

CONCURRENTIE TUSSEN TIMOTHEE (*Phleum pratense* L.) EN REUKGRAS (*Anthoxanthum odoratum* L.)

with summary

J. P. VAN DEN BERGH en C. T. DE WIT

INLEIDING

Ter bestudering van de oecologie van graslandplanten hebben DE VRIES c.s. (2, 3, 4) een zeer omvangrijk correlatief-oecologisch onderzoek verricht. Het is echter niet mogelijk om door een statistische verwerking van dit in het veld verzamelde materiaal inzicht te verkrijgen in de causaliteit van de geconstateerde feiten, aangezien verschillende milieufactoren in de natuur in complexe systemen onverbrekkelijk aan elkaar verbonden zijn.

De door DE WIT en ENNIK (6) ontworpen methode ter bestudering van het concurrentieverschijnsel verschaft ons in principe de mogelijkheid kwantitatieve gegevens te verkrijgen over de invloed van afzonderlijke milieufactoren op het verloop van de concurrentiestrijd.

Door middel van een potproef in klimaatkamers met twee grassoorten, die zowel in verschillende mengverhoudingen als in monocultuur, in verschillende standruimten zijn uitgeplant en een vakkenproef buiten waarin dezelfde grassoorten in verschillende mengverhoudingen zijn uitgeplant, is getracht onder de gegeven proefomstandigheden het verloop der concurrentiestrijd te beschrijven. De bereikte resultaten zijn van dien aard dat het nu voor mogelijk wordt gehouden de invloeden van bepaalde milieufactoren op de botanische samenstelling kwantitatief met elkaar te vergelijken.

THEORETISCHE ACHTERGROND

DE WIT (5) bestudeerde voor het geval dat een aantal gewassen door elkaar op dezelfde akker gezaaid worden, het verband tussen de zaai- en oogsthoeveelheden voor elk gewas afzonderlijk.

Wanneer de zaaihoeveelheden  $Z_1$  en  $Z_2$  van soort 1 resp. soort 2 zo gekozen worden dat

$$c_1 Z_1 + c_2 Z_2 = m^{-1} \quad (1)$$

(waarin  $c_1$ ,  $c_2$  en  $m$  constanten voorstellen) en relatieve zaadfrequenties als volgt gedefinieerd worden:

$$z_1 = \frac{c_1 Z_1}{c_1 Z_1 + c_2 Z_2} \quad z_2 = \frac{c_2 Z_2}{c_1 Z_1 + c_2 Z_2} \quad (2)$$

kan het verband tussen de oogst- ( $O_1$  en  $O_2$ ) en de zaaihoeveelheden van de twee soorten weergegeven worden door

$$O_1 = \frac{k_{1.2e} z_1}{(k_{1.2e}-1) z_1 + 1} M_1 \quad O_2 = \frac{k_{2.1e} z_2}{(k_{2.1e}-1) z_2 + 1} M_2 \quad (3)$$

waarin  $k_{1.2e}$  en  $k_{2.1e}$  constanten voorstellen en  $M_1$  en  $M_2$  de oogsten van de monoculturen bij een zaaidichtheid van  $(c_1 m)^{-1}$  resp.  $(c_2 m)^{-1}$ .

De constante  $k_{1,2e}$  wordt de relatieve verdringingsfactor van soort 1 t.o.v. soort 2 genoemd onder de omstandigheid dat beide soorten dringen om niet geheel dezelfde ruimte.

De formules (3) blijken ook te gelden wanneer één van de soorten vrijwel niet of in het geheel niet groeit (ontaarding in standruimte) en kunnen dan tot de volgende formule vereenvoudigd worden:

$$O = \frac{\beta}{\beta + Z^{-1}} \Omega \quad (4a)$$

waarin  $O$  de oogst bij de zaaidichtheid  $Z^{-1}$  voorstelt. De constante  $\Omega$  stelt de (geëxtrapolerde) opbrengst voor bij een oneindige zaaidichtheid en het produkt  $\beta\Omega$  is gelijk aan de opbrengst van één plant die zover van de andere planten verwijderd staat, dat zijn opbrengst niet door die andere planten beïnvloed is. Deze formule kan ook als volgt worden geschreven:

$$O^{-1} = (\beta \Omega)^{-1} Z^{-1} + \Omega^{-1} \quad (4b)$$

zodat wanneer het omgekeerde van de oogst per oppervlakte-eenheid uitgezet wordt tegen het omgekeerde van de zaaidichtheid of tegen de ruimte per zaaieenheid, we een rechte krijgen. De waarden van  $M_1$  en  $M_2$  in de formules (3) zijn dus gelijk aan

$$M_1 = \frac{\beta_1}{\beta_1 + c_1 m} \Omega_1 \quad M_2 = \frac{\beta_2}{\beta_2 + c_2 m} \Omega_2 \quad (5)$$

In het bijzondere geval dat de soorten elkaar alléén beïnvloeden door dringen om dezelfde ruimte, wat onder meer inhoudt dat hun groeiperiodes samenvallen, is het produkt van de constanten  $k_{1,2e}$  en  $k_{2,1e}$  gelijk aan 1. Dit wordt in de formules aangegeven door het symbool  $k_{1,2e}$  te vervangen door  $k_{1,2}$  en het symbool  $k_{2,1e}$  door  $k_{2,1}$ , waarbij dus altijd geldt dat

$$k_{1,2e} \times k_{2,1e} = k_{1,2} \times k_{2,1} = 1 \quad (6)$$

De constante  $k_{1,2}$  wordt in dit geval de relatieve verdringingsfactor van soort 1 ten opzichte van soort 2 genoemd.<sup>1)</sup>

Wanneer de soorten elkaar beïnvloeden door dringen om ruimte welke voor beide slechts ten dele hetzelfde is, of wat als een bijzonder geval hiervan kan worden beschouwd, wanneer de ene soort op een of andere wijze profiteert van de aanwezigheid van de andere, is het produkt van  $k_{1,2e}$  en  $k_{2,1e}$  groter dan 1.

De maximale waarde voor dit produkt treedt op wanneer beide soorten dringen in twee ruimten die volkomen verschillend zijn (standruimte) en is gelijk aan:

$$k_{1,2e} \times k_{2,1e} = k_{1,e} + k_{2,e} = \frac{(\beta_1 + c_1 m) (\beta_2 + c_2 m)}{c_1 c_2 m^2} \quad (7)$$

Tenslotte is voor het geval dat twee soorten dringen om dezelfde ruimte en bovendien hun groeikrommen gelijkvormig zijn, de waarde van  $k_{1,2}$  gelijk aan:

$$k_{1,2} = \frac{(\beta_1 + c_1 m) c_2}{(\beta_2 + c_2 m) c_1} \quad (8)$$

#### RELATIEVE VERMENIGVULDIGING EN VERHOUDINGSDIAGRAM

De relatieve vermenigvuldiging van soort 1 ten opzichte van soort 2 is als volgt gedefinieerd (DE WIT en ENNIK (6)):

<sup>1)</sup> DE WIT en ENNIK (6) noemden deze constante de verdringingsfactor.

$$\alpha_{1.2} = \frac{O_1/Z_1}{O_2/Z_2} \quad (9)$$

Uit formule (3) blijkt dat bij geldigheid van formule (1) de relatieve vermenigvuldiging afhangt van de zaaiverhouding.

In het bijzondere geval dat de soorten dringen om dezelfde ruimte, is de relatieve vermenigvuldiging gelijk aan

$$\alpha_{1.2} = \frac{c_1}{c_2} k_{1.2} \frac{M_1}{M_2} \quad (10)$$

en dus onafhankelijk van de zaaiverhouding.

Wanneer nu ook nog de groeikrommen van de soorten gelijkvormig zijn, is de relatieve vermenigvuldiging gelijk aan

$$\alpha_{1.2} = \frac{\beta_1 \Omega_1}{\beta_2 \Omega_2} \quad (11)$$

en dus bovendien onafhankelijk van de zaaidichtheid of de waarde van  $m$ .

Formule (9) kan ook als volgt worden geschreven:

$$\log \frac{O_1}{O_2} = \log \alpha_{1.2} + \log \frac{Z_1}{Z_2} \quad (12)$$

Wanneer we nu op logaritmische schalen de verhouding van de zaaihoeveelheden uitzetten tegen de verhouding van de oogsthoeveelheden, dan liggen bij een constante  $\alpha$  de waarnemingen op een rechte lijn, die een hoek van  $45^\circ$  met de assen maakt.

Liggen de waarnemingen daarentegen op een lijn, die een hoek met de horizontale as maakt die kleiner is dan  $45^\circ$ , dan is  $\alpha$  wél afhankelijk van de zaaiverhouding.

#### DE OPZET VAN DE POTPROEVEN IN DE KLIMAATKAMERS

In mitscherlichpotten gevuld met gemengde humeuze zandgrond zijn bij de mengcultuur steeds in het totaal 42 spruiten van reukgras en timothee (weidetype) geplant in 16 verschillende verhoudingen, die varieerden van 1:41 tot 37:5. Bij de standruimteproeven (16 potten per soort) nam het aantal geplante spruiten per pot toe van 1 tot 100 op zodanige wijze dat de afname van het grondoppervlak per spruit zoveel mogelijk lineair verliep. Na een voorkweekperiode van 1,5 maand in een kas hebben al de planten een „rustperiode” gehad, d.w.z. de potten zijn gedurende 1 maand geplaatst bij een temperatuur van  $\pm 6^\circ\text{C}$  en een belichting gedurende 8 uur per etmaal met TL-buizen. In deze 2,5 maand zijn de planten 2 keer op 4 cm hoogte afgeknipt. Aan het eind van deze rustperiode zijn per pot de spruiten en zijspruiten van reukgras en timothee geteld; in het hierna volgende zijn deze tellingen aangegeven met de symbolen  $Z_r$  resp.  $Z_t$ .

Met dit tellen is de eigenlijke proef begonnen.

De planten hebben vervolgens een „groeiperiode” van 2 maanden gehad. Gedurende deze tijd stonden zij in een klimaatkamer bij  $20^\circ\text{C}$  en een belichting gedurende 17 uur per etmaal met HPL-lampen ( $5 \cdot 10^4 \text{ erg cm}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ ). Zodra de planten een lengte van gemiddeld 20 cm hadden bereikt werden ze op 4 cm hoogte afgeknipt, hetgeen in voornoemde periode 2 keer is geschied. Steeds is ervoor gezorgd dat de planten voorzien waren van voldoende water en van voedingselementen. Hierna volgde een tweede rustperiode van een maand, waarna de spruiten wederom zijn geteld. Deze uitkomsten zijn voor reukgras en timothee resp. aangegeven met de symbolen  $O_r$  en  $O_t$ .

De gedachte die achter deze ongebruikelijke werkwijze schuilt is de volgende. Bij

eenjarige zaadgewassen is het aantal geoogste korrels gedeeld door het aantal gezaaide korrels een voor de hand liggende en goede maat voor de vermenigvuldiging van een soort. Het aantal korrels dat de winter overblijft, is dan een goede maat voor het voorkomen van de soort in de rustperiode.

Bij meerjarige gewassen zoals gras is de hoeveelheid koolhydraat per oppervlakte-eenheid aan het eind van de winter wellicht een goede maat voor het voorkomen van de soort. Uit werk van ALBERDA (1) is gebleken dat de spruiten aan het eind van de winter een maximum aan koolhydraatreserves bevatten. Om deze reden is door ons het aantal spruiten per oppervlakte-eenheid van een soort na de rustperiode genomen als maat voor het voorkomen van de soort op dat tijdstip. Bij de tellingen is geen onderscheid gemaakt tussen de grootte van de spruiten. Een belangrijk resultaat van de hier besproken proef is dat het aantal spruiten een bruikbare maat blijkt te zijn.

Grootten van opbrengsten interesseren ons hier niet voor zover het de beschrijving van het resultaat van concurrentie betreft, omdat dit resultaat niet afhangt van de hoeveelheden plantmateriaal die afgeknippt en weggegooid worden, maar wel van de spruiten die blijven staan.

#### RESULTATEN VAN DE CONCURRENTIEPROEF IN DE KLIMAATKAMERS

De waarden van  $Z_r$ ,  $Z_t$ ,  $O_r$  en  $O_t$  in aantal spruiten per pot zijn voor de 16 potten van de concurrentieproef in tabel 1 gegeven. Herhalingen ontbreken aangezien het onmogelijk is de proef zo in te richten dat potten verkregen worden met gelijke waarden voor  $Z_r$  en  $Z_t$ .

TABEL 1. Het aantal spruiten per pot van reukgras en timothee na de eerste rustperiode ( $Z_r$  resp.  $Z_t$ ) en na de tweede rustperiode ( $O_r$  resp.  $O_t$ ) in de concurrentieproef.  
*The number of tillers per container of sweet vernal-grass and timothy grass after the first rest period ( $Z_r$  and  $Z_t$  resp.) and after the second rest period ( $O_r$  and  $O_t$  resp.) in the competition experiment.*

$Z_r$	$Z_t$	$O_r$	$O_t$
347	30	450	68
216	62	286	96
224	50	299	54
257	67	354	62
179	90	315	119
153	107	322	154
159	99	249	104
104	148	270	178
80	157	108	258
34	183	62	209
28	180	36	240
22	180	62	311
34	167	44	224
16	204	28	296
18	183	33	258
6	201	8	253

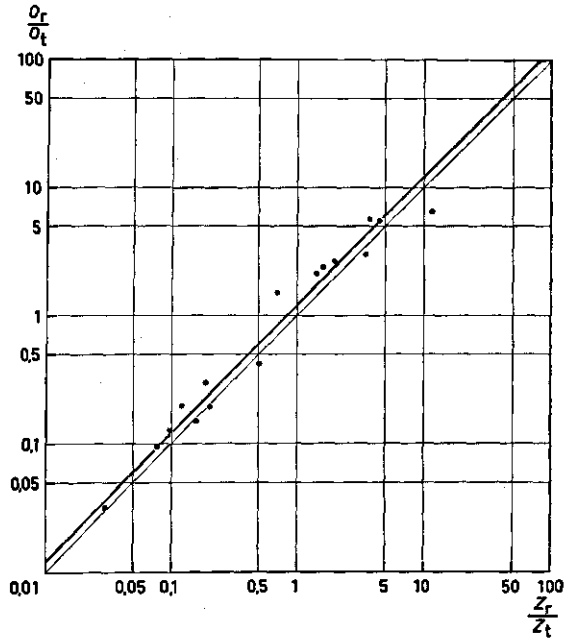
In fig. 2 zijn de waarden  $Z_r$  en  $Z_t$  tegen elkaar uitgezet. De waarnemingen liggen om een rechte, waaruit berekend kan worden dat de waarden van  $c_r$ ,  $c_t$  en  $m^{-1}$  in formule (1) gelijk zijn aan resp. 1, 1,75 en 350. We mogen dus de formules (3) gebruiken voor het vereffenen van de experimentele resultaten.

Uit de getallen van tabel 1 zijn tevens de verhoudingen  $Z_r/Z_t$  en  $O_r/O_t$  berekend en vervolgens in het verhoudingsdiagram van fig. 1 tegen elkaar uitgezet. De waarne-

FIG. 1.

De verhouding van het aantal spruiten van reukgras en timothee (in één pot) na de eerste rustperiode ( $Z_r/Z_t$ ) uitgezet tegen die na de tweede rustperiode ( $O_r/O_t$ ).

The ratio of the number of tillers of sweet vernal-grass and timothy-grass (in one container) after the first rest period ( $Z_r/Z_t$ ) plotted against this ratio after the second rest period ( $O_r/O_t$ ).



mingen liggen om een rechte evenwijdig aan de diagonaal, waaruit blijkt dat  $\alpha_{r,t}$  constant is en dus niet afhangt van de mengverhouding. De twee soorten beïnvloeden elkaar dus alleen door dringen om dezelfde ruimte zodat  $k_{r,t} \times k_{t,r} = 1$ . Hiermee is

dus bewezen dat deze grassoorten geen nadelige invloed door middel van wortelafscheidings (cumarine of dergelijke) op elkaar hebben uitgeoefend.

Het resultaat van de vereffening is weergegeven in fig. 3 waaruit blijkt dat de constanten de volgende waarden hebben aangenomen:

$$k_{r,t} = 1,25 \quad M_r = 490 \quad M_t = 290$$

Volgens formule (10) is de relatieve vermenigvuldiging gelijk aan:

$$\alpha_{r,t} = \frac{1,25}{1,75} \times \frac{490}{290} = 1,2$$

De vereffende lijn in fig. 1 moet dus volgens formule (12) door het punt (1,0; 1,2) getrokken worden.

#### RESULTATEN VAN DE STANDRUIMTEPROEVEN IN DE KLIMAATKAMERS

De waarden van  $Z_r$ ,  $Z_t$ ,  $O_r$  en  $O_t$  in aantal spruiten per pot zijn voor de 16 potten met reukgras en de 16 potten met timothee gegeven in tabel 2.

In fig. 4a is voor reukgras het aantal spruiten per pot na de eerste rustperiode ( $Z_r$ ) uitgezet tegen het aantal spruiten per pot na de tweede rustperiode ( $O_r$ ). De spreiding is aanzienlijk omdat elk punt betrekking heeft op de tellingen van één pot.

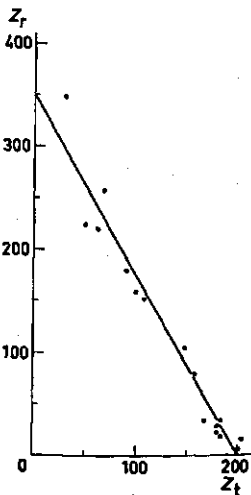


FIG. 2.

Aantal spruiten van timothee en reukgras (in één pot) na de eerste rustperiode tegen elkaar uitgezet.

Number of tillers of timothy grass and sweet vernal-grass (in one container) after the first rest period plotted on the abscis and ordinate respectively.

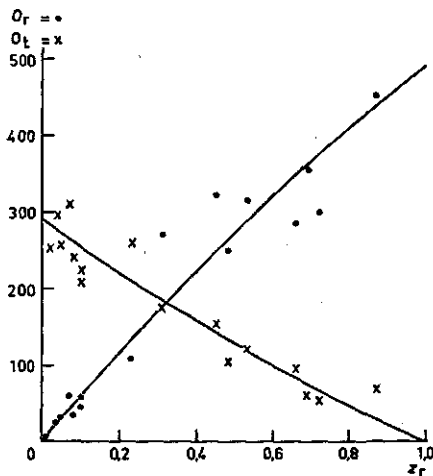


FIG. 3.  
De relatieve frequentie van reukgras na de eerste rustperiode ( $z_r$ ) uitgezet tegen het aantal spruiten van reukgras ( $O_r$ ) en timothee ( $O_t$ ) na de tweede rustperiode.  
*The relative frequency of sweet vernal-grass after the first rest period ( $z_r$ ) plotted against the number of tillers of sweet vernal-grass ( $O_r$ ) and timothy grass ( $O_t$ ) after the second rest period.*

Volgens formule (4b) liggen de waarnemingen op een rechte lijn wanneer het omgekeerde van  $Z_r$  uitgezet wordt tegen het omgekeerde van  $O_r$ . Een redelijke kromme welke aan deze vergelijking voldoet is als volgt te vinden. Op het oog wordt een kromme zo goed mogelijk door de punten in fig. 4a getrokken. Van een viertal afgelezen waarden van deze kromme (in de figuur aangegeven door kruisjes) worden de omgekeerden tegen elkaar uitgezet, zoals gebeurd is in fig. 4b. Wanneer deze kruisjes niet op een rechte lijn liggen wordt de kromme in fig. 4a iets verlegd en het proces herhaald totdat een goede aanpassing is verkregen.

De kromme in fig. 4a voldoet volgens formule (4a) aan de vergelijking:

$$O_r = \frac{7,5 \cdot 10^{-3}}{7,5 \cdot 10^{-3} + Z_r^{-1}} 970 \text{ spruiten/pot}$$

TABEL 2. Het aantal spruiten per pot van reukgras na de eerste en tweede rustperiode ( $Z_r$  resp.  $O_r$ ) en van timothee na de eerste en tweede rustperiode ( $Z_t$  resp.  $O_t$ ) in de standruimteproef.  
*The number of tillers per container of sweet vernal-grass after the first and second rest period ( $Z_r$  and  $O_r$  resp.) and of timothy grass after the first and second rest period ( $Z_t$  and  $O_t$  resp.) in the spacing experiment.*

$Z_r$	$O_r$	$Z_t$	$O_t$
97	319	13	66
28	153	8	46
112	385	28	112
15	235	24	57
47	409	33	105
81	449	26	149
88	322	33	96
77	454	43	80
68	395	52	150
106	319	28	133
238	653	56	86
116	503	66	169
183	430	77	152
201	580	122	314
334	568	171	360
368	761	190	325

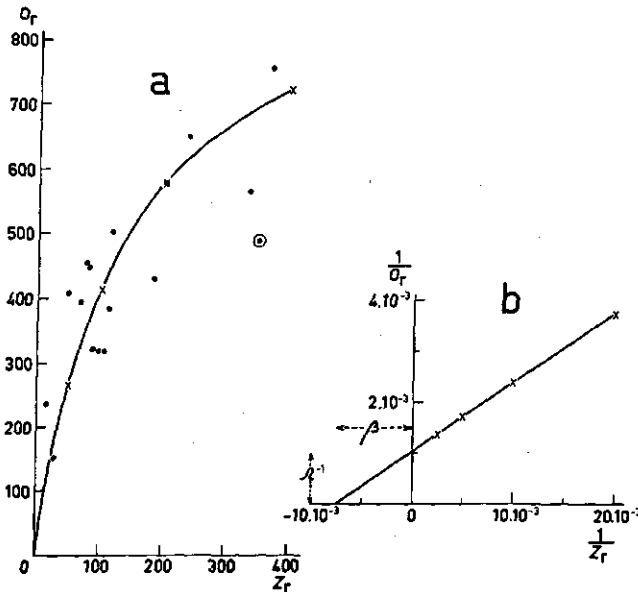


FIG. 4. Het aantal spruiten per pot van reukgras na de eerste rustperiode ( $Z_r$ ) uitgezet tegen dat na de tweede rustperiode ( $O_r$ ) in de standruimteproef.  
 ○ geeft de waarde van  $M_r$  berekend uit de concurrentieproef.  
*The number of tillers per container of sweet vernal-grass after the first rest period ( $Z_r$ ) plotted against this number after the second rest period ( $O_r$ ) in the spacing experiment.*  
 ○ indicates the value of  $M_r$  calculated from the competition experiment.

en het produkt  $\beta_r \Omega_r$  is gelijk aan 7,30 (spruiten/spruit). We merken op dat de spreiding te groot is om de juistheid van de gegeven formule te bewijzen. Hierdoor verwijzen we naar DE WIT (5).

De resultaten van de standruimteproef met timothee zijn op precies dezelfde wijze bewerkt. In dit geval voldoet de kromme (fig. 5a) aan de vergelijking:

$$O_t = \frac{4,0 \cdot 10^{-3}}{4,0 \cdot 10^{-3} + Z_t^{-1}} 840 \text{ spruiten/pot}$$

en is het produkt  $\beta_t \Omega_t$  gelijk aan 3,36 (spruiten/spruit).

#### EEN VERGELIJKING VAN DE RESULTATEN VAN DE CONCURRENTIE- EN STANDRUIMTE-PROEVEN IN KLIMAATKAMERS

Gezien de constante omstandigheden gedurende de rustperiode en gedurende de groeiperiode zullen de groeikrommen van reukgras en timothee waarschijnlijk bij benadering gelijkvormig zijn, zodat met behulp van formule (11) de relatieve vermenigvuldiging wellicht berekend kan worden uit de resultaten van de standruimteproeven. De op deze wijze berekende relatieve vermenigvuldiging is volgens formule (11) gelijk aan:

$$\alpha_{r,t} = \frac{7,30}{3,36} = 2,2$$

Uit de concurrentieproef blijkt echter dat de relatieve vermenigvuldiging gelijk is aan 1,2.

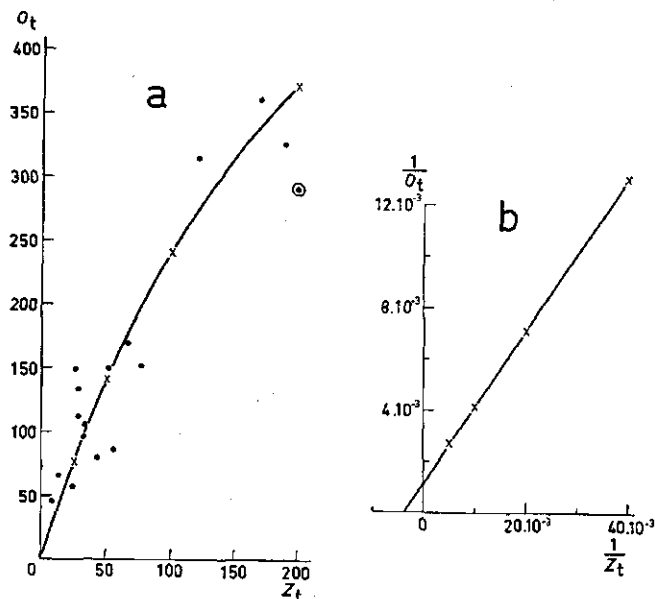


FIG. 5. Het aantal spruiten per pot van timothee na de eerste rustperiode ( $Z_t$ ) uitgezet tegen dat na de tweede rustperiode ( $O_t$ ) in de standruimteproef.

⊙ geeft aan de waarde van  $M_t$  berekend uit de concurrentieproef.

The number of tillers per container of timothy grass after the first rest period ( $Z_t$ ) plotted against this number after the second rest period ( $O_t$ ) in the spacing experiment.

⊙ indicates the value of  $M_t$  calculated from the competition experiment.

Dit verschil kan niet verklaard worden door aan te nemen dat de groeikrommen niet gelijkvormig zijn. Was dit het geval, dan zouden de waarden van  $M$  berekend uit de concurrentie- en standruimteproeven gelijk moeten zijn, ondanks het verschil tussen de uit deze beide proeven berekende relatieve vermenigvuldigingen.

Nu blijkt uit tabel 3 dat de waarden van  $M$  berekend uit de concurrentieproef aanmerkelijk kleiner zijn dan die berekend uit de standruimteproeven (zie ook de omcirkelde stippen in de figuren 4a en 5a) en dat dit vooral voor reukgras geldt. Dat reukgras in de concurrentieproef minder goed tegen timothee is opgewassen dan uit de standruimteproeven is afgeleid, komt ook tot uitdrukking in de lagere waarde van de relatieve verdringingsfactor van reukgras t.o.v. timothee in de concurrentieproef.

Uit de ongelijkheid van al deze waarden moet worden geconcludeerd dat de behandeling van beide proeven, zij het ongewild, verschillend is geweest. Zo is de uniforme

TABEL 3. De waarden van  $M$  voor reukgras en timothee en de waarden voor de relatieve verdringingsfactor berekend uit de concurrentie- en standruimteproeven.

The  $M$ -values of sweet vernal-grass and timothy grass and the values for the relative crowding coefficient calculated from the competition and spacing experiments.

$M_r$	$M_t$	$k_{r,t}$	
490	290	1,25	(concurrentieproef) (competition experiment)
700	370	2,00	(standruimteproeven) (spacing experiments)
( $Z_r = 350$ )	( $Z_t = 200$ )		



wijze van knippen bemoeilijkt doordat de spruiten bij wijde standruimten minder steil omhoog groeiden dan bij de andere behandelingen en zijn in de loop van de proef vruchtbaarheidsverschillen tengevolge van ongelijke opbrengsten ontstaan. Bovendien zijn in de standruimteproeven de spruiten geteld zonder dat de soort behoefde te worden vastgesteld, terwijl in de concurrentieproef elke spruit gedetermineerd moest worden. Uit oriënterende proeven is intussen gebleken dat determineren het spruitaantal aanmerkelijk beïnvloedt en dat dit voor reukgras relatief nadeliger is dan voor timothee.

Veel van bovenstaande moeilijkheden kunnen worden voorkomen wanneer in plaats van concurrentie- en standruimteproeven, twee concurrentieproeven met verschillende standruimten worden genomen. Dergelijke proeven zullen in elk geval als resultaat hebben dat de relatieve vermenigvuldiging onafhankelijk is van de mengverhouding. Wanneer bovendien blijkt dat de waarden voor de relatieve vermenigvuldiging bij de twee standruimten gelijk zijn, kan geconcludeerd worden dat de groeikrommen van de twee soorten in de klimaatkamers gelijkvormig zijn.

Een relatieve vermenigvuldiging welke afhangt van de mengverhouding is te verkrijgen door de soorten onder omstandigheden te telen waarbij de ruimten waarom gedrongen wordt voor beide soorten niet geheel dezelfde zijn. Uit het volgende zal blijken dat dit buiten het geval is, aangezien beide soorten niet gelijk op de systematische veranderingen van klimaatsfactoren (daglengte, temperatuur) gedurende het seizoen reageren.

#### RESULTATEN VAN DE CONCURRENTIEPROEF IN VAKKEN BUITEN

Ter oriëntatie zijn in de zomer van 1958 reukgras en timothee in 6 verschillende mengverhoudingen uitgeplant in met 30 cm zwarte grond gevulde vakken van  $50 \times 50$  cm<sup>2</sup>. Eind februari 1959 is het aantal spruiten van beide grassoorten binnen netto-vakken van  $30 \times 30$  cm<sup>2</sup> geteld en precies een jaar later is deze telling herhaald. Het resultaat hiervan is weergegeven in tabel 4.

TABEL 4. Het aantal spruiten per vak van reukgras en timothee na de eerste winter ( $Z_r$  resp.  $Z_t$ ) en na de tweede winter ( $O_r$  resp.  $O_t$ ).  
The number of tillers per plot of sweet vernal-grass and timothy grass after the first winter ( $Z_r$  and  $Z_t$  resp.) and after the second winter ( $O_r$  and  $O_t$  resp.).

$Z_r$	$Z_t$	$O_r$	$O_t$
152	175	650	386
143	149	713	286
232	146	544	304
254	117	770	278
349	71	893	184
361	21	1030	110

In figuur 6 zijn de waarden  $Z_r$  en  $Z_t$  tegen elkaar uitgezet. Door de waarnemingen kan een rechte worden getrokken, die voldoet aan de vergelijking  $Z_r + 1,53Z_t = 420$ , zodat formule (3) dus geldt.

In het verhoudingsdiagram van fig. 8 zijn vervolgens de verhoudingen van het spruitaantal van reukgras en timothee na de eerste winter uitgezet tegen deze verhoudingen na de tweede winter. De punten zijn berekend uit tabel 4 en de kromme is op de hierna te bespreken wijze berekend. De lijn die door de punten kan worden getrokken, maakt met de horizontale as een hoek die kleiner is dan  $45^\circ$ , zodat  $\alpha_{r,t}$  afhangt van de mengverhouding.

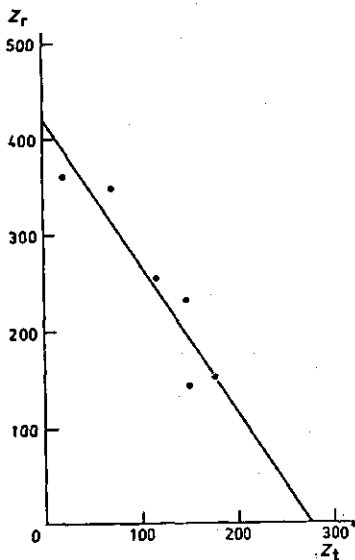


FIG. 6.  
Aantal spruiten van timothee en reukgras (in één vak) na de eerste winter tegen elkaar uitgezet.  
*Number of tillers of timothy grass and sweet vernal-grass (in one plot) after the first winter plotted on the abscis and ordinate respectively.*

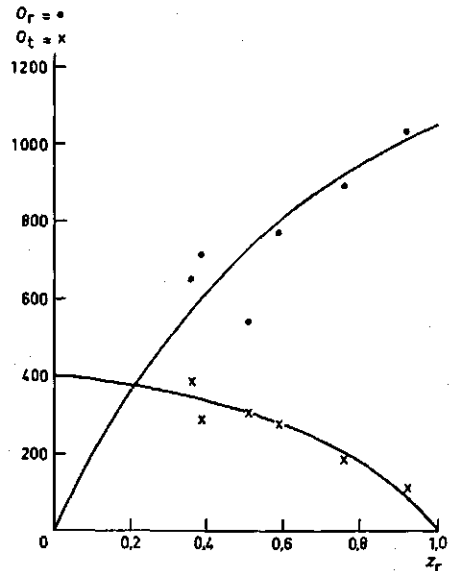


FIG. 7.  
De relatieve frequentie van reukgras na de eerste winter ( $z_r$ ) uitgezet tegen het aantal spruiten van reukgras ( $O_r$ ) en timothee ( $O_t$ ) na de tweede winter.  
*The relative frequency of sweet vernal-grass after the first winter ( $z_r$ ) plotted against the number of tillers of sweet vernal-grass ( $O_r$ ) and timothy grass ( $O_t$ ) after the second winter.*

In fig. 7 zijn de waarnemingen met behulp van formule (3) vereffend, waarbij de daarin voorkomende constanten de volgende waarden aannemen:

$$M_r = 1050 \quad M_t = 400 \quad k_{r,te} = 2,1 \quad k_{t,re} = 3,4$$

Het produkt  $k_{r,te} \cdot k_{t,re} = 7,1$ , dus aanmerkelijk groter dan 1, waaruit blijkt dat deze twee soorten dringen om niet geheel dezelfde ruimte, waarbij de ene soort dus op een of andere wijze van de aanwezigheid van de andere zou kunnen profiteren. Deze laatste mogelijkheid is echter zeer onwaarschijnlijk, aangezien in de klimaatkamers een dergelijk verschijnsel zich niet heeft voorgedaan.

Door vrijspoelen van de wortels is gebleken dat in de vakken de twee grassoorten hetzelfde volume exploreerden. De enig overblijvende oorzaak van het niet gelijk zijn van beide ruimten is dus dat één van de soorten in het tweede deel van het groeiseizoen althans een deel van de ruimte exploreerde, welke in het eerste deel van het groeiseizoen door de andere soort geëxploreerd werd. Dit resultaat wordt zeer aannemelijk wanneer we bedenken dat reukgras een veel vroegere bloeier is dan het weidetype van timothee; immers tengevolge van de bloei sterft een groot deel van de plant af.

De verhoudingskromme in het verhoudingsdiagram van figuur 8 is berekend uit de krommen van figuur 7. Het snijpunt met de diagonaal ( $Z_r/Z_t=4,0$  en  $O_r/O_t=4,0$ ) geeft een stabiel evenwicht aan. Bij extreme verhoudingen loopt de kromme evenwijdig aan de diagonaal. Er kunnen omstandigheden zijn waarbij de kromme òf in zijn geheel boven òf onder de diagonaal ligt, zodat één van de twee soorten toch verdwijnt ondanks het feit dat de soorten dringen om ruimte die voor beide niet (geheel) hetzelfde is.

*Competition between timothy grass (Phleum pratense L.) and sweet vernal-grass (Anthoxanthum odoratum L.)*

Timothy grass and sweet vernal-grass have been planted out at different ratios, as well as in monocultures, at different spacings in a pot experiment. The extent to which these ratios changed in one growing period (the relative reproductive rate  $\alpha$ ) has been calculated according to a method developed by DE WIT (5, 6).

It appeared that the relative reproductive rate of sweet vernal-grass with regard to timothy grass under constant conditions in a phytotron was independent of the relative frequency of the species. According to the theory (5) these species crowd for exactly the same space. This proves that they have not influenced each other unfavourable by means of root excretions (for instance cumarine).

Because of the constant conditions during the experiment, the growth curves of these species were supposed to be approximately similar, so that the relative reproductive rate calculated from the spacing experiments should be equal to that calculated from the experiment on competition. This was not the case. The reason may be that the treatment of both experiments was unintentionally different.

Under non-constant seasonal conditions in plots outside, the relative reproductive rate appeared to depend on the relative frequency, so that the species crowded for space which was not exactly the same. This is due to the growing periods of both species being different.

#### LITERATUUR

1. ALBERDA, TH.: De verandering in de koolhydraatreserve bij Engels raaigras (*Lolium perenne* L.) van november 1954 tot november 1955. *Versl. C.I.L.O.* 1955 (1956) 48-56.
2. KRUIJNE, A. A. en D. M. DE VRIES: Een methode tot benadering van de voornaamste milieueigenschappen van grasland aan de hand van de botanische samenstelling. *Jaarb. I.B.S.* 1958, 93-98.
3. VRIES, D. M. DE: Ecological results obtained by the use of interspecific correlation. *Stencil Europ. Grassl. Conf., Paris (1954)* 5 pp.
4. VRIES, D. M. DE, A. A. KRUIJNE en H. MOOI: Veelvuldigheid van graslandplanten en hun aanwijzing van milieu-eigenschappen. *Jaarb. I.B.S.* 1957, 183-191.
5. WIT, C. T. DE: On competition. *Versl. landb.k. Onderz.* 66.8 (1960).
6. WIT, C. T. DE en G. C. ENNIK: Over concurrentie. *Jaarb. I.B.S.* 1958, 59-73.

Ontvangen voor publikatie: 14 maart 1960.

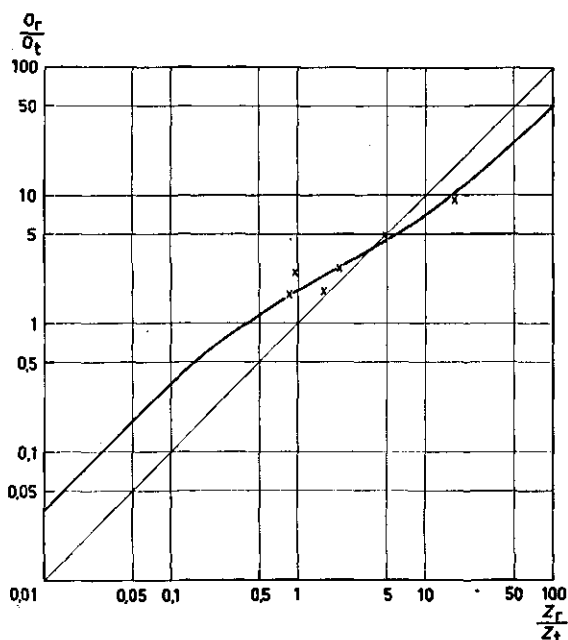


FIG. 8. De verhouding van het aantal spruiten van reukgras en timothee (in één vak) na de eerste winter ( $Z_1/Z_t$ ) uitgezet tegen die na de tweede winter ( $O_1/O_t$ ).  
The ratio of the number of tillers of sweet vernal-grass and timothy grass (in one plot) after the first winter ( $Z_1/Z_t$ ) plotted against this ratio after the second winter ( $O_1/O_t$ ).