabel 29) bracht de kruising 62×65 meer op dan 65×62, al waren de verschillen niet significant. Alleen bij toetsing in dichte rijen in concurrentie met Engels raaigras in 1970 te Wolfheze (tabel 31), waarop de derde kolom van tabel 37 betrekking heeft, was 62×65 de minst produktieve van de twee reciproken. Het verschil was echter niet significant. Verder wijst de hoge g.c.a. van 62 er op, dat de zelfcompatibiliteit van deze kloon geen grote invloed heeft gehad.

De formule voor het schatten van de heritability, beveelt Gardner (1963) aan voor heterozygote ouders met een diploïde overerving, zonder interallele interactie. Aan de tweede voorwaarde voldoet timothee niet, maar de afwijkingen tengevolge van de polyploïdie zijn waarschijnlijk niet groot (Levings & Dudley, 1963). De berekende waarden variërend van 0,26 tot 0,81 zijn voor een eigenschap als opbrengst zeer hoog. Laat men de proeven, waarin de reciproke kruisingen worden samengevoegd, buiten beschouwing, dan heeft toetsing in concurrentie de hoogste heritability gegeven.

### *7.2.3 Tweede paar diallele kruisingen*

Het leek interessant naast de in de vorige paragraaf beschreven diallele kruisingen, een overeenkomstig onderzoek uit te voeren aan klonen met een geheel andere voorgeschiedenis (7.2.1). Tabel 38 geeft een overzicht van de berekende genetische com-

Tabel 38. Bepaling van enkele genetische componenten uit diallelle analysen (tweede paar diallele kruisingen).

| Klonen | Jaar | Eigenschappen | Gen. componenten in % | | | Toeval | $h_n^2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | gca | sca | reciprook effect | | |
| 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 | 1966 | vers gewicht in ruime rijen monocultuur | 12** | 72** | | 16 | 0,14 |
| | 1967 | fresh weight in amply spaced rows of monoculture | 9** | 67** | | 24 | 0,10 |
| | 1966 | schietdatum vrijstaande planten | 52** | 0 | 18** | 30 | 0,81 |
| | 1967 | shooting date spaced plants | 55** | 0 | 25** | 20 | 0,83 |
| 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8 | 1969 | produktie aan droge stof bij ruime rijen | 26** | 18** | 34** | 22 | 0,44 |
| | 1970 | in monocultuur dry matter production in amply spaced rows of monoculture | 39** | 1 | 39** | 20 | 0,71 |

| Clones | Year | Characteristics | gca | sca | reciprocal effect | Error | $h_n^2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Gen. components in % | | | | |

Table 38. Assessment of some genetic components from diallel analyses (second pair of diallel crosses).

ponenten uit het tweede paar diallele kruisingen. De uitkomsten wijken niet veel af van die van de in 7.2.2 beschreven diallele analysen.

Voor de g.c.a. en voor de reciproke effecten werden steeds significante waarden berekend. Als men de gegevens over de s.c.a. voor de opbrengst van 1966 en 1967 buiten beschouwing laat, omdat hier de reciproke kruisingen niet apart werden gehouden, blijft er alleen een s.c.a.-effect over voor de droge stof produktie in het jaar 1969. In 1970 werd het effect niet teruggevonden. De cijfers voor de schietdatum vertonen geen s.c.a.

Bij de reciproke verschillen valt nog op te merken dat zowel voor de schietdatum (tabel 33) als voor de opbrengst de sommen van de (moederlijke) rijen meer variëren dan van de (vaderlijke) kolommen. In tabel 34 is 4 in 1969 als moeder duidelijk superieur, als vaderplant domineert deze kloon dan niet, in 1970 neemt kloon 8 als moederplant een opvallender plaats in dan als vaderplant. Een en ander wijst op het voorkomen van moederlijke effecten bij de reciproke verschillen. De aard hiervan kon niet nader worden geanalyseerd. In 7.2.2 is aangetoond dat zelfbevruchting hierbij in bepaalde gevallen een rol heeft gespeeld.

De schattingen voor de heritability geven ook hier hoge waarden; zowel voor de schietdatum als voor produktie aan droge stof (tabel 38).

## 7.3 Discussie

De in 7.2.2 en 7.2.3 weergegeven uitkomsten van enkele diallelen zullen eerst in algemene zin worden besproken, terwijl in hoofdstuk 9 een poging zal worden gedaan, enkele conclusies te trekken voor het selectieschema.

Daar de cijfers verkregen zijn uit diallele kruisingen van geringe omvang, gelden de conclusies in principe alleen voor de getoetste klonen. Het feit dat ze van twee kruisingsschema's stammen met geheel verschillend timothee-materiaal en toch dezelfde trend vertonen, wettigt de verwachting, dat er een wat ruimere betekenis aan mag worden toegekend.

Het is noodzakelijk gebleken de reciproke kruisingen apart te houden. Voor de diallele kruisingen waarbij dit is gebeurd, dient nog te worden nagegaan, of er voldaan is aan de voorwaarden voor een betrouwbare diallele analyse.

In de eerste plaats eist het onderzoek van kruisbevruchters, en vooral van polyploïde, populaties van voldoende omvang, al is de grootte in de literatuur niet nader gepreciseerd. Voor het eerste paar diallele kruisingen werden 160 nakomelingen per kruising uitgeplant (80 per reciprook), bij het tweede paar diallele kruisingen waren het er van de eerste diallel 40 per kruising, van de tweede 45 per reciprook. Voor het bepalen van de schietdatum werden 60 planten per kruising of 30 per reciprook gebruikt. Een aanwijzing dat deze aantallen niet te laag waren genomen kon worden gevonden in de reciproke verschillen bij de schietdatum; de afwijking lag hier overwegend in de moederlijke richting, wat niet zo duidelijk verwacht mocht worden, als de verschillen ontstaan waren door het te kleine monster.

In de tweede plaats kan men zich afvragen of de coëfficiënt van dubbele reductie $\alpha$

wel de waarde nul heeft gehad. Er was geen cytogenetisch onderzoek verricht aan de klonen. Uit de literatuur samengevat door Opsahl (1964) blijkt, dat timothee in de meiose zowel bivalenten als multivalenten vormt, zodat een gedeeltelijke chromatidenverdeling met een van nul afwijkende waarde van $\alpha$ niet uitgesloten is. Opsahl verwacht echter voor kwantitatieve eigenschappen geen grote invloed van $\alpha$, omdat men kan aannemen, dat een deel van de talrijke genen die bij een eigenschap zijn betrokken dicht bij het centromeer zal liggen. Bovendien beperkt het voorkomen van bivalenten de mate waarin dubbele reductie kan optreden.

Hoewel enige onzekerheden overblijven kan men aannemen, dat voor het gestelde doel redelijk aan de voorwaarden voor een diallele analyse is voldaan. Bovendien was het niet de bedoeling verder te gaan met de analyse dan het berekenen van de algemene en de bijzondere kruisingswaarde. Echter ook bij deze grootheden treedt nog een moeilijkheid aan de dag wanneer ze gelden voor polyploïde gewassen. Levings & Dudley (1963) wijzen er op dat de digene variantie van tetraploïden niet alleen in de schatting voor de specifieke kruisingswaarde komt maar ook in die van de algemene kruisingswaarde, waardoor de laatste, anders dan bij diploïden, een deel van de dominantie variantie bevat.

De algemene kruisingswaarde was vrijwel steeds significant, hetgeen overeenkomt met de weinige gegevens die de literatuur biedt (Gardner, 1963). Opsahl (1964) vond in zijn experimenten met timothee significante algemene en specifieke effecten. Hij meent zelfs dat sommige kruisingen een zodanig specifiek effect opleveren dat het gebruik hiervan door de kweker overweging verdient. Het was hem niet mogelijk aan te tonen dat het ene effect meer invloed van het milieu ondervond dan het andere.

In de hier beschreven proeven waren de specifieke effecten niet elk jaar significant. Uit tabel 35 blijkt bijvoorbeeld, dat in de tweede diallele kruising de families bij toetsing als rijen in Engels raaigras in 1970 wèl een significant specifiek effect gaven maar in de voorafgaande jaren niet. Dit is in overeenstemming met de regel dat de specifike kruisingswaarde gevoeliger is voor het milieu dan de algemene (Sprague, 1967; Bean, 1970). Voor de praktische verdeling betekent dit, dat de winst door het specifiek effect zeer duidelijk moet zijn voordat het voor de kweker aantrekkelijk wordt zijn schema op dit effect af te stemmen. Aan de andere kant kan men moeilijk Gardner (1963) tegenspreken als hij stelt dat, wanneer het zou lukken de problemen van de zaadwinning op te lossen, het profiteren van zowel de specifieke als algemene kruisingswaarde in hybriderassen meer kansen moet bieden dan de synthetische rassen, die alleen gebaseerd zijn op de goede algemene kruisingswaarden van hun componenten.

Wanneer de effecten van de specifieke kruisingswaarde onbekend zijn, kan het kiezen van een kloon op grond van de algemene kruisingswaarde tot teleurstellende resultaten leiden, zoals in 7.2.2 werd aangetoond. Een soortgelijke complicatie beschrijft Griffing (1956). Bij de analyse van een diallele kruising van 9 inteeltlijnen van maïs vond hij 2 objecten met een hoge algemene kruisingswaarde, de nummers 7 en 9 in tabel 39. De wijze waarop deze hun gemiddelde hoge prestatie bereikten, was echter duidelijk verschillend; terwijl de $F_1$'s van 7 redelijk aan de verwachting voldeden,

Tabel 39. Algemene en specifieke kruisingswaarden bij de korrelopbrengst (in g) van 3 inteeltlijnen van mais (Griffing, 1956).

| | gca | sca | |
|---|---|---|---|
| | | inteeltlijn 7/inbred line 7 | inteeltlijn 9/inbred line 9 |
| Inteeltlijn 1/inbred line 1 | 9,08 | −14,32 | +16,90 |
| Inteeltlijn 7/inbred line 7 | 27,15 | | − 0,37 |
| Inteeltlijn 9/inbred line 9 | 24,44 | | |

Table 39. General and specific combining ability for grain yield (in g) of 3 inbred lines of maize (Griffing, 1956).

brachten sommige kruisingen van 9 aanzienlijk meer, andere duidelijk minder op dan de algemene kruisingswaarde beloofde. Lijn 9 vertoonde derhalve hoge specifieke kruisingswaarden en zou geschikter zijn voor de opbouw van een hybride ras dan voor een synthetisch ras.

Volgens de analyse van Griffing combineerden 7 en 9 vrij goed (tabel 39), zodat zich niet het verschijnsel voordeed waarvan 7.2.2 een voorbeeld heeft gegeven, namelijk dat juist de beste ouders bij onderlinge kruising een teleurstellend resultaat opleverden. Niettemin ontbreekt een dergelijke complicatie niet geheel in de cijfers van Griffing; als men de berekende waarden voor de algemene en bijzondere kruisingswaarden van de beste drie objecten beschouwt (1, 7 en 9 in tabel 39) dan voldoet 7 × 9, wel aan de verwachting, 1 × 9 vertoont een positief specifiek effect, maar 1 × 7 valt tegen. Het laatste ondanks het feit dat over het geheel de specifieke kruisingswaarde van nr. 7 als laag werd opgegeven.

Hoewel het voorkomen van dergelijke verschijnselen niet verwonderlijk is, valt het toch op dat er weinig aandacht aan is besteed. Ook in het onderzoek van Opsahl (1964) kan men ze aanwijzen, zoals uit een hergroepering van zijn cijfers in tabel 40 blijkt. Daarbij zijn van de 11 timothee-klonen die hij onderzocht met behulp van een diallele

Tabel 40. Algemene en specifieke kruisingswaarden van 3 timothee-klonen. (Familie toetsing in monocultuur, 2 proeven, g droge stof), ontleend aan cijfers van Opsahl (1964).

| Jaren/years | | gca | sca | |
|---|---|---|---|---|
| | | | kloon 8/clone 8 | kloon 9/clone 9 |
| 1958 + 1959 | kloon 1 | 52 | − 9 | −71 |
| 1959 + 1960 | clone 1 | 71 | +79 | −36 |
| 1958 + 1959 | kloon 8 | 14 | | −26 |
| 1959 + 1960 | clone 8 | 34 | | −23 |
| 1958 + 1959 | kloon 9 | 4 | | |
| 1959 + 1960 | clone 9 | 42 | | |

Table 40. General and specific combining ability of 3 timothy clones (progeny testing in monoculture, 2 trials, dry matter in g), derived from data given by Opsahl (1964).

kruising, de cijfers samengenomen voor de klonen met de hoogste algemene kruisingswaarden. Hij toetste de families als afzonderlijke planten in monocultuur in twee verschillende perioden van twee jaar. Duidelijk blijkt dat de kruisingen van kloon 1 met 9 en 8 met 9 niet geven wat men op grond van hun g.c.a. zou verwachten.

Bij de bespreking van de regelmatig voorkomende reciproke verschillen is reeds aangegeven dat het de vraag is, of deze wel genetisch zijn daar de invloed van de zelfbevruchting van een enigszins zelfcompatibele kloon kon worden aangetoond. Het voorkomen van zelfbevruchting in de inhulzakken zal wel de voornaamste oorzaak van de reciproke verschillen zijn geweest.

Bij dit soort experimenten worden reciproke verschillen vrij algemeen gevonden. Opsahl (1964) vermeldt ze bij timothee; ook bij luzerne komen ze veel voor. De meeste auteurs kunnen echter moeilijk de aard van de reciproke verschillen vaststellen omdat zelfbevruchting niet werd uitgesloten. Emara (1970) onderzocht bij Italiaans raaigras het effect van emasculaties op de reciproke verschillen. De reciproke verschillen bleken door de toepassing van emasculatie niet te verdwijnen, zodat zelfbevruchting niet de oorzaak was.

Volgens Britse gegevens (Breese et al., 1965) vertonen extreme weidetypen van Engels raaigras vaak een duidelijke niet-nucleaire erfelijkheid b.v. voor uitstoeling. Bij een vermeerdering van dergelijke typen via zaad heeft men bij de zaailingen aanvankelijk alleen te maken met effecten van genen. Bij frequent knippen van oudere zaailingen treden echter verschillen in uitstoeling op onder invloed van cytoplasmatische factoren. Dit maakt het mogelijk binnen een kloon te selecteren op uitstoeling. Het hooitype van timothee behoort echter niet tot het type, waarvoor de genoemde theorie in de eerste plaats geldt.

De aan- of afwezigheid van echte reciproke verschillen is niet alleen een academische kwestie. Bij aanzienlijke verschillen dient men voor het bereiken van de maximale heterosis de kruising in één richting te maken. In tabel 34 bijvoorbeeld levert $4 \times 5$ ruim 384 g droge stof op per herhaling (1969) terwijl $5 \times 4$ maar 268 g produceert, een significant verschil ($P = 0{,}01$). Wanneer men bij de timothee-veredeling zou overgaan op het kweken van hybride rassen zouden de reciproke verschillen een reden te meer kunnen zijn voor het gebruik van mannelijke steriliteit.

Voor de techniek van het onderzoek is het volgende nog van belang. Men zou kunnen overwegen voor kruisingen sterk zelfincompatibile klonen uit te zoeken, maar Drolsom & Nielsen (1969) vonden, dat in timothee zelfcompatibiliteit gepaard gaat met een regelmatige meiose. De planten met enige zelfcompatibiliteit vertoonden een hogere zaadzetting en zelfs een betere roestresistentie en een hogere produktie. Hoewel het verband met de twee laatstgenoemde eigenschappen niet zo duidelijk te zien is, zou men toch met het uitsluiten van zelfcompatibile klonen wel op de verkeerde weg kunnen raken.

Uit de eerste diallele kruising (tabel 35) blijkt de afhankelijkheid van de heritability van de toetsmethode. Terwijl toetsing in de monoculturen alleen in 1969 significante verschillen opleverde, lagen voor de toetsingen in Engels raaigras de berekende heritabilities zowel in 1968 en 1969 op een hoog niveau. In de tweede diallele kruising is

die verhouding niet goed na te gaan, omdat bij de monoculturen de reciproke kruisingen niet apart zijn gehouden. Uit tabel 38 blijkt echter wel dat bij het tweede paar diallele analysen toetsing in monocultuur ook zeer hoge waarden gaf.

Het gebruik van de kwalificatie 'zeer hoog' vindt zijn oorzaak daarin dat in het algemeen voor de produktie van cultuurplanten heritabilities van 5–10% worden berekend (Robinson, 1966). Voor de grassen zal men echter nog wel op hogere waarden mogen rekenen. Voor 'maturity characters', waartoe men de schietdatum kan rekenen, vermeldt Robinson 30 tot 60%, wat ook lager is dan de hier gevonden 82%.

De gevonden waarden gelden echter alleen voor de onderzochte klonen bij de toegepaste toetsmethoden en voor de omstandigheden die in die jaren op de proefvelden heersten. Verder zijn de gebruikte timothee klonen, vooral van het eerste paar diallele kruisingen, wel vele jaren in onderzoek geweest, maar op zichzelf niet ver veredeld, zodat er nog een aanmerkelijke additieve variantie aanwezig kan zijn (Robinson, 1966). Tenslotte komt timothee van nature weinig voor op de droge zandgrond waar de proef werd uitgevoerd, zodat ook uit dien hoofde nog een ruime mogelijkheid voor selectie mag worden verwacht.

Hanteert men de regel van Morley & Heirrichs (1960) dat boven een heritability in engere zin van 10–20%, massa selectie een snellere vooruitgang geeft dan een massaselectie met nakomelingschapstoetsing, dan lijkt het wel waarschijnlijk dat massaselectie in het gebruikte materiaal de aangewezen methode is. Dit wordt ondersteund door de duidelijke correlatie tussen ouders en nakomelingen, vermeld in 5.3.2.

Samenvatting hoofdstuk 7:

Met behulp van diallele kruisingen werden enkele groepen klonen onderzocht op het voorkomen van algemene en specifieke kruisingswaarden (tabellen 28 t/m 34). De resultaten luiden:

1. De algemene kruisingswaarde voor de opbrengst was vrijwel steeds significant (tabellen 35 en 38).

2. De specifieke kruisingswaarde was in enkele gevallen significant. De specifieke kruisingswaarde was gevoeliger voor jaarsinvloeden dan de algemene (tabellen 35 en 38).

3. De reciproke verschillen waren algemeen en meestal significant (tabellen 35 en 38). Ze konden worden verklaard uit de gedeeltelijke zelfcompatibiliteit van de gebruikte klonen (tabel 31).

4. Voor de schietdatum waren alleen de algemene kruisingswaarde en de reciproke verschillen significant (tabel 38).

5. Bij het kiezen van klonen op grond van hun algemene kruisingswaarde mogen de specifieke effecten niet buiten beschouwing blijven (tabellen 36 en 37).

6. De heritability in engere zin liep voor de opbrengst uiteen van 0,26 tot 0,81 (tabellen 35 en 38), voor de schietdatum werd 0,81 en 0,83 gevonden.

# 8 Weidebouw in mengsels of in monoculturen?

## 8.1 Probleemstelling en begripsomschrijving

Het gebruik van mengsels is ongetwijfeld gestimuleerd door de rijkdom aan soorten van de natuurlijke graslanden. Sommige oude zaadmengsels hadden dan ook een samenstelling waarbij elke soort die in graslanden voorkomt een kans kreeg. Naarmate de landbouwkundige waarde van de aparte soorten beter bekend werd, konden de aanbevolen mengsels geleidelijk van veel ballast worden bevrijd. De vraag is nu of dit zal uitlopen op het gebruik van monoculturen van het beste ras van de beste soort. Sommigen beantwoorden deze vraag bevestigend (zie 8.2) anderen ontkennend en het leek daarom zinvol de argumenten pro en contra na te gaan, temeer daar de veredeling zich dient te richten op de toekomstige teeltwijze.

Vooraf vraagt echter het begrip monocultuur een nadere omschrijving omdat ook bij het gebruik van één soort de genetische variatie binnen het gewas sterk uiteen kan lopen.

Het minst varieert een ras van een zelfbevruchter of, wat bij de grassen reëler is, van een apomictische soort; het gewas bevat dan in principe één genotype. Alleen door een aantal apomictische rassen gemengd uit te zaaien kan men de genetische basis verbreden. Meer variatie biedt een ras van een kruisbevruchter, samenhangend met het aantal en de onderlinge verwantschap van de basisplanten. Men kan de variatie verder opvoeren door van een kruisbevruchtend gras rassen te mengen. Een blik in de Rassenlijst kan ervan overtuigen, dat dankzij de inspanning van de kwekers, de mogelijkheden hiervoor ruimschoots aanwezig zijn. Ook bij het uitzaaien van één soort kan men derhalve uitgaan van een grote genetische verscheidenheid.

Zij die voor een monocultuur pleiten, denken vermoedelijk steeds aan het ter plaatse beste ras van één soort, hoewel soms ruwweg alleen van soorten wordt gesproken. Tussen het mengen van soorten en een monocultuur van één ras, verdient het mengsel van rassen van één soort echter ook aandacht.

## 8.2 De produktie van monoculturen en mengsels

Cowling & Lockyer (1968) onderzochten de opbrengst aan droge stof van mengsels van Engels raaigras, kropaar en timothee (drie jaren, in totaal veertien sneden). De mengsels waren samengesteld uit gelijke hoeveelheden van een ras van iedere soort. De opbrengst van de mengsels kwam overeen met de gemiddelde opbrengst van de monoculturen. Zij spreken zich daarom uit voor monocultuur, al zal de oogstzeker-

heid misschien dalen. De oogstzekerheid willen de auteurs bereiken door veredeling op winterhardheid, ziekteresistentie, e.d. In de monocultuur komen dan de eigenschappen van een ras veel beter tot uiting, een argument dat kwekers zeker zal aanspreken.

Rogers (1966) stelt dat de resultaten van de grassenveredeling vaak worden bedorven door het mengen van allerlei rassen. Mengsels garanderen dat de slechte boer altijd iets krijgt, maar beletten de goede boer een maximale oogst binnen te halen. Zijn emotionele uitspraak: 'For the progressive farmer, not farming marginal land the days of grazing a complex sward based on some mystical blending have surely come to an end', doet vermoeden, dat hij de wetenschappelijke argumenten nog als onvoldoende ervaart.

Ivens (1968) vermeldt dat monocultuur van Engels raaigras voor blijvend grasland in Engeland normaal begint te worden.

Van Nederlandse zijde heeft Van den Bergh (1968) een belangrijke bijdrage aan deze discussie geleverd. Op grond van potproeven onder geconditionneerde omstandigheden en veldproeven van anderen, later (Van den Bergh & Elberse 1970) aangevuld met veldproeven, komt hij tot de conclusie dat in het algemeen een monocultuur meer opbrengt dan een mengsel. In een mengsel gaat soms een minder produktieve soort domineren, daarom kan men het beste een monocultuur zaaien van de soort die ter plaatse het meest produktief is.

Anderzijds vermeldt de literatuur verschillende gevallen waarin mengsels meer opbrengen dan monoculturen.

Zo vonden Whittington & O'Brien (1968) bij ingeplante veldjes met klonen van Engels raaigras, beemdlangbloem en een triploïde hybride van deze soorten, dat in het derde jaar de mengsels gemiddeld meer produceerden dan de monoculturen, vooral wanneer werd geoogst in een beweidingsstadium. Ze zoeken de verklaring in de sterkere concurrentie bij de klonen in de monocultuur, waarbij alle planten gelijke eisen stellen. Dit bleek trouwens uit het feit, dat de hybride in de mengsels meer fosfaat opnam uit de diepere grondlagen dan in de monocultuur, als monocultuur was de hybride dus meer beperkt in de wortelontwikkeling. De auteurs wijzen er verder op, dat dergelijke verschillen niet zullen worden gevonden als de experimenten worden uitgevoerd in potten of kistjes van beperkte omvang.

Ook Throughton & Whittington (1968) menen dat voor de produktie van een mengsel verschillen in het wortelstelsel voordeliger zijn dan bovengrondse; een verschil in de verdeling van blad en stengel zal altijd lichttekort betekenen voor de laagste plant, maar als de wortelstelsels zich in verschillende lagen ontwikkelen, kan dit gunstig werken voor het hele mengsel.

Valberg (1969) constateerde bij meerjarige veldproeven in Noorwegen een hogere opbrengst in sommige eenvoudige mengsels dan in monoculturen of gecompliceerde mengsels. Bij de veldproeven van Hunt (1971) met mengsels van een ras van Engels raaigras met een van Italiaans raaigras in verschillende verhoudingen was de opbrengst van de mengsels in het algemeen intermediair met een neiging af te wijken naar de krachtigste component. Daar de groeikracht van de componenten echter wisselde van

snede tot snede en van seizoen tot seizoen, toonden sommige mengsels voordelen boven de monoculturen. Hunt gelooft dan ook dat vooral mengsels van twee contrasterende typen voordelen bieden, maar hij betwijfelt of het opnemen van meer typen zin heeft.

De gegevens van Hunt bevestigen de in 5.5 gemaakte opmerking, dat de concurrentiekracht van een soort geen vast gegeven is, maar varieert met de omstandigheden. Zo bleek uit eigen proeven dat timothee in droge perioden meer naar voren komt, dan Engels raaigras; hetzelfde werd op de proefvelden meermalen geconstateerd na strenge winters. Ook tussen Engels raaigras en timothee kan dus een verschuiving in het aandeel van de soorten optreden, zoals Hunt beschreef voor Engels en Italiaans raaigras. Wel dient hierbij te worden aangetekend dat een dergelijke verschuiving alleen kan functioneren zolang het verschil in concurrentievermogen tussen de componenten van het mengsel niet te groot wordt. In een mengsel van timothee en kropaar zal de invloed van timothee meestal te gering zijn (zie 5.1.2 en 5.4.2).

Men zou kunnen nagaan of de voordelen van de wisselwerking tussen de componenten ook verkregen kunnen worden door het mengen van contrasterende rassen van één soort. Indien dit het geval is zou men ten volle gebruik kunnen maken van de kwaliteiten van een hoog gewaardeerde soort, bijvoorbeeld Engels raaigras, zonder te hoeven vrezen voor de gevaren van een eenzijdig samengesteld gewas (8.3).

Harper (1967) heeft het vraagstuk van de ecologische kant benaderd; complexe systemen bieden meer mogelijkheden voor plaatselijke specialisatie en kunnen daardoor de mogelijkheden van het milieu beter uitbuiten. Zoals Van den Bergh heeft aangetoond, betekent een verschuiving in de botanische samenstelling echter nog geen intensiever gebruik van het milieu, althans nog geen hogere produktie aan droge stof. Desondanks slaat Harper in zijn verdere betoog een brug tussen de tegenstrijdige literatuurgegevens over de produktiviteit van mengsels en monoculturen; hij wijst er namelijk op hoe onwaarschijnlijk het is dat twee willekeurig gemengde soorten juist zulke biologische verschillen bezitten dat ze elkaar precies aanvullen. Misschien zijn er bijzondere veredelingsmethoden nodig om 'ecological combining ability' te ontwikkelen.

## 8.3 Oogstzekerheid van mengsels en monoculturen

Naast de opbrengstcapaciteit is ook de oogstzekerheid zeer belangrijk, hetgeen in de pleidooien voor monoculturen niet voldoende tot zijn recht komt. De eigenaar van blijvend grasland verwacht dat het jaar in jaar uit zijn produktie zal leveren; een groter risico dat de produktie lange tijd uitvalt kan daarom niet worden gecompenseerd door een hogere opbrengst onder gunstige omstandigheden.

Bij het verhogen van het produktievermogen zonder te letten op de oogstzekerheid, bestaat bovendien het gevaar dat van de verwachte opbrengstverhoging in de praktijk weinig terecht komt. Zo merkt Schothorst (1963) op, dat de gemiddelde beweidingsverliezen door vertrappen en bevuilen – afhankelijk van weersomstandigheden en grondsoort – tot 40% van de geproduceerde zetmeelwaarde op kunnen lopen, en dat

deze verliezen nu juist de neiging hebben het grootst te zijn in tijden van hoge produktie. Waarschijnlijk moet dit worden verklaard uit de omstandigheid, dat de veebezetting is afgestemd op de gemiddelde produktie waardoor in groeizame perioden veelal een te lang gewas wordt beweid. Elke maatregel – hetzij het kweken van rassen met bepaalde resistentie, hetzij het opnemen van winterharde of droogteresistente soorten in het mengsel – die de opbrengst verhoogt in perioden, die voor de grasgroei ongunstig zijn, zal dus meer kansen geven op een hoog nettorendement dan de maatregel, die een verhoging van de produktietop bewerkstelligt. De opmerking van Van den Bergh & Ennik (1969), dat de cijfers die ten gunste van de mengsels spreken, steeds worden gevonden onder sub-optimale omstandigheden, lijkt daarom een sterk argument voor het gebruik van mengsels.

Hoewel de meeste auteurs het er over eens zijn dat mengsels meer stabiliteit en oogstzekerheid bieden dan monoculturen, heeft Van den Bergh duidelijk gemaakt, dat de voordelen van een soortenrijk bestand minder gemakkelijk kunnen worden gerealiseerd dan het lijkt. Wanneer de dominerende soort, bijvoorbeeld door vorstschade, is gereduceerd, zullen winterharde soorten de open plaatsen opvullen. Als bezwaar hiervan ziet Van de Bergh dat deze soorten meestal minder produktief zijn dan de hoofdsoort en het herstel van deze vertragen. In Nederland domineert Engels raaigras echter meestal en het is moeilijk in te zien welke van de doorgaans gezaaide grassen het herstel van dit agressieve gras zouden kunnen verhinderen, zodra de omstandigheden er weer gunstiger voor worden.

De nadelen van een monocultuur zullen vooral naar voren komen als de weersomstandigheden over lange perioden ongunstig blijven voor het gezaaide ras. Zo nam in het begin van de veertiger jaren toen strenge winters en droge zomers elkaar afwisselden het aandeel van Engels raaigras in het Nederlandse grasland af (De Vries, 1943). In dergelijke perioden is het gunstig als er aantrekkelijke plaatsvervangers in de zode aanwezig zijn. Wel blijkt uit de betreffende cijfers (zie ook De Vries et al., 1942), dat timothee zijn rol als vervanger van Engels raaigras na een strenge winter soms maar tijdelijk kan vervullen, omdat de eveneens winterharde maar slechts matig gewaardeerde *Agrostis stolonifera*, agressiever is. Dit wijst er op dat een selectie op concurrentievermogen nodig is, voordat timothee zijn rol bevredigend kan vervullen. In de hoofdstukken 5 en 7 is echter aangetoond, dat er voor de verbetering van het concurrentievermogen van timothee goede kansen bestaan. Bij het slagen van een daarop gerichte selectie stijgt evenwel de kans dat het herstel van Engels raaigras zal worden vertraagd (Van den Bergh, 1968). Uit een oogpunt van opbrengst is dat echter geen groot bezwaar, omdat de gebruikelijke soorten weinig uiteenlopen wat betreft opbrengstcapaciteit, zoals blijkt uit de cijfers van de Rassenlijst 1972. De verschillen in concurrentievermogen tussen de soorten zijn groter dan die in produktiecapaciteit.

Ook de stevigheid van de zode en de resistentie tegen ziekten zijn aspecten van de oogstzekerheid. De stevigheid aan de zode is vooral van belang als waarborg tegen vertrappen en speelt in toenemende mate een rol bij het gebruik van zware werktuigen. Vanouds heeft men aangenomen dat het gebruik van grassen met verschillende groeiwijzen in dit opzicht gunstiger zou werken. Ook Wind & Schothorst (1964) denken

blijkbaar in deze richting als zij opmerken, dat hoge stikstofgiften de draagkracht van de zode niet ten goede komen omdat ze het aandeel van de uitlopervormende grassen in het bestand verminderen. Bij het invoeren van monoculturen zal men dus zeker moeten zijn dat dit geen gevaar oplevert voor de draagkracht van de zode, die zeer belangrijk is voor het rendement van de beweiding (Schothorst, 1963).

Als voordeel van mengsels is wel vermeld dat ziekten zich hierin niet zo gemakkelijk verspreiden als in een monocultuur. Hiervoor zijn inderdaad ook bij grassen bewijzen te vinden in de literatuur, volstaan moge worden met te verwijzen naar de ervaringen met wildweiden van het ITBON (Jaarverslag, 1966), waarbij bleek dat monoculturen van *Agrostis* mislukten door een aantasting van *Gäumannomyces graminis*, terwijl *Agrostis* in de mengsels gezond bleef.

Bij de realisering van dit voordeel van de mengsels kunnen echter enige complicaties optreden. Beard (1965) vond in de schaduw van bomen bij verschillende grassoorten een grotere schade door schimmels als *Erysiphe graminis* en *Helminthosporium sativum*. Iets dergelijks zou ook kunnen gebeuren bij een beschaduwde grassoort in een gemengd bestand. Gegevens hierover ontbreken echter.

Tenslotte noemt Van den Bergh (1968) nog als een mogelijk gevaar voor een mengsel het optreden van een virus waardoor de ene soort weinig gevoelig is, maar dat zeer schadelijk is voor de andere. Of dit van veel praktische betekenis is dient nader te worden onderzocht. Het Zweedse onderzoek van Lindsten & Gerhardson (1969), naar Barley Yellow Dwarf Virus in kunstweiden, wekt de indruk dat een dergelijk verschijnsel zich wel zou kunnen voordoen. Dit virus komt waarschijnlijk in heel Zweden voor, het kan in vele grassoorten worden overgebracht, maar volgens Lindsten & Gerhardson is alleen bij beemdlangbloem en Engels raaigras de opbrengstderving aanzienlijk. In Nederland zijn echter tot nu toe de virusziekten vooral schadelijk gebleken in banen met ruimstaande planten en niet in een dicht gewas. Bovendien mag men de mogelijkheid niet zondermeer uitleggen als een gevaar voor het mengsel, want bij vergelijking tussen een mengsel en een monocultuur van de gevoelige soort, zal bij het optreden van de ziekte het mengsel zeker de hoogste opbrengst geven.

Samenvatting hoofdstuk 8:

Het is niet bewezen dat een mengsel minder produktief is dan een monocultuur. In het bijzonder verdienen eenvoudige mengsels van componenten met contrasterende eigenschappen te worden onderzocht.

De monocultuur houdt gevaren in voor de oogstzekerheid:

a. door een verminderd aanpassingsvermogen aan wisselende weersomstandigheden,
b. door een grotere kans op ziekten,
c. de gevolgen voor de draagkracht van de zode zijn onzeker.

De nadelen van een monocultuur zullen sterker aan de dag treden, naarmate de genetische basis smaller is.

# 9 Toepassing in de veredeling

## 9.1 De plaats van de toetsmethoden in het selectieschema

Na de bespreking van de aanbevolen toetsmethoden in 5.5 dienen enkele opmerkingen te worden gemaakt over hun plaats in het selectieschema.

Het toetsen van afzonderlijke planten in een zode van een ander gras leent zich bij uitstek voor het begin van het selectieschema, vooral als men over ruim uitgangsmateriaal beschikt. De planten worden daarbij onder zo'n zware druk geplaatst dat slechts een klein deel ervan als redelijk goed overblijft. Ook planten die na een periode van bijvoorbeeld droogte of koude sterk zijn verzwakt komen deze inzinking meestal niet te boven, terwijl ze zich in een monocultuur vaak volledig kunnen herstellen. Het laatste kan de veredelaar verleiden ze toch te kiezen, vooral als hij niet veel waarnemingen in de voorafgaande periode heeft verricht. In een toetsing met concurrentie kan men zich met meer zekerheid baseren op het eindresultaat van de proef en is het verzamelen van een groot aantal tussentijdse waarnemingen, althans in de eerste fasen van het selectieschema, minder urgent.

Er zijn overigens verschillende tussenwegen denkbaar. In 5.5 is er reeds op gewezen dat men de concurrentiedruk kan variëren door de keuze van de concurrerende grassoort. Toetst men bijvoorbeeld timothee-planten in beemdlangbloem, dan zullen er minder planten uitvallen dan bij een toetsing in Engels raaigras. Het gevaar dat men waardevolle eigenschappen zoals ziekteresistentie tegelijk verliest met de planten die niet sterk zijn in de concurrentie, wordt dan kleiner. Is het beschikbare uitgangsmateriaal van beperkte omvang, dan zou men ook eerst kunnen selecteren in afzonderlijke planten in monocultuur. Daar tussen de prestaties in monocultuur en in mengcultuur een positief verband bestaat, is dit wel aanvaardbaar. Met het zaad van de geselecteerde planten kan men dan de volgende generatie uitplanten in concurrentie en een scherpere selectie toepassen.

Het toetsen van afzonderlijke planten in de zode van een ander gras is vooral waardevol bij soorten, waarvan de zwakke punten pas in het mengsel tot uiting komen. Behalve bij timothee is dit duidelijk het geval bij beemdlangbloem. Deze soort is winterharder en geeft op vochthoudende gronden een betere zomerproduktie dan Engels raaigras en bovendien is ze minder vatbaar voor roest. Onder beweiding echter wordt beemdlangbloem zo sterk door Engels raaigras verdrongen, dat men in de praktijk er soms van afziet beemdlangbloem in een mengsel op te nemen. Om een beter concurrentievermogen te bereiken kan een selectie in monocultuur op zijn hoogst tot toevalstreffers leiden. Een systematische veredeling wordt pas mogelijk als men de

planten van het uitgangsmateriaal al in concurrentie beoordeelt.

Zet men planten van beemdlangbloem uit in Engels raaigras, dan wordt het verrichten van waarnemingen lastig, daar de soorten in vegetatieve toestand nogal op elkaar lijken. Dit bezwaar is te ondervangen door de planten te plaatsen in een zode van timothee of van een andere soort, die goed van beemdlangbloem te onderscheiden is. Het lijkt ook weinig bezwaarlijk dergelijke proeven enkele malen te beweiden, voordat de definitieve selectie wordt uitgevoerd.

Voor het toetsen van families zijn de afzonderlijke planten in concurrentie ook heel geschikt, vooral wanneer het in de bedoeling ligt nieuwe ouderplanten te selecteren voor de volgende generatie. Deze wijze van toetsen laat zich zeer goed combineren met een voortgezette massaselectie.

Wanneer het doel van de familietoets is terug te grijpen op de ouderplanten is het zaaien van rijen met dicht ernaast rijen van de concurrerende soort, het meest aan te bevelen; de familie is dan als één geheel te overzien, terwijl het wegen van rijen gemakkelijker is dan dat van afzonderlijke planten.

Beide methoden bieden de mogelijkheid tot een intensieve familietoets waarvoor slechts weinig zaad nodig is. Daardoor kunnen diallele kruisingen en zelfbestuivingen worden ingeschakeld. Het is zelfs mogelijk een idee van Burton (1948a) te volgen en de zaadteelt naar de kas te verschuiven door halmen van de voorlopig geselecteerde planten vóór de bloei af te snijden en op water of op een voedingsoplossing te plaatsen. Uit eigen proeven bleek dat halmen van timothee op een voedingsoplossing met kinetine meer dan 200 zaden per bloeiwijze leverden. Wint men op deze wijze zaad dan is het niet nodig het toetsen van planten te onderbreken voor een jaar voor zaadwinning van de geselecteerde planten.

Bij het toetsen van families kan het wenselijk zijn afzonderlijke planten in monocultuur in te schakelen ter beoordeling van de uniformiteit van de families, en van de geschiktheid voor de zaadteelt. In mengcultuur zal dit moeilijkheden geven. Men zou echter kunnen onderzoeken of planten in de zode van een gras waarvan de concurrentiekracht duidelijk lager ligt dan van de te toetsen soort hier mogelijkheden biedt. Bij een toetsing van Engels raaigras-families in timothee (weidetype) zullen uniformiteit en halmvorming wel beoordeeld kunnen worden, in het omgekeerde geval is dit zeer moeilijk.

De wijze waarop deze mogelijkheden in een bepaald veredelingsschema dienen te worden verwerkt, hangt af van het gestelde doel en van de situatie waarin men werkt. De waarde van de beschreven toetsingssystemen in concurrentie ligt vooral daarin, dat ze de kweker in staat stellen in alle stadia van het selectieschema zijn planten te toetsen op een wijze die nauw aansluit bij de practische teelt. Hiermede is een wezenlijke zwakte in de methodiek van de grassenveredeling opgeheven.

## 9.2 Selectie op wederzijds aanpassingsvermogen

In hoofdstuk 8 is de nadruk gelegd op de waarde, die mengteelt kan hebben voor de oogstzekerheid en de daaruit voortvloeiende noodzaak van een veredeling op con-

currentievermogen van weinig agressieve grassen als timothee.

Men zou echter ook de suggesties van Harper (1967) kunnen overnemen en trachten de opbrengstcapaciteit van het mengsel te verhogen door te veredelen op een gunstig onderling aanpassingsvermogen. Hiervoor werd een schema ontworpen, dat berust op de toetsing in de zode van een ander gras, gecombineerd met de principes van de 'reciprocal recurrent selection'. Men zou dit een 'ecologische reciproke recurrentie-selectie' kunnen noemen.

Uitgaande van twee populaties van de grassen A en B die men wenst te veredelen op onderling aanpassingsvermogen, kan men van A planten selecteren in een zode van B en omgekeerd B in A. Uit het zaad van de geselecteerde A-planten krijgt men een verbeterde populatie $A^1$ uit dat van B krijgt men $B^1$ en vervolgens toetst men $A^1$ in B en $B^1$ in A (zie schema, tabel 41). Terwille van de benodigde zaadhoeveelheden worden ook de eerste selectie-generaties $A^1$ en $B^1$ getoetst in de uitgangspopulatie: B of A. Zou men dit een bezwaar vinden, dan moet er een jaar extra worden uitgetrokken voor zaadwinning op de geselecteerde planten.

Het schema is zeer summier gehouden. In het derde of vierde jaar biedt het zaad van de geselecteerde planten, mogelijkheden voor verdere toetsingen van families.

Het schema lijkt vooral geschikt bij twee grassoorten die niet teveel verschillen in concurrentievermogen, zoals timothee en beemdlangbloem of Engels raaigras en kropaar. Voor combinaties als Engels raaigras en timothee of Engels raaigras en beemdlangbloem lijkt het niet nodig Engels raaigras verder te selecteren op betere groei in de zode van de partner, daar het grote verschil in concurrentievermogen dan blijft bestaan.

Tabel 41. Schema voor ecologische reciproke recurrente selectie.

| Cyclus | Jaar | A in B | B in A |
|---|---|---|---|
| 1 | 1 | A uitplanten in jong zaaisel van B | B uitplanten in jong zaaisel van A |
| | 2 | Bloeiwijzen verzamelen van geselecteerde A-planten – zaadwinning op voedingsoplossing in kas → $A^1$ | Bloeiwijzen verzamelen van geselecteerde B-planten, zaadwinning op voedingsoplossing in kas → $B^1$ |
| | | In het najaar geselecteerde A-planten naar isolatieveld, eventueel scheuren | In het najaar geselecteerde B-planten naar isolatieveld, eventueel scheuren |
| 2 | 3 | $A^1$ uitplanten in jong zaaisel van B. In isolatieveld zaad winnen van geselecteerde A-planten → $A^1$massa | $B^1$ uitplanten in jong zaaisel van A. Zaadwinning van gesel. B-planten → $B^1$massa |
| | 4 | Als jaar 2: $A^1 \rightarrow A^{11}$ Zaadwinning in isolatieblok herhalen, eventueel in polycross-verband ($A \rightarrow A^1$) | Als jaar 2: $B^1 \rightarrow B^{11}$ Zaadwinning in isolatieblok ($B \rightarrow B^1$) herhalen, eventueel in polycross-verband. |
| 3 | 5 | $A^{11}$ uitplanten in $B^1$-massa Schema herhalen | $B^{11}$ uitplanten in $A^1$-massa Schema herhalen |

Het volgen van een dergelijk schema zou de kweker in staat stellen niet alleen rassen te krijgen, maar ook eigen doelbewust gekweekte mengsels. Mocht achteraf het wederzijdse aanpassingsvermogen van de grassen van weinig betekenis blijken te zijn, dan brengt dit schema nog geen nadeel, daar het dan toch nog voor A en B een nieuw ras kan hebben opgeleverd.

## 9.3 Selectie voor monocultuur

Men kan zich voorstellen dat een kweker in de discussie pro en contra mengsels in de praktische weidebouw partij kiest voor de monoculturen. Hieraan zit voor hem een aantrekkelijke kant: zo blijft de identiteit van een ras beter bewaard.

Het invoeren van monoculturen betekent echter niet, dat alle problemen van interspecifieke concurrentie zijn verdwenen. De monocultuur moet zich in stand houden tegen de altijd dreigende spontane vestiging van grassen als kweek en struisgrassen. Hieruit volgt dat de grassen die voor een monocultuur zijn bestemd toch dienen te worden geselecteerd op concurrentievermogen.

Een dergelijke selectie is goed uitvoerbaar door een kleine modificatie in de toetsing als rijen in concurrentie. Voor een familietoets van Engels raaigras zou men per familie twee rijen kunnen uitzaaien met er tussen op korte afstand een rij struisgras (*Agrostis*) of iets dergelijks. De families, die een goede onderdrukking van het struisgras geven, zijn dan het meest geschikt om een monocultuur in stand te houden.

Het lijkt zelfs niet gewenst de beoordeling in mengcultuur te beperken tot het stadium van de familietoets. Eerder is betoogd dat door het uitgangsmateriaal te planten in een zode van een ander gras men selecteren kan op een actiever wortelstelsel (hoofdstuk 6), men minder gevaar loopt minus-varianten te kiezen, die in een bepaald stadium goed lijken, terwijl de behandeling van de proefvelden eenvoudiger wordt (hoofdstuk 5.5). Deze punten behouden hun waarde, ook al zal het resulterend ras gebruikt worden in een monocultuur. Ze zijn weliswaar ook te realiseren door het uitgangsmateriaal van één soort in dicht verband uit te zetten, maar dan is het moeilijker de individuele planten te onderscheiden.

De voorgaande overwegingen leiden derhalve tot de conclusie dat selectie in mengteelt ook voor toekomstige monoculturen de meest aanbevelenswaardige methode is.

## 9.4 Fenotypische en genotypische selectie

Bij het selecteren kan de kweker zich baseren op de plant zelf (massaselectie) of op de nakomelingschap van de plant. Het laatste vergt veel meer tijd en arbeid en de noodzakelijkheid ervan dient dus nauwkeurig te worden overwogen.

Er bestaan twee redenen om nadere aandacht aan de massaselectie te schenken; in de recente literatuur kan men een zekere herwaardering van deze methode vinden en ze past goed bij het toetsen van planten in de zode van een ander gras.

Gardner (1969) en Spraque (1966) betogen beide dat de positieve massaselectie indertijd wel verlaten is, maar dat gegronde redenen hiervoor in de literatuur niet te

vinden zijn. Laatstgenoemde schetst het vraagstuk waarvoor men komt te staan bij de evaluering van de massaselectie in de maïsveredeling. De massaselectie bleek indertijd weinig resultaten af te werpen en men verklaarde dit door aan te nemen dat de additieve variantie in het voorhanden materiaal was uitgeput; de belangstelling verdween geheel met de successen van de hybride maïs. Met deze gang van zaken zou iedereen vrede hebben gehad ware het niet dat het genetisch onderzoek naderhand bewees dat een belangrijke additieve variantie in het maïsmateriaal nog wel degelijk bestond. Op grond hiervan zou de massaselectie resultaten moeten opleveren, maar in de praktijk werden deze nooit gerealiseerd.

Gardner meent dat dit ligt aan de gebrekkige wijze waarop massaselectie meestal wordt uitgevoerd, want hij bereikte na 13 generaties massaselectie in een maïsras een gemiddelde vooruitgang in korrelopbrengst van 2,93% per jaar. Hij verklaart dat resultaat uit een nauwkeurige wijze van werken die gelijke plantafstanden in het selectieveld garandeert, uit een goede isolatie van de geselecteerde planten en, hetgeen het meest interessant lijkt, uit de toepassing van het zogenaamde 'grid' systeem. Bij dit systeem kiest men niet zomaar de 10% beste planten, maar verdeelt het proefveld in delen 'grids' van 40 planten en selecteert dan de vier beste planten van elk groepje. Op deze wijze wordt de invloed van het milieu gereduceerd.

De Wolff (1972) wijst op de voordelen van de massaselectie in de eerste fase van het selectieschema. Deze maakt het mogelijk een groot aantal planten te beoordelen hetgeen een vroegtijdig verlies van waardevolle genen voorkomt. Men kan in relatief korte tijd een groot aantal generaties verwezenlijken en de opeenvolgende generaties kunnen talrijke recombinaties van eigenschappen opleveren. In zijn experimenten met maïs verscherpte hij deze methode door het toepassen van selectie-indices, die hem in staat stelden bij de individuele plant op verschillende eigenschappen tegelijk te selecteren. Daar de afmetingen van het achtste blad positief waren gecorreleerd met de korrelopbrengst en tevens een bruikbare heritability vertoonden, kon hij al voor de bloei selecteren op de opbrengst.

De recente gunstige ervaringen met massaselectie zijn ook voor de grassenveredeling van belang. Breese & Hayward (1972) betogen wel dat een toetsing van de nakomelingschap in veel gevallen noodzakelijk wordt, omdat men aan de afzonderlijke planten niet kan bepalen hoe de opbrengst in een dicht gewas zal zijn, maar toetsing van afzonderlijke planten in een zaaisel van een ander gras maakt een scherpere en natuurlijker toetsing van de afzonderlijke plant mogelijk. Bij de grassen zal men bovendien de geselecteerde planten vaak voor de bloei kunnen isoleren hetgeen het selectieresultaat gunstig beïnvloedt. In hoofdstuk 7 is er al op gewezen dat in het onderzochte timothee-materiaal inderdaad successen van massaselectie te verwachten zijn.

Wanneer de verhouding tussen de genotypische invloeden en die van het milieu te laag wordt, verliest de massaselectie haar doeltreffendheid.

Om dan de efficiëntie van de selectie te verhogen met behoud van de snelle voortgang beveelt Latter (1964) de volgende vorm van familieselectie aan. Uit een populatie wordt een aantal, bijvoorbeeld 125, van de beste planten gekozen voor zaadwinning in potten in de kas. Honderd hiervan zijn de toekomstige moeders, de 25 grootste

worden in vier stukken gedeeld en dienen als vaderplanten. Zo kunnen honderd paarsgewijze kruisingen worden gemaakt. Het zaad van de moederplanten levert het volgend seizoen 100 families in herhalingen van 10 planten op het veld. Hieruit worden tenslotte de 10 beste families geselecteerd en daaruit weer de 12 à 13 meestbelovende planten, resulterend in 125 planten voor een herhaling van het schema. Dit schema geeft een snelle opvolging van generaties, maar verschaft meer informatie over de genetische achtergrond van de families dan de massaselectie. Zou men Latter's methode combineren met het toetsen van de families als afzonderlijke planten in concurrentie, dan vindt zijn werkwijze een heel natuurlijke toepassing. Door het verdwijnen van de zwakke planten blijven immers de beste planten van de betere families vanzelf over.

Een meer gebruikelijke intensivering van het selectieproces wordt bereikt door een toetsing van de nakomelingschap met het doel de genetische kwaliteiten van geselecteerde ouders te beoordelen. Bij de overblijvende grassen is het mogelijk de ouders als kloon vegetatief in stand te houden, zodat men voor de opbouw van het ras kan teruggrijpen op de superieure ouderplanten.

Voor de interpretatie van de resultaten van een familietoets is de wijze waarop de proefkruisingen worden gemaakt van groot belang. Men kan hierbij onderscheiden: zelfbestuiving, diallele kruising, topcross, massale proefkruising of polycross, paarsgewijze kruising en vrije bestuiving.

De topcross en de massale proefkruising zijn systemen die bij de grassenveredeling een grote hoeveelheid zaad kunnen leveren waarbij de stuifmeelbron in principe bekend is. De massale proefkruising heeft hierbij het voordeel dat niet, zoals bij de topcross een beroep gedaan moet worden op een stuifmeelbron buiten het te toetsen materiaal. Daar de polycross een veel toegepaste methode is, die in de Nederlandse literatuur een opvallende aandacht heeft gekregen, zal deze werkwijze hier uitvoerig worden besproken.

Onder de polycross-toets of massale proefkruising verstaat men het systeem waarbij de ouderplanten zodanig in herhalingen worden uitgeplant, dat zij zoveel mogelijk in gelijke mate bestoven worden door de andere individuen. Uitplanten in herhalingen is daarbij nodig omdat het stuifmeel zich in een klonenveld slechts over korte afstanden blijkt te verspreiden; Wit (1952) vond bij Engels raaigras dat een kloon gemiddeld voor 40% bevrucht werd door de twee naaste buurklonen en voor 74% door de drie buurklonen aan elke zijde. Verschillen in bloeitijd hadden echter hierbij een grotere invloed dan de afstand. Knowles (1955) vond dat bij *Bromus inermis* in streken met sterke wind het nemen van herhalingen niet nodig was, maar in een latere publikatie (Knowles, 1969) adviseert hij toch 10 herhalingen in verband met tussen de herhalingen geconstateerde verschillen in bestuiving. Andere auteurs noemen soortgelijke getallen voor de herhalingen, Schaepman (1952) beveelt er 8 aan, Ives & Thomas (1959) 15, Frandsen (1956) zelfs 15–20. Lackamp (1966) acht het moeilijk in grote polycrossblokken het vereiste aantal herhalingen voor een goede onderlinge bestuiving te realiseren.

Schaepman (1952) heeft terecht erop gewezen, dat een systematische rangschikking in de herhalingen beter is dan een toevallige en dat men verder voor de nakomelingschapstoetsing van elke herhaling van een kloon evenveel zaad dient te nemen. Het laatste punt verdient wel enige aandacht omdat uit de literatuur niet altijd duidelijk is of men schrijvend over de homogeniteit van de bestuiving, zich gerealiseerd heeft dat een variërende bestuiving in de herhalingen juist het uitgangspunt van de methode is.

Meestal bestaat een herhaling in het polycross-veld uit een aantal planten van dezelfde kloon. In de eigen proeven is er altijd naar gestreefd zoveel planten per kloon te hebben, dat elke herhaling uit één plant kan worden aangelegd. Door dit kloonstuk vooraf te merken met het veldnummer in het toekomstig polycross-blok, biedt de aanleg op het veld geen enkele moeilijkheid.

Belangrijker dan de technische aspecten van de aanleg is de vraag welke zekerheid er bestaat dat de proefkruising aan de verwachting zal beantwoorden en de klonen zal aanwijzen die de kweker bedoelt. Bij de polycross-toets worden de prestaties van de moederklonen beoordeeld na een kruising met zoveel mogelijk andere klonen. Een dergelijke werkwijze sluit logisch aan op het gebruik van synthetische rassen met een hoge algemene kruisingswaarde tussen de componenten.

Met dit uitgangspunt voor ogen doet het enigszins wonderlijk aan dat Anonymus (1952), en Ruebenbouer & Węgrzyn (1964) zich zoveel moeite hebben getroost om aan te tonen dat de massale proefkruising tot verkeerde resultaten leidt, als de specifieke kruisingswaarden van de te toetsen klonen hoog zijn. Voor het bepalen van de specifieke kruisingswaarde is de massale proefkruising immers nooit bedoeld geweest. Zelfs voeren laatstgenoemde auteurs en Lackamp (1967) het bezwaar aan, dat de massale proefkruising bij overdominantie tot verkeerde resultaten zal leiden. Voor het profiteren van overdominantie – nog afgezien van de vraag hoe vaak deze belangrijk is – zijn echter de meeste veredelingsmethoden van de grassenkweker, als ook het synthetisch ras ongeschikt.

Van meer gewicht lijkt de kritiek, dat er geen zekerheid bestaat omtrent de onderlinge combinatiegeschiktheid van de ouderklonen die de familietoets als de beste aanwijst (Lackamp, 1966). Zoals in hoofdstuk 7 werd gedemonstreerd met cijfers van Griffing, Opsahl en uit eigen proeven, dient men inderdaad ermee te rekenen, dat een hoge algemene kruisingswaarde op meer of op minder regelmatige wijze tot stand kan komen. Soms combineren goede ouderklonen juist onderling minder goed. Daarom is niet iedere kloon met een hoge algemene kruisingswaarde even geschikt om met een beperkt aantal klonen een synthetisch ras te vormen.

Zimmerman (1971) voerde een zeer groots opgezet veredelingsprogramma uit met verschillende grassoorten. Na 69 polycross-blokken met 100 of 50 klonen en met 20 herhalingen selecteerde hij op grond van de familietoets de 5% beste klonen, welke opnieuw in (47) polycross-blokken van 5 klonen werden geplaatst. De vernauwde polycross gaf in het algemeen niet de verwachte opbrengststijging te zien, hoewel sommige zeer goede combinaties werden gevonden. Hij wijst erop dat blijkbaar tussen de algemene kruisingswaarde van de eerste polycross en de meer specifieke effecten van

de tweede weinig verband bestaat.

Wil de kweker zich enigszins tegen dergelijke teleurstellingen verweren dan moet op de massale proefkruising nog een diallele kruising tussen de geselecteerde klonen volgen, zoals ook Frandsen (1969) opmerkt. Misschien kan ook een nieuwe polycross met het verkleinde aantal klonen de aanvullende informatie verschaffen. Dergelijke toevoegingen maken het selectieschema gecompliceerder en de uitvoering ervan langduriger, zodat de praktijk er vaak van afziet. Dit advies is bovendien gebaseerd op de verwachting dat in het vernauwde materiaal nog goed combinerende klonen zijn overgebleven. In het onderzoek van Zimmerman (1971) was dit vaak niet het geval.

In de schema's die Frandsen in 1956 publiceerde liet hij op de polycross een diallele kruising volgen. Reeds eerder legde Wellensiek (1952) er sterk de nadruk op, dat men de massale proefkruising dient te zien als een onderdeel van het veredelingsschema, zodat hij zich zelfs verzette tegen de naam polycross-methode en zijn voorkeur uitsprak voor de term 'polycross-test' (of in het Nederlands: massale proefkruising). In de latere literatuur is de polycross echter wel behandeld als een volledige en wat nog bezwaarlijker is, als de enige methode.

Lackamp (1966) meent dat men bij de oorspronkelijke promotors (Wellensiek, Tysdal et al., Frandsen) van de massale proefkruising een belangrijk verschil in doelstelling kan onderscheiden. Wellensiek's doel zou zijn geweest het zoeken van genotypen, de andere auteurs zochten 'combining ability'. Frandsen (1969) heeft terecht opgemerkt dat deze onderscheiding weinig zegt. Vooral wanneer het gaat om het opsporen van klonen met een goede algemene kruisingswaarde wordt het verschil tussen zoeken naar gewenste genotypen of naar 'combining ability' wel heel klein. Het lijkt daarom juister te stellen dat Wellensiek's voorbeelden meer ontleend zijn aan de kwalitatieve dan aan de kwantitatieve genetica. Zijn publikaties wekken echter niet de indruk dat hij de toepassing hiertoe wilde beperken. Het werken met enkele loci als model voor gecompliceerder systemen noemen Bellman & Ahrens (1965) een kwestie van 'reine Denkökonomie'. Dit lijkt ook de door Wellensiek gevolgde benadering te zijn, daar hij in een vroegere publikatie (1947b) bij soortgelijke berekeningen opmerkt: 'Furthermore, it would be interesting to extend the calculations which I made for cases, kept as simple as possible, to more complicated situations in order to arrive finally at general formulas for polygenic segregations of various aspects.'

Het aangeven van de plaats van de massale proefkruising in het selectieschema lokt nog enkele andere theoretische overwegingen uit. In het begin van deze paragraaf is betoogd dat het vaak aantrekkelijk zal zijn, enkele generaties van positieve massaselectie of massaselectie gecombineerd met familieselectie vooraf te laten gaan aan de massale proefkruising. Op deze wijze zal men de additieve variantie uitputten met het gevolg, dat de effecten van de bijzondere kruisingswaarde belangrijker worden. De kans dat de polycross-toets minder betrouwbaar wordt, neemt dan eveneens toe en het weglaten van de diallele kruising of iets dergelijks als besluit wordt gevaarlijker.

Men kan verder de vraag opwerpen of het traject tussen massaselectie en de diallele kruising, het traject derhalve waar de polycross moet worden ingeschakeld, niet betrekkelijk nauw zou kunnen zijn. Van kwekerszijde wordt namelijk wel als bezwaar

aangevoerd, dat de variatie tussen de polycross-families zo klein is in vergelijking met bijvoorbeeld families uit paarsgewijze kruisingen (Verslag Vergadering Werkgroep Grassen en Klavers, 1967). In theorie is dit geen steekhoudend bezwaar, omdat door het kruisen van de beste ouders na de polycross een populatie wordt verkregen die sterker van het gemiddelde afwijkt dan de getoetste families, die aan een groot aantal vaderplanten hun bestaan danken. Praktisch zou het een bezwaar kunnen zijn dat men betrekkelijk kleine genotypische verschillen voor het uitvoeren van de familietoetsing nog verder moet verkleinen.

De praktische waarde van een bepaalde werkwijze is geen absoluut gegeven, maar hangt samen met de andere mogelijkheden die de kweker ten dienste staan. Zonder de verdere methoden diepgaand te bespreken, zal hier in het kort worden nagegaan of er werkwijzen bestaan die duidelijk boven de polycross zijn te prefereren.

Wanneer de veredelaar voor de familietoets dezelfde hoeveelheden zaad wil winnen als bij de polycross, komt vooral de topcross in aanmerking of men zou de klonen vrij moeten laten afbloeien in het klonenveld. De topcross brengt onmiddellijk de vraag mee, welke topcrossvader(s) moet(en) worden gekozen. Opsahl (1964) en Kalton et al. (1955) menen, op grond van hun proeven dat tussen topcross en polycross geen grote verschillen bestaan, maar dat de topcross eenvoudiger uit te voeren is. Overigens zal het ook na het onderzoek van de topcross-families nog moeten worden nagegaan of de aangewezen ouderklonen werkelijk onderling goed combineren.

De diallele kruising is uitvoerig besproken in 7.2. Bij de uitvoering is gebleken dat zelfs bij toepassing van micro-methoden voor de familie-toetsing (die weinig zaad vragen) het moeilijk is van alle klonenparen voldoende zaad te oogsten. Men kan de kansen op voldoende zaad wel verhogen door gehele planten samen te isoleren in plaats van enkele halmen met elkaar in te hullen, maar de zaadwinning wordt dan veel gecompliceerder. De diallele kruising zal daarom het aantal mogelijke ouders sterk beperken. Door het toepassen van semi-diallele schema's (Federer, 1967) kan het aantal ouders worden opgevoerd, hoewel Bieri (1970) meent dat de bereikbare informatie tegelijkertijd sterk daalt.

Lackamp heeft meermalen (1966, 1967) aanbevolen de uit zelfbevruchting gewonnen nakomelingschap te gebruiken om het genotype van de ouders te beoordelen. Het werken met $I_1$-lijnen heeft wel aantrekkelijke zijden, volgens Frandsen (1956) biedt de praktijk ook voorbeelden van bereikte gunstige resultaten. Duclos & Crane (1968) vonden dat een $I_1$-nakomelingschap bij maïs vooral de additieve effecten demonstreert. Men zou hieruit kunnen afleiden dat op deze wijze een maat voor de algemene kruisingswaarde wordt verkregen. Een praktisch bezwaar ligt in het feit dat niet iedere ouderkloon voldoende zelfcompatibel is om in de toets te worden betrokken. Volgens de eerder geciteerde ervaringen van Drolsom & Nielsen (1969) zou bij timothee selectie op zelfcompatibiliteit gunstig kunnen werken, af te zien van niet-zelfcompatibele klonen lijkt toch wel te riskant. Een belangrijk punt is bovendien, dat de familietoetsing beperkt wordt tot vrijstaande planten of hoogstens tot dicht geplante rijen of geplante veldjes. De in het voorgaande beschreven toetsmethoden, in het bijzonder

die waarbij afzonderlijke planten getoetst worden in de zode van een andere grassoort, zouden er aan mee kunnen werken de toepasbaarheid van inteeltfamilies te vergroten. Hierbij dient dan wel een lichte vorm van concurrentie te worden gekozen.

Een methode die door de Nederlandse grassenkwekers met enkele variaties wordt toegepast is beschreven door Glas (1970). Na het verzamelen van planten van graslanden, wegbermen, en dergelijke worden de verkregen populaties, naar vindplaats gescheiden, beoordeeld. Uit de meest aantrekkelijke populaties worden bij de kruisbevruchtende grassen de op het oog beste planten geselecteerd. Deze worden gekloond en van elke groep klonen wint men zaad in isolaties. Het zaad van deze groepen wordt dan onder praktijkomstandigheden getoetst waarna, de beste groepen worden vermeerderd en aangemeld als ras. Deze hier zeer globaal beschreven methode heeft de aantrekkelijkheid dat ze zonder complicaties de kweker in staat stelt een groot aantal populaties te toetsen. Ze is bovendien voortreffelijk aangepast bij de Westeuropese omstandigheden waar goede graspopulaties in de natuur niet zeldzaam zijn. Toch is het waarschijnlijk dat bij een bepaald niveau van de beschikbare rassen, combinaties van de beste rassen of van de beste populaties eerder vooruitgang zullen geven dan een verdergaande verzameling. In wezen stuit men hier op een oude strijdvraag: moeten de kwekers rassen leveren die de natuurlijke populaties evenaren, of dienen ze te streven naar produkten die de natuuurlijke populaties overtreffen (Verslag Grassenkwekersdag, 1948)? Het laatste standpunt lijkt het juiste aangezien het niet waarschijnlijk is dat zonder opzettelijke selectie de typen ontstaan, die de gebruiker het meeste wenst. Het feit dat een soort zich op een bepaalde standplaats in belangrijke mate weet te handhaven betekent nog niet, dat er geen ongewenste tekorten in de produktie kunnen voorkomen (Van Dijk, 1971). Bovendien is het onderling kruisen van rassen of populaties een erkend middel ter verkrijging van een hogere variabiliteit.

Uit dit overzicht blijkt, dat bij de veredeling van de grassen verschillende methoden voor de proefkruising beschikbaar zijn, elk met hun eigen voor- en nadelen. Het heeft weinig zin, een methode bij voorbaat uit te sluiten of aan de andere kant te verabsoluteren. Welke werkwijze het meest geschikt is hangt af van het stadium van de veredeling, van de aard van het materiaal en van het doel van de selectie. Naarmate de kennis van de methoden en van het materiaal ruimer is en naarmate het kweekdoel scherper gedefinieerd wordt, is het kiezen van de methode met grotere zekerheid uit te voeren.

# Summary

## Assessment of plants and families in the breeding of Phleum pratense

*Chapter 1: Introduction*

For a long time the establishment of new grassland was a difficult problem. Imported seed generally gave poor results as it comprised forms ill-adapted to Dutch conditions. It was equally unsuccessful to use seed collected from haylofts, to have a field to turn green naturally or to let fields of clover or lucerne become overgrown by grass. If ever there were improvements, these did not show until much later. Seed collected from good old pastures or harvested in nature by grass-stem cutters showed only slightly better results and the supply of sowing seed was neither more reliable nor more constant.

Research together with practical experience led to the insight that plants developed from commercial seed were of a type completely unlike those of native grasslands. The latter were leafier, less early to head and possessed a greater tillering capacity. They were more persistent and frequently also more winterhardy. It was the responsibility of grass-breeders to put these types on the market.

In 1927 the Descriptive List of Varieties included for the first time three grass strains. Together with the local varieties a total of 31 were described in 1940. Since the second World War this number has greatly increased, being 63 in 1950, 108 in 1960 and 150 in 1972. In the last edition 17 were of foreign origin. In the Netherlands at present an estimated 90% of the area under grass is occupied by the Dutch varieties. A rise in home seed-production after 1950 made it possible to have sufficient sowing seed of these varieties on the market. Now that good varieties exist, suitable methods for further breeding have become very important.
An outline of the selection scheme mostly used by breeders is given.

*Chapter 2: Measurement of yield (Review of the literature)*

Measurement of the yield becomes particularly important for the breeder in progeny testing. In practice the varieties will be used in quite different ways and under greatly varying circumstances. Hence in breeding too there are numerous methods to assess the yield.

When testing families in monoculture three main variants can be distinguished: spaced plants, rows drilled wide apart and broadcast plots. The literature is not unanimous whether the various test methods give rise to the same sequence for the families.

Since it is normal practice to sow grasses in a mixture, one needs to know whether a test in monoculture can indicate the selections that give the best performance in a mixed culture. Here again no generally accepted viewpoint could be deduced from literature. Nor was there any method easily applicable to testing in mixture.

*Chapter 3: Aims of the research*

Using thimothy as a test plant investigations have been made on progeny testing. Special attention was given to breeding problems relating to the cultivation of grasses in mixtures and also to the difficulties caused by breeding a polyploid, cross-fertilizing crop.

Timothy, *Phleum pratense*, is a perennial, tussock-forming grass species of temperate zones. It has spread over a vast area owing to its winterhardiness.

It is a cross-fertilizing crop, but self-fertilization is not uncommon, especially in the hay type. According to the literature its inheritance patterns are similar to those of an autohexaploid.

*Chapter 4: Testing in monoculture*

Timothy families were tested in three ways: spaced plants, rows drilled wide apart and broadcast plots. The hay-type of timothy has shown a fair correlation for the different test methods. For the pasture type this was not so (table 2). A close relation was found between the height of the crop and the yield (tables 3 and 4), which may be a help in quickly assessing selections.

*Chapter 5: Testing in mixture*

The purpose of the investigations was to find methods by which families of timothy could be studied in mixed culture without serious complications. Such testing was carried out in two ways:

a. By drilling families of timothy or setting them out at plant distances of 10 cm in rows alternated with close (15 cm) lines of a competitive species. The latter consisted mostly of perennial ryegrass, but sometimes of cocksfoot and in one instance of timothy. The rows were 2 or 3 m long with 3 to 6 replicates.

b. Bij broadcasting first the competitor, for instance perennial ryegrass, followed by spaced planting (e.g. 50 × 50 cm) of the timothy families in the newly sown fields. (For example 20 or 25 plants per family in 4 or 6 replicates).

These methods enabled the measurement of the production in competition without botanical analyses. Method (a) presented a better overall view, and weighing the yields of the progenies was less difficult than in method (b). Method (b) however, showed the highest degree of competition. Both methods required little seed and simplified the management of the trial fields.

Mostly a clear positive correlation was noted between the results of the progeny

testing in monoculture and those of the same in competition. Nevertheless, this relationship was not so close that the test in mixed culture could be abandoned (tables 7, 8, 13 and 14).

Differences between progenies were observed faster and more distinctly in a mixture than in monoculture (table 8, figs. 2 and 3). Variations between the objects of timothy were in general most pronounced after the first cut (tables 12, 26, fig. 2).

Reducing the competition by an increase of the distance between rows affected the sequence of the families to a greater extent than whether the competition was interspecific or non-interspecific (table 24). This sequence remained also about the same for both the test in perennial ryegrass with method (a) and the same test in cocksfoot (table 7), although the competitive pressure of the latter crop exceeded that of the former, particularly in periods of drought. Perennial ryegrass superseded timothy to a greater degree than cocksfoot in the year of sowing only (fig. 1).

It was concluded that first grasses must be tested in a dense crop, as the sequence of the progenies is largely governed by the occurrence or non-occurrence of competition. The influence of interspecific competition will especially be felt under unfavourable conditions, such as drought or cold. It was assumed that this conclusion also holds foor poorly competing grasses other than timothy.

The yield of timothy families in competition with perennial ryegrass was favoured by dry spells or in dry years. This phenomenon was regarded as imported in maintaining mixtures of grasses of different competitive ability, because in grasslands conditions vary with time and situation.

The suppression of timothy by perennial ryegrass proved therefore not to be a constant quantity.

Tested as spaced plants in monoculture the timothy families showed a normal distribution for production of dry matter. Through competition with perennial ryegrass the normality disappeared. The differences of production for the competing families were caused by a higher average production of the surviving plants and sometimes by the fact that the better families incurred fewer losses (tables 16, 17 and 19). Increased production was linked up with more tillers per plant and a higher mean tiller weight (table 18).

The performance of spaced plants under competition appeared to be positively correlated with both their yield under non-competitive spacing (table 20) and their date of heading (table 21). However, the correlation coefficients were very low.

Positive, highly significant and very low correlation coefficients were calculated between the estimated production of spaced plants in competition and the dry matter yield of the clones derived from them and also planted in competition (table 22 and 23).

A low, positive and very significant correlation was established between the production of parent clones in competition with perennial ryegrass and that of their families derived after single crossing ($r = 0{,}60^{**}$). The parent-offspring regression also showed a very significant value. The families were tested as closely planted rows alternating with rows of perennial ryegrass (rows spaced 15 cm apart, 2 m long, with 4 replicates).

The production in mixture of plants and families could be reliably estimated.

*Chapter 6: On competition*

After a brief examination of the definitions of competition in the literature (Westhoff, 1958; Donald, 1963; Mather, 1969) a field trial was discussed where timothy clones were tested as spaced plants in monoculture and as spaced plants in competition with perennial ryegrass. In the competition part of the experiment two treatments were compared: weekly close cutting of the competing perennial ryegrass (only root competition) and cutting ryegrass at the same time as the timothy clones (root and shoot competition).

As far as the competition between the haytype of timothy and that of perennial ryegrass was concerned, root competition played a more important role than shoot competition. However, the attendant effect caused by the shoot competition is not to be underestimated (table 27).

*Chapter 7: The inheritance of production*

Four diallel crosses were performed, using two groups of clones of different origin. An attempt was made to repeat every diallel but owing to a poor seedset of some clonal pairs in the parchment bags the designed scheme could not be carried out in full. The obtained families were further tested in monocultures and in mixture (tables 28–34).

The results of both groups did not vary greatly (tables 35 and 38). The most important part of the genetic variance calculated for dry matter yield were the effects of the general combining ability. In some instances the specific combining ability attained a significant value. In connection with the greater susceptibility to environment of the specific combining ability it was doubted whether its utilization would be an advantage for the breeder.

Significant reciprocal differences appeared to be very common. They could be explained by the partial self-compatibility of some of the clones. These had not been emasculated before crossing.

Concerning the dry matter yield the estimates of heritability in the narrow sense varied from 0.26 to 0.81 (tables 35 and 38). Progeny testing in competition with ryegrass resulted in higher values as testing with non-competitive spacing. For date of heading as judged on spaced plants in monoculture the calculated figures were 0.81 and 0.83 (table 38).

From these figures and the good correlation between parents and offspring of Chapter 5, it was concluded that the prospects for mass-selection in the material investigated were favourable.

Selecting clones on the basis of their high general combining ability did not guarantee them to be good mutual combiners (tables 36 and 37).

*Chapter 8: Grasses in monoculture or in mixture?*

In this chapter the question is put forward whether in future, pastures should be grown in monoculture or in mixture. The discussion includes arguments of British scientists in favour of monoculture such as Cowling & Lockyer (1968) and Rogers (1969). Much attention is paid to the work of van den Bergh (1968), who found that monocultures were usually higher yielding as mixtures. With regard to terminology interspecific mixtures must be distinguished from mixtures of intraspecific types. The latter group could be used to make the most of the good characters of a generally appreciated species e.g. perennial ryegrass, while the one-sidedness of a monoculture will show less interference.

The evaluation of the mixture in relation to the monoculture is mainly based on two factors, namely yield and reliability of yield. In literature there are examples of simple mixtures yielding higher than monocultures (Whittington & O'Brien, 1968; Valberg, 1969; Hunt, 1971). The argument that monocultures yield higher than mixtures has not been sufficiently proved.

In conclusion the views of Harper (1967) are interesting for breeders. He writes that one can only expect the mixture to have more advantages when the components have had the opportunity to develop ecological combining ability.

The reliability of yield may decrease when monoculture is applied, because the adaptability to changing weather conditions diminishes, while the chance of disease increases. Also the consequences of a monoculture for the wearing capacity of the sward remains unsure.

As far as perennial grass crops a reconcerned, good reliability of yield is in practice more important than a higher yield under optimum growth conditions. The increase of production will be more effective when improvement takes place in a period of reduced growth.

Sowing a winterhardy type of grass like timothy besides perennial ryegrass remains meaningful for Dutch conditions. However, further breeding is needed to have varieties at one's disposal that are more suited to act as a partner to the aggressive perennial ryegrass. The respective methods have been described in Chapter 5.

*Chapter 9: Applications in breeding*

Testing spaced plants in the sward of another grass crop is particularly suited to the first stages of a selection scheme. This method readily combines with repeated mass selection.

The pressure from competition can be changed by choosing a certain competing species of grass. Should one wish to select in meadow fescue for mixing with perennial ryegrass, for instance, then the plants of the former could be tested with timothy as a companion crop. This would also be greatly advantageous in distinguishing the meadow fescue individuals. In principle such trials could be grazed.

When a progeny test is to be carried out with the intention to revert to the parent

plants it is best to drill rows of the competing species at close distance. The family can then be surveyed as a whole, while weighing the yield of the rows is simpler than when using spaced plants.

The merit of the discussed testing systems for competition lies in the fact that they enable the breeder to assess his plants at all stages of the selection programme in a way which closely resembles practical cultivation. An essential weakness is thus removed from methodology in grass breeding.

As a possible application a scheme is given for developing ecological combining ability by reciprocal recurrent selection of one grass in the sward of the other.

The systems recommended for testing under competition are also valuable when a breeder wishes to select a variety for use in monoculture. The fact is that he can carry out his work under the natural conditions of a dense crop, while the material remains distinguishable. Furthermore, combinations may be chosen which allow a selection for competitive ability with respect to grasses that in practice invade the monocultures.

Section 9.4 discusses the methods of a test cross. Attention is given in the first place to mass selection. An assessment of spaced plants in a sward of a competing grass will provide an intensive testing of individuals in a close agreement with practical cultivation.

It is further pointed out that recent American and Dutch literature (Sprague, 1966; Gardner, 1969; de Wolff, 1972) shows a revaluation of mass selection.

Secondly, an attempt was made to assess the polycross test keeping in mind that this test is meant to measure the general combining ability. Literature sometimes does not give due consideration to this point.

Further, clones with a high general combining ability do not always combine well with each other. We may therefore not regard the polycross test as a complete system; it should be followed by diallel crossing. In this connection we should remember Wellensiek's (1952) preference for the term polycross test over polycross method.

In experiments with a great number of parent plants it is difficult to materialize enough replicates when applying the polycross test. Another objection is that intercrossing many parents diminishes the variation available during the progeny test.

Since other methods to obtain seed for a progeny test also have advantages and disadvantages, the choice must be based on the breeding phase, on its conditions and goal. The greater the knowledge about material and methods and the closer the definition of the breeding aim, the more certain the choice of methods.

# Literatuur


Ahlgren, H. L., D. C. Smith & E. L. Nielsen, 1945. Behaviour of various selections of Kentucky bluegrass, *Poa pratensis* L., when grown as spaced plants and in mass seedings. J. Am. Soc. Agron. 37: 268–281.

Åkerberg, E., 1960. Agressiveness and quality – Important character in the appraisal of herbage species and varieties. 8th int. Grassld Conf. Reading: 317–322.

Anonymus, 1952. Züchtungsarbeit mit Futterrüben. Pajbjergfond. Fors.- o. ForaedlArb. 7. Meddr Arbejdet Pajbergfonden: 21–59.

Anonymus, 1953. Versuch mit verschiedenen Arten und Sorten von Gräsern in Reinsaat und in Mischungen mit Weißklee. Pajbergfond. Fors.- o. ForaedlArb. 8. Meddr. Arbejdet Pajbergfonden: 26–39.

Anonymus, 1954. The evolution of forage crop varieties and strains for use and adaptation in the Northeast. Bull. New Jers. agric. Exp. Stn 777:1–71.

Bakhuis, J. A., 1960. Estimating pasture production by use of grass length and sward density. Neth. J. agric. Sci. 8:211–224.

Barenbrug, B. A. H., 1949. De positie van Nederland voor de graszaad-voorziening hier te lande en haar functie in de internationale handel. Zaadbelangen 3:173-174.

Bean, E. W., 1970. Genotypic variation in inflorescence length in *Phleum pratense*. J. agric. Sci. 75: 169–174.

Beard, J. B., 1965. Factors in the adaption of turfgrasses to shade. Agron. J. 57:457–459.

Bellman, K. & H. Ahrens, 1965. Zum gegenwärtigen Stand der Anwendungsmöglichkeiten der biometrischen Genetik in der Pflanzenzüchtung. Züchter 35:156–174.

Bergh, J. P. van den, 1968. An analysis of yields of grasses in mixed and pure stands. Agric. Res. Rep. 714.

Bergh, J. P. van den & W. T. Elberse, 1970. Yields of monocultures of two grass species differing in growth habit. J. appl. Ecol. 7: 311–320.

Bergh, J. P. van den & G. C. Ennik, 1969. Verslag van een studiereis naar Engeland en Wales (11 tot 23 november 1968). Versl. Inst. biol. scheik. Onderz. LandbGewassen 52:1–16.

Bieri, W. G., 1970. Unvollständige Diallele, Bayer. landw. Jb. 47:243–246.

Birch, W. R., 1958. Observations on the flowering of exotic pasture grasses in Kenya. Afr. agric. J. 24:142–147.

Bøgh, H., 1964. Probleme der Gräserzüchtung. Vortr. PflZüchter 8:20–24.

Breese, E. L. & M. D. Hayward, 1972. The genetic base of present breeding methods in forage crops. Euphytica 21:324–336.

Breese, E. L., M. D. Hayward & A. C. Thomas. 1965. Somatic selection in perennial ryegrass. Heredity 20:367–379.

Burton, G. W., 1948a. A method for producing chance crosses and polycrosses of *Pensacola bahia* grass, *Paspalum notatum*. J. Am. Soc. Agron. 40: 470–472.

Burton, G. W., 1948b. The performance of various mixtures of hybrid and parent inbred Pearl Millet, *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. J. Am. Soc. Agron. 40: 908–915.

Burton, G. W., 1951. The adaptability and breeding of suitable grasses for the southeastern states. Adv. Agron. 111:197–241.

Caputa, J., 1949. Études des problèmes de concurrence et de quantités des semences des plantes fourragères. 41e Communiqué de l'Association pour le développement de la culture fourragère (ADCF), Mont-Calme, Lausanne.

Cowling, D. W. & D. R. Lockyer, 1968. A comparison of the yield of three grass species at various levels of nitrogenous fertilizer sown alone or in a mixture. J. agric. Sci., Camb. 71: 127–136.

Daalen, C. K. van, 1937. Aanleg van grasland. Landbouwk. Tijdschr. 49:3–11.

Dessureaux, L., 1959. Introduction to the autotetraploid diallel. Can. J. Gen. Cytol. 1: 94–101.

Dickinson A. G. & J. L. Jinks, 1956. A generalized analysis of diallel cross. Genetics 41:65–78.

Dijk, G. E. van, 1955. The influence of sward-age and management on the type of timothy and cocksfoot. Euphytica 4: 83–93.

Dijk, G. E. van 1968. Verslag van een reis naar de Ver. Staten en Canada. Reisverslag S.V.P.*

Dijk, G. E. van, 1971. De veredeling van Engels raaigras weidetype. S.V.P.-Ber. 1: 2–12.

Dijkstra, J. & G. E. van Dijk, 1962. Verslag van een reis naar Engeland en Wales. Reisverslag S.V.P.*

Donald, C. M., 1963. Competition among crop and pasture plants. Adv. Agron. 15:1–118.

Drolsom, P. N. & E. L. Nielsen, 1969. Use of self-fertility in the improvement of *Bromus inermis* and *Phleum pratense*. Crop Sci. 9: 710–713.

Duclos, L. A. & P. L. Crane, 1968. Comparative performance of top crosses and S1 progeny for improving populations of corn (*Zea mays* L.). Crop Sci. 8:191–194.

Dudley, J. W. & R. H. Moll, 1969. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variances in plant breeding. Crop Sci. 9:257–262.

Emara, Y. A., 1970. The validity of using the mutual bagging technique in quantitative genetic studies in Italian ryegrass. Can. J. Pl. Sci. 50:517–520.

Engelen, B. van, 1933. Betere zaden voor gazons en sportvelden. Vlijmen.

Eschauzier, W. A., 1951. Handel in en keuring van graszaden. In: J. L. v. Soest et al.; Grassen en granen, p. 275–285. Tjeenk Willink, Zwolle.

Falconer, D. S., 1960. Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Federer, W. T., 1967. Diallel cross designs and their relation to fractional replication. Züchter 37: 174–178.

Foss, L., 1968. Vekstrytme hos timoteisorter. Forsk. Fors. Landbr. 19:487–518.

Frandsen, K. J., 1956. Progeny testing methods. Proc. 7th int. Grassld Congr. Wellington N.Z.: 415–426.

Frandsen, K. J., 1969. Problems connected with progeny test and selection of cross-fertilizers. Sver. Utsädesför. Tidskr., Suppl.: 61–68.

Frandsen, H. N. & K. J. Frandsen, 1948. Polycross-methoden. Nord. JordbrForskning 7/8: 239–261.

Gardner, C. O., 1963. Estimates of genetic parameters in cross fertilizing plants and their implications in plant breeding. In: W. D. Hanson & H. F. Robinson: Statistical Genetics and Plant Breeding, Pub. 982 Nat. Acad. Sci-Nat. Res. Counc. p.25–248. Washington D.C.

Gardner, C. O., 1969. The role of mass selection and mutagenic treatment in modern corn breeding. Proc. 24th annual corn and sorghum research conference, Chicago: 15–21.

Gilbert, N. E. G., 1958. Diallel cross in plant breeding. Heridity 12: 477–492.

Glas, D. J., 1970. Rasengräserzüchtung in den Niederlanden. Aufgabe und Probleme. Rasen 1: 38–40.

Green, J. O. & J. C. Eyles, 1960. A study in methods of grass variety testing. J. Br. Grassld Soc. 15: 120–132.

Griffing, B, 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. sci. Res. 9:463–493.

Harper, J. L., 1967. A darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. 55: 247–270.

Hayman, B. I., 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39:789–890.

Hertzsch, W., 1959. Die Gräser. Algemeiner Teil. In: H. Kappert & W. Rudolf, Handbuch der Pflanzenzüchtung B4:346–376. Parey, Berlin.

Hessing, J., 1917. Eenige mededeelingen betreffende de variabiliteit van sommige grassoorten. Meded. LandbouwHoogesch. Wageningen 12: 195–245.
Hittle, C. N., 1954. A study of the polycross progeny testing technique as used in the breeding of smooth bromegrass. Agron. J. 46:521–523.
Hunt, I. V., 1971. Productivity of Italian and perennial ryegrass mixtures. J. Br. Grassld. Soc. 26:41–49.
Ives, L. D. & H. L. Thomas, 1959. The randomness of pollination in a polycross nursery of smooth bromegrass. Agron. J. 51: 623–624.
Ivins, J. 1968. A review of developments in grassland farming. J. natn. Inst. agric. Bot. 11., suppl. 68: 19–22.
Jaarverslag 1966 & Meded. ITBON 82 (1967) 1–80.
Jenkin, T. J., 1930. Perennial ryegrass at Aberystwyth. The Welsh J. Agric. 6: 140–165.
Jinks, J. E., 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics 39:767–788.
Jones, Ll. J., 1959. Varietal characteristics of herbage plants in relation to their agronomic assessment. In: J. D. Ivins, The measurement of grassland productivity. Butterworths Sc. Pub. 88, Londen p. 34–36.
Julén, G., 1959. Wiesenlieschgras, *Phleum pratense* L. In: H. Kappert & W. Rudorf, Handbuch der Pflanzenzüchtung B4:493–502. Parey, Berlin.
Kalton, R. R., R. C. Leffel, C. E. Wasson & M. G. Weiss, 1955. Evaluation of combining ability in *Dactylis glomerata*. Iowa Sta. Coll. J. Sci. 29:631–657.
Keuren, R. W. van, 1961. An evaluation of orchardgrass strains grown alone and with alfalfa. Crop Sci. 1:411–415.
Klapp, E., 1938. Wiesen und Weiden. Parey Berlin.
Knowles, R. P., 1955. Testing for combining ability in bromegrass. Agron. J. 47:15–19.
Knowles, R. P., 1959. Performance of crested wheatgrass synthetics in advanced generations. Agron. J. 51: 521–524.
Knowles, R. P., 1969. Nonrandom pollination in polycrosses of smooth bromegrass, *Bromus inermis* Leyss. Crop Sci. 9:58–61.
Koopman, J., 1963. Geschiedenis en ontwikkeling van het veredelingsbedrijf Cebeco. A. De periode 1922–1938. In: 25 jaar Veredelingsbedrijf Cebeco: 8–20.
Kramer, M., 1927. Een methode tot het opsporen van de beste variëteiten onzer weidegewassen en hun vermeerdering. Alg. Landsdrukkerij 's Gravenhage.
Kruijne, A. A., D. M. de Vries & H. Mooi, 1967. Bijdrage tot de oecologie van de Nederlandse graslandplanten. Versl. landbouwk. Onderz. 696.
Lackamp, J. W., 1963. De grassenkwekers van Nederland en hun problemen. Zaadbelangen 17: 501–506.
Lackamp, J. W., 1966. Some remarks on the polycross test method applied in grasses. Euphytica 15: 291–296.
Lackamp, J. W., 1967. Some remarks about methods in pasture grass breeding. Rep. Meeting Eucarpia Fodder Crop Section Köln-Vogelsang 83–86.
Lampeter, W., 1959/60. Gegenseitige Beeinflüssung höherer Pflanzen in Bezug auf Sproß- und Wurzelwachstum, Mineralstoffgehalt und Wasserverbrauch. Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Lpz., Naturwiss. Reihe 4:611–722.
Latter, B. D. H., 1964. Selection methods in the breeding of cross-fertilized pasture species. In: C. Barnard: Grasses and grasslands p. 168–181. Macmillan & Co, London.
Lazenby, A. & H. H. Rogers, 1962. Selection criteria in grass breeding. J. agric. Sci., Camb. 59:51–66.
Lazenby, A & H. H. Rogers, 1964. Selection criteria in grass breeding. J. Agric. Sci. Camb. 62:285–298.
Lebsoch, K. L. & R. R. Kalton, 1954. Variation and its evaluation within and among strains of *Bromus inermis* Leyss. I. Spaced plant studies. Agron. J. 46:463–467.

Levings, C. S. & J. W. Dudley, 1963. Evaluation of certain mating designs of genetic variance in autotetraploid alfalfa. Crop Sci. 3:532–535.
Lindsten, K. & B. Gerhardson, 1969. Investigations on Barley Yellow Dwarf Virus (BYDV) in leys in Sweden. Natn. Swedish Inst. Pl. Prot. Contr. 14:127.
Mather, K., 1969. Selection through competition. Heridity 25:529–540.
McCree, K. J. & A. Throughton, 1966. Nonexistence of an optimum leaf area index for the production rate of white clover grown under constant conditions. Pl. Physiol. 41:1615–1622.
Morley, F. H. W. & D. H. Heinrichs, 1960. Breeding for creeping root in alfalfa. Can. J. Pl. Sci. 40:424–433.
Myers, W. M. & R. J. Garber, 1942. The evaluation of individual plants of pasture grasses in association with white clover. J. Am. Soc. Agron. 34:7–15.
Nielsen, E. L. & P. N. Drolsom, 1972. Evidence for possible selective survival and function of gametes on progeny characteristics of *Bromus inermis* Leyss. Euphytica 21:90–96.
Nissen, O., 1960. Testing hay varieties of grasses as spaced plants, in a pure stand or in a mixture with a legume. Proc. 8th int. Grassld Congr. Reading 310–313.
Nordenskiöld, H., 1953. A genetical study in the mode of segregation in hexaploid *Phleum pratense*. Heriditas 39:469–488.
Nordenskiöld, H., 1957. Segregation ratios in progenies of hybrids between natural and synthesized *Phleum pratense*. Heriditas 43:525–540.
Opsahl, B., 1964. Contributions to the breeding methods of timothy. Meld. Norg. LandbrHøgsk. 43.
Patterson, J. K. & A. G. Law, 1952. A technique study in grass strain testing. Agron. J. 44:520–524.
Reinders, G., 1893. Handboek voor den Nederlanschen landbouw en den veeteelt, Wolters Groningen, Dl. 2.
Ribeiro, M. A. M. do Valle, 1970. Assessment and selection of initial material for breeding perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). J. agric. Sci., Cambridge 74:433–444.
Risser, P. G., 1969. Competitive relationships among herbage grassland plants. Bot. Rev. 35:251–284.
Robinson, H. P., 1966. Quantitative genetics in relation to breeding on the centennial of mendelism. Ind. J. Genet. 26A: 171–185.
Rogers, H. H., 1966. Breeding and blending. J. Br. Grassld Soc. 21:102–107.
Ruebenbauer, T. & S. Węgrzyn, 1964. Effect of heterosis in a polycross test. Genet. pol. 5:275–288.
Schaepman, H., 1950. Enkele aspekten uit de grassenveredeling. Inleiding 29e verg. studiekring plantenveredeling, Wageningen: 342–354.*
Schaepman, H., 1952. Application of the polycross test to grass breeding. Euphytica 1: 105–111.
Scheygrond, W. & H. Vos, 1960. Beschouwing over de standvastigheid der grassen. Landbouwk. Tijdschr. 72:544–555.
Schothorst, C. J., 1963. Beweidingsverliezen op diverse graslandgronden. Landbouwk. Tijdschr. 75:869–878.
Simmonds, N. W., 1969. Genetical bases of plant breeding. J. Rubber Res. Inst. Malaya 21: 1–10.
Smith, H. F. & C. H. Mijers, 1934. A biometrical analysis of yield trials with timothy varieties using rod rows. J. Soc. Agron. 26: 117–128.
Sprague, G. F., 1966. Quantitative genetics in plant improvement. In: K. J. Frey, Plant breeding, The Iowa St. Univ. Pr., Ames, Iowa p. 315–354.
Sprague, G. F., 1967. Plant breeding. A. Rev. Genet. 1:269–294.
Sprague, G. F. & L. A. Tatum, 1942. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. J. Am. Soc. Agron. 34:923–932.
Tanner, J. W., E. E. Gamble & W. E. Tossel, 1960. Determination of botanical composition of two-component forage mixtures. Can. J. Pl. Sci. 40:225–234.
Taylor, L. H., 1966. Methods of planting orchardgrass for evaluating yield and disease resistance. Pl. Breed. Abstr. 31:24 (abstract 188).
Thomson, A. J. & A. J. Wright, 1971. Principles and problems in grass breeding. A. Rep. Pl. Breed. Inst.: 31–67.

Throughton, A. & W. J. Whittington, 1968. The significance of genetic variation in root systems. Root growth, Proc. 15th E. Sch. agric. Sci. 296–313.

Valberg, E., 1969. Forsøk med grasarter og frøblandinger til grasmark i Nordland Fylke. Forsk. Fors. Landbr. 20:213–256.

Vries, D. M. de, 1937. Methods of determining the botanical composition of hayfields and pastures. Rep. 4th int. Grassl. Congr. 474–480.

Vries, D. M. de, 1943. Grasland en weersgesteldheid. Landbouwk. Tijdschr. 55:268–271.

Vries, D. M. de, M. L. 't Hart & A. A. Kruijne, 1942. Een waardering van grasland op grond van de plantkundige samenstelling. Landbouwk. Tijdschr. 54:245–265.

Wellensiek, S. J., 1947a. Grondslagen der algemene plantenveredeling. Tjeenk Willink, Haarlem.

Wellensiek, S. J., 1947b. Rational methods for breeding cross-fertilizers. Meded. LandbHoogesch. Wageningen 48:227–262.

Wellensiek, S. J., 1952. The theoretical basis of the polycrosstest. Euphytica 1: 15–19.

Westhoff, V., 1956. Biotische factoren. In: Het milieu van onze gewassen. Min. van Landb. Den Haag: 82-103.

Wexelsen, H., 1971. Erfaringer og problemer i foredling av engog beitevekster (Experiences and problems in the breeding of herbage crops). Forsk. Fors. Landbr. 22:361–375.

Whittington, W. J. & T. A. O'Brien, 1968. A comparison of yields from plots sown with a single species or a mixture of grass species. J. appl. Ecol. 5:209–213.

Wind, C. P. & C. J. Schothorst, 1964. Over de invloed van de bodemgesteldheid op de beweidingsmogelijkheid en van de beweiding op de bodemgesteldheid. Gebundelde Versl. Ned. Ver. Weide- en Voederbouw 1:6–16.*

Wit, F. 1952. The pollination of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) in clonal plantations and polycross fields. Euphytica 1:95–105.

Wit, C. T. de, 1960. On competition. Agric. Res. Rep. 66.8; Meded. Inst. biol. scheik. Onderz. LandbGewass. 134.

Wolff, F. de, 1972. Mass selection in maize composites by means of selection indices. Meded. Landb-Hoogesch. 72–1 Wageningen.

Zijlstra, K., 1928. De botanische samenstelling van grasland en de veredeling der grassen. Landbouwk. Tijdschr. 40:355–364.

Zimmerman, K. F., 1971. Züchtungsforschung an Futtergräsern. Arch. Züchtungsforsch. 1: 69–72.

*Verkrijgbaar bij bibliotheek Landbouwhogeschool, Wageningen. Available at the Library of the Agricultural University, Wageningen.