INTERAKTIES TUSSEN LIMONIUM VULGARE MILL. EN PLANTAGO MARITIMA L. ONDER VERSCHILLENDE MILIEU-OMSTANDIGHEDEN OP DRIE VERSCHILLENDE PLAATSEN OP DE BOSCHPLAAT OP TERSCHELLING

door

Aart Beeftink

Verslag van een doktoraalonderzoek in het kader van de studie voor het doktoraal examen Biologie in het tijdvak april 1980 - januari 1981, aan de Landbouwhogeschool te Wageningen

onder begeleiding van

Dr. P. Ketner

en

Dr. C. J. T. Spitters

'Het is beter de natuur te verstaan, dan haar te willen begrijpen'.

Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenoecologie en Onkruidkunde, Landbouwhogeschool Wageningen
Vakgroep Theoretische Teeltkunde, Landbouwhogeschool Wageningen

Wageningen 1982

VOORWOORD

Allereerst wil ik Pieter Ketner (Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenoecologie en Onkruidkunde) en Kees Spitters (Vakgroep Theoretische Teeltkunde) hartelijk bedanken voor hun begeleiding en hun ideeën gedurende de afgelopen jaren, waardoor ik door de bomen het bos bleef zien.
Voor de oplossing van dagelijkse problemen, het beschikbaar stellen van gegevens en tijd voor gesprekken van allerlei aard en het bij tijd en wijle meehelpen bij het uitvoeren van proeven wil ik Ton Roozen, Annemiek Demon, Wim Heijligers, Marlie Becks, Frans Wilms en Marie-Louise de Klerk bedanken.
Voor het basisidee van dit onderzoek dank ik Ron Don, Wim van Hooff, Sjef Jansen en Alex Jonker, mijn vader voor de wilde ideeën, het toeschuiven van literatuur en het in kontakt brengen met mensen die op hetzelfde onderzoeksgebied bezig zijn, Prof. V. Westhoff voor het scheppen van mogelijkheden voor de samenwerking met Ton Roozen en Eddy van der Maarel voor de gesprekken over het onderwerp, die we vaak vluchtig, maar niet oppervlakkig gehad hebben.
Vervolgens bedank ik de 'Plantago-mensen' Frank Berendse, Kees Blom en Jan van Groenendael voor de tijd die ze uitgetrokken hebben en de belangstelling die ze toonden voor dit onderzoek.
Ook dank ik Aad van Ast en Hannie Relou voor de kasproeven (september 1980) en het beschikbaar stellen van ruimte en materiaal, Hennie de Ruiter voor het doen van de kiemingsproeven in het lab, de statistische afdeling en het laboratorium van het CABO voor de adviezen en het analyseren van gewasmonsters en Albert Groenendijk voor het tijdelijk afstaan van zijn spoelinstallatie voor plantenwortels, Staatsbosbeheer Friesland voor het verlenen van een vergunning voor de Boschplaat en Marieke Beeftink voor adviezen over literatuur en lay-out.
Ik denk met goede herinneringen terug aan de gastvrijheid, de gezelligheid en de vriendschap van Ton en Marijke, George en Annegriet Visser, Ron, Wim, Sjef, Alex, Annemiek, Wim, Marlie, Frans en Teddy tijdens mijn verblijf op Terschelling.

Wageningen, november 1982

INHOUD

	Samenvatting	1
	Summary	3
1.	Inleiding	5
1.1.	Geschiedenis van de Boschplaat	5
1.2.	Beschrijving van de onderzoeksgebieden	6
1.2.1.	Terreinbeschrijving	6
1.2.2.	De ontwikkeling van de vegetatie van de transekten 10 en 18 op de Boschplaat gedurende de afgelopen 30 jaar	7
1.2.3.	Het verloop van het aandeel van P. maritima en L. vulgare in de transekten gedurende de afgelopen 30 jaar	9
1.3.	Probleemstelling en werkhypothesen	10
1.4.	Aanpak van het onderzoek	12
2.	Methode	13
2.1.	Metingen van enkele milieufaktoren	13
2.2.	Aangelegde proefvlakken bij transekt 18	13
2.3.	Bemonstering van ongestoorde vegetaties bij transekt 18, 10, de strandvlakte en het PK-gebied	15
2.4.	Aanvullende proeven	16
2.4.1.	Bemestingsproef bij transekt 18	16
2.4.2.	Water als beperkende faktor bij transekt 18	16
2.4.3.	Kiemingsproef in het veld	17
2.4.4.	Kiemingsproef in het laboratorium op een waterpotentiaalgradiënt	17
2.4.5.	Groeiproef met kiemplanten in de kas	18
2.4.6.	Konkurrentieproef met kiemplanten in de kas	19
2.5.	Wiskundige schatting van de konkurrentie-effekten	20
2.5.1.	Het konkurrentiemodel van De Wit	20
2.5.2.	Regressiemodellen	21
2.5.3.	Relative Replacement Rate (RRR)	24
2.5.4.	Groeiproef	25
2.5.5.	Konkurrentieproef	27
3.	Vegetatiesamenstelling langs de transekten en haar relatie met milieu-eigenschappen	28
3.1.	Karakterisering van het milieu en de milieugradiënten langs de transekten	28

3.2. Karakterisering van de vegetatiesamenstelling langs de transekten 33
3.2.1. Transekt 18 33
3.2.2. Transekt 10 38
3.2.3. De strandvlakte 39
3.3. Relatie tussen vegetatiesamenstelling en milieu-eigenschappen 40

4. Relatieve verschuivingen tussen L. vulgare en P. maritima met betrekking tot hun aandeel in de totale biomassa van de vegetatie 45
4.1. Inleiding 45
4.2. RRR_{LP} over de jaren (Al is de Plantago nog zo snel, de Limonium achterhaalt haar wel 46
4.3. RRR_{LP} over één groeiseizoen 48
4.4. RRR_{LP} binnen één groeiseizoen 52
4.5. Konklusies 53

5. Schatting van de konkurrentie-effekten 55
5.1. Inleiding 55
5.2. Ongestoorde vegetaties 56
5.2.1. Transekt 18 56
5.2.2. Transekt 10 59
5.2.3. PL in het PK-gebied 60
5.3. Aangelegde proefvlakken bij transekt 18 63

6. Kieming 66
6.1. Inleiding 66
6.2. Kiemingsproef in het veld 68
6.3. Kiemingsproef in het laboratorium op een waterpotentiaalgradiënt 69
6.4. Konklusies 70

7. Aanvullende proeven 71
7.1. Beperkende faktoren in het veld 71
7.1.1. Bemestingsproef bij transekt 18 71
7.1.2. Bevloeiingsproef bij transekt 18 72
7.2. Groeiproef met kiemplanten in de kas 73
7.2.1. RGR-proef 73
7.2.2. Konkurrentieproef 74
7.3. Diskussie 75

8. Diskussie (Dynamiek van het Plantagini-Limonietum, Westhoff en Segal, 1961) 77
8.1. Kieming 77
8.2. Vestiging 78
8.3. Juveniele groei 79
8.4. Herverdeling van ruimte 80
8.5. Problemen bij het bestuderen van plantengemeenschappen 83
8.6. Natuurwetenschap (begrijpen) en natuurbeleving (verstaan) 85

9. Literatuurlijst 87

Tabellen 95

Figuren 111

Bijlagen 133

SAMENVATTING

Een onderzoek naar de interakties tussen L. vulgare Mill. en P. maritima L. werd uitgevoerd op de Boschplaat op Terschelling in de zomer van 1980. Mogelijke interakties zijn onderzocht door middel van een vervangingsexperiment volgens De Wit (1960) en door bemonsteringen in natuurlijke vegetaties in het gebied ten noorden van de Eerste Duintjes (transekt 18), in het gebied op de westoever van de Eerste Slenk (transekt 10), in het 'Pieter Ketner gebied' (aan de noordkant van de Eerste Slenk ter hoogte van paal 20) en op de strandvlakte ten noorden van de Stuifdijk bij paal 27-20.
De uitkomsten worden in verband gebracht met de resultaten van 30 jaar vegetatiekundig onderzoek aan deze transekten en met onderzoek naar het verband tussen milieudynamiek en vegetatiepatroon in deze transekten.
Geprobeerd werd de faktoren op te sporen die verantwoordelijk zijn voor de waargenomen verschuivingen in de verhouding waarmee L. vulgare en P. maritima in verschillende vegetatietypen voorkomen. Daartoe zijn bemestings- en kiemingsproeven in het veld uitgevoerd en groei-, konkurrentie- en kiemingsproeven in de kas gedaan.
Binnen het Plantagini-Limonietum bij transekt 18 bestaat binnen het seizoen 1980 op drie hoogteniveaux een sterke aanwijzing voor nichedifferentiatie: in de sociatie met P. maritima (hoge niveau) treedt P. maritima daarbij sterker op de voorgrond dan L. vulgare, in de sociatie met L. vulgare (lage niveau) is het andersom. In het Plantagini-Limonietum (middenniveau) komt nichedifferentiatie voor met een frekwentie afhankelijk karakter (S-vormige vervangingskurven).
Binnen de transekten zijn de interakties tussen beide soorten beschreven volgens drie verschillende modellen, waarbij een verschillende mate van nichedifferentiatie naar voren komt.
Mechanismen voor nichedifferentiatie tussen beide soorten zouden kunnen zijn: verschillen in groeiritme, in zouttolerantie, in morfologie, in het hebben van mycorrhiza, in aantasting door schimmels, in bewortelingsdiepte, in voorkeur voor verschillend substraat en in voorkeur voor verschillende N-verbindingen.
Uit de bemestingsproef blijkt dat N een beperkende faktor is in het Plantagini-Limonietum bij transekt 18 en P niet. De biomassatoename van P. maritima bij toevoeging van N is groter dan die van L. vulgare.
Uit de groeiproeven in de kas komt naar voren dat de RGR van P. maritima en L. vulgare daalt bij toenemende zoutkonsentratie. P. maritima heeft een grotere RGR dan L. vulgare bij lage zoutkonsentraties. De groei van P. maritima

bij oplopend zoutgehalte wordt sterker geremd dan bij L. vulgare.
Uit een beperkte konkurrentieproef blijkt dat P. maritima het bij lagere zoutgehalten beter doet dan L. vulgare en het vermoeden bestaat dat dit bij hogere zoutkonsentraties juist omgekeerd zal zijn. De N-opname en de biomassatoename worden even sterk geremd bij toenemende zoutkonsentratie.
Op kleine schaal in ruimte (lokaal) en tijd (enkele seizoenen) kan L. vulgare een groter aandeel in de vegetatie krijgen doordat deze soort sneller opengevallen plaatsen kan bezetten dan P. maritima. L. vulgare heeft meer een guerilla-groeivorm en P. maritima meer een falanx-groeivorm. Op lange termijn (tientallen jaren) en op grote schaal (de Boschplaat ten zuiden van de Stuifdijk) is het onvermogen van P. maritima om te kiemen en te verjongen, veroorzaakt door milieufaktoren als overstroming, opslibbing en zoutgehalte de bepalende faktor voor het afnemen van het aandeel van deze soort in de vegetatie ten opzichte van L. vulgare.
In de diskussie wordt ingegaan op de levenscyclus van beide soorten, op kriteria voor schaal in ruimte en tijd en op de vraag wat een plantengemeenschap is. Tenslotte wordt de schijnbare tegenstelling tussen natuurwetenschap en natuurbeleving aangestipt.

SUMMARY

During the summer of 1980 research was done on interactions between Limonium vulgare Mill. and Plantago maritima L. on the Boschplaat salt marsh on the Frisian island of Terschelling, the Netherlands.
Possible interactions were studied by replacement experiments according to methods of De Wit (1960) and by sampling undisturbed vegetations in areas north of the 'Eerste Duintjes' (transect 18), on the westbank of the 'Eerste Slenk' (transect 10), north of the 'Eerste Slenk' (post 20) and on the beachplain north of the 'Stuifdijk' near post 27-20.
The results of this research project are connected with results of a 30 year vegetation succession research in the same transects and with research on the relations between environmental fluctuations and vegetation pattern in these transects.
Environmental factors were traced that are estemed responsible for the observed changes in the ratio in which L. vulgare and P. maritima appear in the different plant communities. To trace these factors fertilization and germination experiments were layed out in the field and growth, competition and germination experiments were done in the glass-house.
In the Plantagini-Limonietum plant community (PL) at transect 18 there are indications during the summer of 1980 of niche differentiation at three height levels (NAP = New Amsterdam Level):

- in the 'sociation with P. maritima' (highest level) P. maritima has a higher cover percentage than L. vulgare.
- in the 'sociation with L. vulgare' (lowest level) it is the other way around.
- in the PL (medium level) there is niche differentiation with a frequency dependent quality (S-shaped curves).

Interactions between both species in the transects are described according to three models, that show different measures of niche differentiation.
Mechanisms causing niche differentiation between both species can be: differences in growth rhythm, in salt tolerance, in rooting depth, in preference of types of substrate and types of nitrogen, in morphology, in mycorrhizae and diseases.
The fertlization experiment shows nitrogen as a growth limiting factor and phosphate not as a growth limiting factor in the PL at transect 18.
The results of the growth experiments in the glass-house show that the RGR of both species decrease when the salt content of the solution increases. P. maritima has a higher RGR than L. vulgare at lower salt concentrations. Growth

of P. maritima at higher salt contents is diminished to a higher degree than growth of L. vulgare.

The competition experiment shows that P. maritima is a stronger competitor than L. vulgare when the salt content is low. It is supposed that this is the other way around when the salt concentrations are high. The nitrogen content of the rosettes is hardly influenced by the salt content of the solution.

On a small scale in space (local) and time (some seasons) L. vulgare can achieve a bigger portion in vegetation than P. maritima by occupying faster open sites. L. vulgare has a guerilla strategy and P. maritima has a phalanx strategy.

On a large scale in space (the Boschplaat salt marsh south of the 'Stuifdijk') and time (decades) the impossibility for P. maritima to germinate and to rejuvenate, caused by environmental factors like flooding, silt and salt, is determining for the decrease in the portion of this species during vegetation succession compared with L. vulgare.

In the discussion the life cycle of both species, criteria for scale in space and time and the question what a plant community is, are discussed. Finally the apperent contrast between science and experience of nature are glanced at.

1. INLEIDING

1.1. Geschiedenis van de Boschplaat.

Tot ongeveer 1930 was de Boschplaat (fig. 1) een onbegroeide zandplaat met daarop aan de zuidkant de Eerste, Tweede, Derde, Vierde en Amelander Duintjes, die alle begroeid waren. Om het eiland Terschelling aan de oostkant te beschermen tegen afkalving en overstroming werd in 1929 door Rijkswaterstaat een stuifdijk aangelegd vanaf paal 20 in de richting van de Eerste Duintjes. Deze stuifdijk voldeed niet omdat opstuiving afhankelijk was van de weinig voorkomende oostenwinden: hij bleef te laag en brak op verschillende plaatsen door.
Tussen 1931 en 1937 werd de grote Stuifdijk aangelegd naar de Amelander Duintjes aan de noordkant van de Boschplaat. Door de gunstige ligging ten opzichte van de windrichting en heersende zeestromingen vond er opstuiving plaats.
Sinds de aanleg van de Stuifdijk wordt de Boschplaat alleen nog overstroomd vanuit de Waddenzee via de slenken tussen de duinkomplexen. Hierdoor vindt slibafzetting plaats in het rustiger water, afgewisseld met zandlagen afkomstig van weggewaaid zand van de Stuifdijk en de Duintjes. Deze opslibbing en overstuiving wordt bevorderd door een zich ontwikkelende vegetatie die slib en zand invangt. Aan de west- en zuidkant van de Boschplaat is tot nu toe meer slib afgezet dan aan de oost- en noordkant.
Vanaf ongeveer 1960 vindt primaire duinvorming plaats ten noorden van de Stuifdijk. Tussen de Stuifdijk en de primaire duintjes is een strandvlakte ontstaan (Westhoff,1947; Ketner, 1972; Visser, 1979).
Een beschrijving van de zich ontwikkelende vegetatie op de Boschplaat is gemaakt door Westhoff (1947).

In 1953 en 1954 zijn door Westhoff, Van Leeuwen en Mörzer Bruijns op drie verschillende plaatsen op de Boschplaat transekten uitgezet, loodrecht op de vegetatiezonering, met een duidelijke milieugradiënt. Het doel hiervan was het volgen van vegetatieveranderingen in de tijd onder invloed van veranderende milieu-omstandigheden. Daartoe zijn deze transekten gedurende de afgelopen 30 jaar min of meer regelmatig opgenomen.
In de periode van 1978 tot 1981 heeft Drs. A. J. M. Roozen BION-promotieonderzoek in twee van deze transekten (transekt 18 en 10) gedaan naar het verband tussen de milieudynamiek en de ruimtelijke variatie (patroondiversiteit van de vegetatie).

In het kader hiervan is in 1979 het vegetatiepatroon en de ruimtelijke variatie van milieufaktoren beschreven (Don et al., 1981). Bovendien zijn de vegetatie-opnamen van de afgelopen 30 jaar verwerkt en de ontwikkeling van de vegetatie beschreven.
In 1980 is dit onderzoek in deze twee transekten voortgezet met de beschrijving van het vegetatiepatroon en het verloop van verschillende milieufaktoren binnen één groeiseizoen en is het vertikale patroon van de vegetatie zowel onder- als bovengronds bestudeerd.

1.2. Beschrijving van de onderzoeksgebieden.

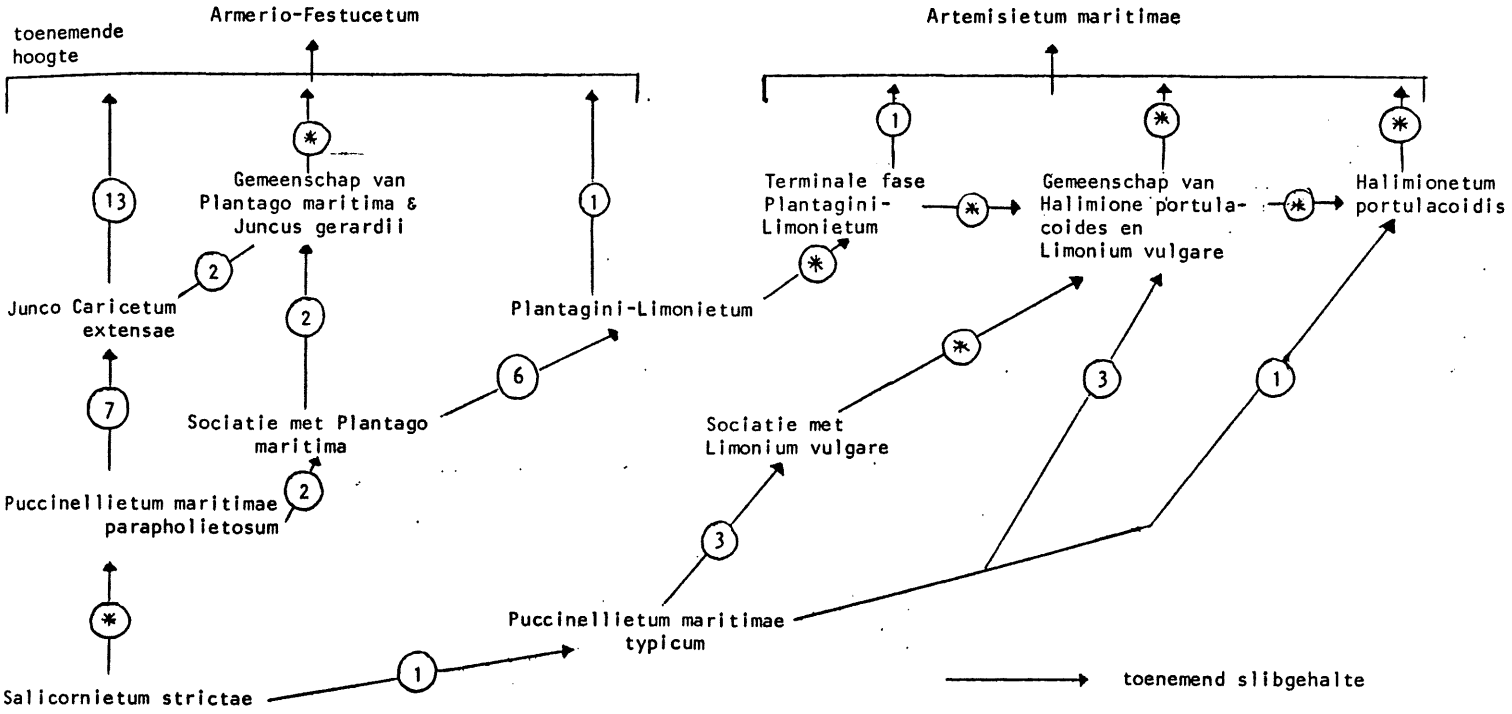
1.2.1. Terreinbeschrijving.

Het eerste terrein (transekt 10) ligt aan de westkant van de Eerste Slenk, net buiten het hek van de Groede (fig. 1). Dit terrein loopt min of meer op en wordt regelmatig overstroomd. Er zijn weinig of geen drempels in het terrein, waardoor het water nauwelijks blijft staan na overstroming. Hierdoor is een sliblaag ontstaan van 10-20 cm (fig. 2).
Het tweede terrein (transekt 18) ligt ten noorden van de Eerste Duintjes ter hoogte van paal 21-60 (fig. 1). Dit terrein ligt tussen de duinkomplexen en de Stuifdijk. Het wordt onregelmatig overstroomd via de slenken tussen de duinkomplexen, alleen bij hoge vloeden, vooral in de winter. De opslibbing gebeurt hier langzaam (5-10 cm dik, fig. 3). Het water blijft na een vloed lang staan (tot 2 weken) en gedurende droge zomermaanden kan een hoge zoutkonsentratie in het bodemvocht ontstaan. Ook regenwater kan lang blijven staan. Deze verschijnselen kunnen tot extreme omstandigheden leiden.
Het derde gebied is de strandvlakte ten noorden van de Stuifdijk bij paal 27 (fig. 1). Dit terrein wordt alleen nog bij zeer hoge vloeden vanuit de Noordzee overstroomd en er heeft nauwelijks opslibbing plaatsgevonden (fig. 4). Hier speelt zich in grote lijnen dezelfde vegetatie-ontwikkeling af als op de zandige Boschplaat.
Het vierde gebied ligt ten noorden van de Eerste Slenk, ter hoogte van paal 20. Hier ligt een gebied met een Plantagini-Limonietum vegetatie die onderzocht is door Dr. P. Ketner van 1968 tot 1970 (het PK-gebied, Ketner, 1972).

1.2.2. De ontwikkeling van de vegetatie van de transekten 10 en 18 op de Boschplaat gedurende de afgelopen 30 jaar.

De transekten 10 en 18 zijn verdeeld in permanente kwadraten die overeenkomen met de grenzen (zonatie) tussen de plantengemeenschappen in 1953. In de jaren vijftig zijn deze kwadraten een aantal keer opgenomen, evenals in de jaren zestig. Daarna alleen nog in 1979.
Grofweg komen in het lagere gedeelte van transekt 10 plantengemeenschappen voor als het Halimionetum portulacoidis (Hp), het Artemisietum maritimae (Am) en het Plantagini-Limonietum (PL), terwijl in het hoger gelegen deel het Armerio-Festucetum (AF) voorkomt. In het lagere deel van transekt 18 bevindt zich het PL, in het hogere deel het AF en het Juncetum gerardii (Jg). Voor een beschrijving van de synoecologie van vegetatietypen op de Boschplaat wordt verwezen naar bijlage 1.
Uit de opnamen van de afgelopen 30 jaar, aangevuld met literatuurgegevens, komt het volgende beeld naar voren van de vegetatie-ontwikkeling en de suksessiereeksen in de transekten, afhankelijk van de hoogte boven NAP in samenhang met de slibfraktie van de bodem (fig. 1.1; schema Don et al., 1981)

Fig. 1.1 *Successieschema van de verschillende vegetatietypen.*
(3) = aantal maal dat deze overgang heeft plaatsgevonden
(*) = niet waargenomen overgang, maar wel te verwachten



Het linker deel geeft de ontwikkeling van de haliene zandserie weer, het rechter deel die van de haliene slibserie. Het gebied van transekt 18 ontwikkelt zich voornamelijk volgens de zandserie, terwijl door een langzaam voortgaande opslibbing er ook overgangselementen naar de slibserie aanwezig zijn, zoals het PL en op wat lager gelegen delen de sociatie (eenheid van de Skandinavische school, gebaseerd op het voorkomen van dominante soorten in alle vegetatielagen) met L. vulgare. In dit lager gelegen deel heeft P. maritima altijd een geringe bedekking gehad en dit zal wel zo blijven (fig. 5). Dit in tegenstelling tot het hoger gelegen deel van het PL waar P. maritima zelfs voorkomt als de sociatie met P. maritima. Het zand van de duinvoet, een dunne sliblaag en zoet kwelwater uit het duin bieden de mogelijkheid dat P. maritima hier een hoge bedekking weet te handhaven, terwijl L. vulgare in bedekking toeneemt door het opslibbingsproces (fig. 5).

Het gebied van transekt 10 heeft een andere ontwikkeling doorgemaakt. Dit terrein wordt vaker overstroomd en er wordt meer slib afgezet. De haliene zandserie is al in de terminale fase van het PL of al in het AF gekomen, terwijl in de lager gelegen delen de ontwikkeling volgens de haliene slibserie verloopt. Dit is ook duidelijk te zien aan het verloop van de bedekking van L. vulgare en P. maritima in dit gebied (fig. 6). In de zich nu in de lager gelegen delen ontwikkelende plantengemeenschappen zal P. maritima niet voorkomen.

De vertikale pijlen in de meest linkse kolom in fig. 1.1 hoeven niet noodzakelijkerwijs te betekenen dat deze vegetatietypen uit elkaar ontstaan. Ze kunnen ieder afzonderlijk, evenals het Puccinellietum maritimae typicum (Pmt), als pioniervegetatie ontstaan afhankelijk van de heersende omstandigheden. Bij de overgang van het Salicornietum strictae (Ss) naar het Puccinellietum maritimae parapholietosum (Pmp) speelt overstuiving een rol, bij die van het Pmp naar het Junco-Caricetum extensae (JCe) ontzilting door neerslag.

De sociatie met L. vulgare komt in transekt 18 vooral voor in kommen, terwijl P. maritima op 'bulten' voorkomt (een scheiding van mikrohabitat). L. vulgare is de dominerende soort.

De sociatie met P. maritima heeft als dominerende soort P. maritima var. leptophylla. De sociatie ontstaat uit het Pmp en gaat onder invloed van opslibbing over in het PL op de lage kwelder. Op de hogere gedeelten gaat de sociatie over in de gemeenschap van P. maritima en Juncus gerardii.

De gemeenschap van Halimione portulacoides en L. vulgare komt voor op een

dikke sliblaag doordat H. portulacoides lager gelegen gebieden koloniseert (vooral bij transekt 10).
De gemeenschap van P. maritima en J. gerardii heeft als dominerende soorten behalve deze ook Juncus maritimus. Van P. maritima komen beide variëteiten dentata (grote rechtopstaande bladeren met tanden) en leptophylla (kleine smalle bladeren met vlekken) voor. J. maritimus wijst op de invloed van zoet kwelwater uit het duin (transekt 18).
Voor meer bijzonderheden over deze plantengemeenschappen die typisch zijn voor de suksessie op de Boschplaat wordt verwezen naar Don et al. (1981).

Het PL vormt de verbinding tussen de haliene zand- en haliene slibserie. Twee stelsels van milieufaktoren, die in verband met zand, slib, hoogte boven NAP en overstroming staan, schuiven als het ware over elkaar heen en bieden soorten die min of meer daaraan gebonden zijn de mogelijkheden te kiemen en zich te vestigen.
Het PL is uitgekozen voor een gedetailleerd onderzoek van de relaties tussen L. vulgare en P. maritima vanwege het verschil tussen de stelsels van milieufaktoren waaraan deze soorten gebonden zijn en de schijnbare overeenkomst in groeivorm (allebei kloonvormende rozethemikryptofyten (overwinteringsorganen bevinden zich net op de grond) die in de winter hun blad verliezen). Bovendien wordt de vegetatie door slechts twee soorten sterk gedomineerd.
Het PL is voor het eerst beschreven door Westhoff en Segal (1961). In een aantal opnamen van 2-6 m^2 varieert de bedekking van L. vulgare van één of twee alleenstaande exemplaren met geringe bedekking tot een onbekend aantal individuen in grote groepen of klonen met een bedekking van 50-75 %.
P. maritima komt voor met één of meer alleenstaande individuen met geringe bedekking tot zeer talrijk in klein groepjes met een bedekking van 5-25 %.
De derde soort die een belangrijke rol speelde was H. portulacoides waarvan de aanwezigheid in de opnamen ongeveer dezelfde variatie vertoonde als die van P. maritima.

1.2.3 Het verloop van het aandeel van P. maritima en L. vulgare in de transekten gedurende de afgelopen 30 jaar.

Tijdens het ontstaan van een vegetatiedek op de Boschplaat was het sustraat zandig en weinig slibrijk. Uit fig. 5 en 6 blijkt dat P. maritima zich toen met grotere aantallen heeft kunnen vestigen in het gebied van transekt

10 en op de hogere delen van transekt 18 dan L. vulgare. Met de voortgaande opslibbing heeft L. vulgare zich kunnen vestigen en uitbreiden.
In transekt 10 is het aandeel (bedekkingspercentage geschat volgens de schaal van Doing Kraft (1954)) van P. maritima in de vegetatie geleidelijk aan afgenomen, terwijl dat van L. vulgare is toegenomen. Afhankelijk van plaatselijke omstandigheden heeft dit geleid tot verschillende plantengemeenschappen.
In transekt 18 is het bedekkingspercentage van P. maritima of L. vulgare laag of hoog, afhankelijk van de hoogte boven NAP. De ontwikkelingen zijn in dit gebied nog niet zover voortgeschreden als in transekt 10: de lijnen van P. maritima en L. vulgare kruisen elkaar niet. Wel is er een geleidelijke toename van L. vulgare te zien.
Het grotere aandeel van P. maritima in de vegetatie tijdens de beginjaren op de Boschplaat blijkt ook uit de studie van Westhoff over de periode 1937 tot 1946 (Westhoff, 1947). De plantengemeenschappen waarin P. maritima een min of meer belangrijke rol speelt, behoren tot de haliene zandserie. Het Am heeft een tussenpositie tussen de haliene zand- en slibserie (Westhoff, 1947; Beeftink,1965; Westhoff en Den Held, 1975; Don et al., 1981) en het is de enige plantengemeenschap die in die tijd L. vulgare als karakteristieke soort heeft, wat niet wil zeggen dat L. vulgare in andere plantengemeenschappen niet voorkwam.

1.3. Probleemstelling en werkhypothesen.

Probleemstelling.

In beide transekten liggen van laag naar hoog op de kwelder plantengemeenschappen in zones ten opzichte van elkaar (zonering is de ruimtelijke gedifferentieerdheid van de vegetatie in zones of gordels). Met name in het gebied van transekt 18 komen L. vulgare en P. maritima van laag naar hoog in verschillende verhoudingen voor, vooral in de opeenvolgende plantengemeenschappen: de sociatie met L. vulgare, het PL en de sociatie met P. maritima.
De probleemstelling die dit onderzoek wil belichten is: welke faktoren bepalen de zonering in de vegetatie, toegespitst op het voorkomen van L. vulgare en P. maritima?

Werkhypothesen.

Deze probleemstelling heeft tot de algemene werkhypothese geleid dat het

naast elkaar voorkomen en veranderingen in de verhouding waarin L. vulgare en P. maritima voorkomen, het gevolg is van konkurrentie tussen beide soorten. Milieufaktoren als overstroming, bodemeigenschappen en daarmee samenhangende faktoren zouden de ligging van de konkurrentieverhouding sterk beinvloeden.

Voor de verschillende gebieden op de Boschplaat en voor het PL in transekt 18 zijn de volgende hypothesen opgesteld:

1. Transekt 18:
   a. Op het hoger gelegen deel van het PL (sociatie met P. maritima) is P. maritima de verdringende soort.
   b. Op het lager gelegen deel (sociatie met L. vulgare) is L. vulgare de verdringende soort.
   c. In het hiertussen gelegen gedeelte heerst een evenwicht tussen beide soorten.
2. Transekt 10:
   L. vulgare is de verdringende soort ten opzichte van P. maritima.
3. Strandvlakte:
   De milieu-omstandigheden zijn in dit gebied zodanig dat P. maritima zich eerder en vooral in grotere aantallen vestigt dan L. vulgare.

Deze hypothesen worden getoetst met behulp van het model van De Wit (1960) en daaraan verwante modellen om konkurrentie te kunnen kwantificeren. Daarnaast is de kieming en vestiging van L. vulgare en P. maritima bestudeerd. Geprobeerd is de verdringing bevorderende of vertragende processen in samenhang met de eigenschappen van beide soorten aan te wijzen. Tenslotte is geprobeerd aan te geven welke milieu-omstandigheden er toe hebben geleid dat de veranderingen in voorkomen van P. maritima en L. vulgare op de Boschplaat gegaan zijn zoals ze gegaan zijn en waarvan de huidige situatie het voorlopige resultaat is.

Het doel van dit onderzoek is een beter inzicht te krijgen in de invloed van milieu-omstandigheden op de ontwikkeling en veranderingen in plantengemeenschappen in het algemeen en met name op de kensoorten. Dit zal kunnen bijdragen tot een beter beheer van plantengemeenschappen.

Een tweede doelstelling is om het model van De Wit, dat uit de landbouw stamt, te toetsen in ingewikkelder, natuurlijke oecosystemen en zodanig te verbeteren en uit te breiden om het toepasbaar te maken voor natuurlijke oecosystemen.

1.4. Aanpak van het onderzoek.

In de buurt van de onderzoeksgebieden van Roozen (transekt 18, 10 en de strandvlakte) zijn transekten uitgelegd, waarlangs door steekproefsgewijze bemonstering eigenschappen van L. vulgare en P. maritima in de elkaar opeenvolgende vegetatietypen zijn bepaald (bijv. de rozetdichtheid en de biomassa per oppervlakte-eenheid).
Tegelijkertijd zijn milieufaktoren als hoogte boven NAP, sliblaagdikte en overstromingseigenschappen langs de transekten gemeten.
Uit de vegetatiekundige opnamen van transekt 18 en 10 over de afgelopen 30 jaar is het verloop van de bedekkingspercentages van L. vulgare en P. maritima in de tijd afgeleid (fig. 5 en 6).
Op verschillende manieren is een poging gedaan om konkurrentie te kwantificeren:

1. In ongestoorde vegetaties is geprobeerd de bovengrondse biomassa van L. vulgare en P. maritima in verband te brengen met de aantallen rozetten van beide soorten.
2. Door het wegsnijden van rozetten van beide soorten is een vervangingsreeks gevormd met verschillende samenstelling en dezelfde totale rozetdichtheid (De Wit, 1960) en via periodiek oogsten is geprobeerd het verloop van de groei en de konkurrentie gedurende het groeiseizoen te volgen.

Daarnaast is een kiemingsproef gedaan om na te gaan hoe belangrijk kieming en vestiging is voor de ontwikkeling en verandering die plaatsvinden in de vegetatie (Harper, 1977; hoofdstuk 5).
Tevens zijn bij transekt 18 een bemestings- en een bevloeiingsproef gedaan om beperkende faktoren voor de groei op te sporen. Tenslotte zijn ook groei- en konkurrentieproeven uitgevoerd in de kas onder konstante omstandigheden voor het bepalen van soortspecifieke eigenschappen van L. vulgare en P. maritima.

2. METHODE

2.1. Metingen van enkele milieufaktoren.

Als belangrijke milieufaktoren in dit oecosysteem zijn overstromingsfrekwentie en -duur, hoogteverschillen en sliblaagdikte gemeten.
In de gebieden van transekt 18 en 10 zijn registratie-apparaten voor de waterstanden in de wateraanvoerwegen geplaatst, in het kader van het BION-onderzoek. Deze apparaten waren geijkt, zodat van iedere vloed de NAP-hoogte bekend is. Voor de werking van deze apparaten wordt verwezen naar Don et al. (1981).
Langs de transekten zijn per meter de sliblaagdikte en de hoogte boven NAP gemeten (fig. 2 t/m 4, 7 en 9)
Uit de overstromingsgegevens zijn faktoren als overstromingsduur en -frekwentie per plantengemeenschap berekend (tabel 1 en 2, fig. 8 t/m 10).
De onderlinge samenhang van overstromingseigenschappen, sliblaagdikte en hoogte boven NAP zijn aangegeven in fig. 7 en 9.

2.2. Aangelegde proefvlakken bij transekt 18.

In de omgeving van transekt 18 is een gebiedje van voldoende grote oppervlakte en met op het oog een homogene samenstelling uitgezocht, waarin de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare voorkwamen. Het werd ingedeeld in drie hoogteniveaux (hoog(H), midden (M), en laag (L)). Als 'planteenheid' is een rozet genomen, die beschouwd wordt als de funktionele eenheid van kloonvormende planten (Harper en White, 1974).

Aangebrachte dichtheden.

Op de verschillende hoogteniveaux zijn mono- en mengkulturen van beide soorten aangelegd volgens het vervangingsprincipe (De Wit, 1960). Een cirkelvormig proefvlak (1/8 m^2) werd in tweeën gedeeld en gescheiden door het ondergrondse stelsel van wortelstokken door te snijden. Dit is ook rond het proefvlak gedaan, zodat geen transport van assimilaten en voedingsstoffen naar buiten en naar binnen zou plaatsvinden.
Het aantal rozetten van beide soorten per oppervlakte-eenheid (1/16 m^2) was hoog en onregelmatig. Door rozetten weg te snijden zijn mono- en mengkulturen gemaakt met een bekend aantal rozetten. In de sociatie met P. maritima (hoge niveau) is een verhouding in aantallen rozetten van L. vulgare en

P. maritima per 1/16 m^2 van 1:5 aangehouden, dwz. één rozet van L. vulgare wordt vervangen door 5 rozetten van P. maritima. In het PL en de sociatie met L. vulgare (midden en lage niveau) was deze verhouding 1:3. Voor een standdichtheidsproef werden er op ieder hoogteniveau proefvlakken met een lage dichtheid (20 rozetten van beide soorten) aangelegd. De aantallen rozetten van beide soorten bij aanleg in mono- en mengkultuur op de drie hoogteniveaux staan in tabel 1.1.

Tabel 1.1 Aantallen rozetten van L. vulgare en P. maritima bij aanleg in mono- en mengkultuur met hoge (h) en lage (l) dichtheid in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L).

	L. vulgare		P. maritima		L. vulgare/P. maritima		
	h	l	h	l			
H	52	20	260	20	44/220		
M	52	20	160	20	16/144	40/120	80/80
L	52	20	160	20	40/120		

Zoals uit de aantallen rozetten in megkultuur blijkt is er een fout met de vervanging gemaakt. De vervanging is niet volledig.
Alle kulturen en dichtheden werden in viervoud aangelegd (totaal 204 proefvlakken) en ze zijn in mei, juli en september 1980 at random geoogst.

Waarnemingen.
Het aantal (wegens tussentijdse sterfte en regeneratie) en het drooggewicht van rozetten en bloeistengels per proefvlak is bepaald.
Het wortelprofiel van L. vulgare en P. maritima is bepaald aan de hand van de drooggewichten van wortelstokken, wortels en worteltjes (+ humusdeeltjes). De wortelmonsters zijn genomen met een wortelboor in juli, alleen op het middenniveau. Deze werden gedroogd en de wortels zijn later met water en natriumpyrofosfaat (Ketner, 1972) uitgespoeld, waarna de worteldelen uitgezeefd werden met een 0.1 mm zeef. De wortels van beide soorten werden gescheiden in wortelstokken, wortels en worteltjes. Van de worteltjes werd door middel van een steekproef met een binoculair de verhouding van L. vulgare en P. maritima wortels bepaald. De drooggewichten zijn gescheiden naar soort en naar zand- en sliblaag. Hetzelfde is gedaan bij transekt 10 bij wortelmonsters die genomen zijn in het PL terminale fase.
Op ieder oogsttijdstip zijn in ieder proefvlak drie bodemmonsters van de slib- (0-5 cm) en de zandlaag (10-15 cm) genomen. Van deze drie monsters

is naar laag een mengmonster gemaakt. Een deel van deze mengmonsters is gedroogd bij 105°C voor de bepaling van het vochtgehalte. Een ander gedeelte werd gedroogd bij 40°C en bewaard voor een chemische analyse.

Chemische analyse.

Het gedroogde plantenmateriaal (24 uur bij 70°C) van vier proefvlakken werd gemengd en van enkele mengmonsters per oogsttijdstip is een chemische analyse gemaakt. In het gedroogde plantenmateriaal zijn de gehalten aan K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, N, Cl^-, P en S bepaald, als daar voldoende droge stof voor aanwezig was. De gehalten zijn bepaald volgens methoden van het chemisch laboratorium van het CABO.

De grondmonsters van slib- en zandlaag van de vier herhalingen zijn twee aan twee samengevoegd, fijngestampt en de worteldelen er uit gezeefd. Het monster is gehomogeniseerd en 2 g is gesuspendeerd in 100 ml bidest. Daarna zijn ze 2 uur geschut in gejodeerde potten om een waterextraktie te krijgen. De bodemdeeltjes werden afgecentrifugeerd en in het extrakt werden door middel van een auto-analyser de ionenkonsentraties bepaald van Na^+, K^+, PO_4^{3-}, NH_4^+, NO_3^--NO_2^- en Cl^-. Voor de principes van de bepalingen wordt verwezen naar Don et al. (1981).

2.3. Bemonstering van ongestoorde vegetaties bij transekt 18, 10, de strandvlakte en het PK-gebied.

De bemonstering van ongestoorde vegetaties is om de volgende redenen uitgevoerd:

- Om een karakterisering te kunnen geven van het voorkomen van *L. vulgare* en *P. maritima* in verschillende gebieden op de Boschplaat langs een gradiënt.
- Om de hypothesen (hoofdstuk 1.3) voor deze gebieden te toetsen.
- Omdat de uitkomsten uit de aangelegde proefvlakken in grote mate bepaald konden zijn door de verstoring, veroorzaakt door het wegsnijden van rozetten. En omdat rozetten dood gingen als gevolg van de droogte en het oplopende zoutgehalte in de bodem gedurende de maand mei.
- Om de fouten (onvolledige vervanging) die gemaakt zijn bij de aangelegde proefvlakken enigszins te kunnen herstellen.

In bijna alle vegetatietypen van de transekten zijn éénmalig 15 vakjes van 10x10 cm geoogst, door drie maal 1/4 m^2 uit te zetten in representatieve delen van ieder vegetatietype. Uit iedere 1/4 m^2 zijn at random 5 vakjes ge-

kozen en geoogst.
Omdat de nadruk op de sociatie met L. vulgare en de sociatie met P. maritima ligt, zijn bij transekt 18 in deze vegetatietypen 70 resp. 55 vakjes geoogst. Bij transekt 10 zijn in het PL terminale fase 50 vakjes en in het PL in het PK-gebied 30 vakjes bemonsterd.
Alle soorten binnen een vakje werden geoogst. Daarvan zijn steeds het aantal funktionele eenheden (individuen bij éénjarigen, rozetten bij L. vulgare en P. maritima en spruiten bij grassen) en het drooggewicht bepaald.

2.4. Aanvullende proeven.

2.4.1. Bemestingsproef bij transekt 18.

Uit de literatuur is bekend dat N een beperkende faktor kan zijn op de kwelder (Jefferies, 1977; Jefferies en Perkins, 1977). Om een indruk te krijgen of dit op de Boschplaat ook het geval is, is bij transekt 18 een bemestingsproef uitgevoerd, waarbij ook P_2O_5 gebruikt is.
Op het hoge niveau (sociatie met P. maritima) en het lage (sociatie met L. vulgare) zijn in duplo voor drie behandelingen (blanco, N- en P-bemesting) en twee oogsten cirkelvormige proefvlakken van 1/8 m^2 uitgezet, waaruit alle soorten behalve P. maritima en L. vulgare verwijderd zijn. De gebruikte kunstmest was KAS (26 % N) en Superfosfaat (18.5 % P_2O_5). De stikstof- en fosfaatgift waren resp. 70 kg/ha (omgerekend naar N) en 50 kg/ha (omgerekend naar P_2O_5). De kunstmestkorrels zijn opgelost in bidest en over de vegetatie gespoten (bladbemesting). Door rondom de proefvlakken de rhizoomstelsels door te snijden is lateraal transport van voedingsstoffen zoveel mogelijk tegengegaan. De proef is ingezet op 10 juli en de proefvlakken zijn geoogst op 17 augustus en 10 september 1980.

2.4.2. Water als beperkende faktor bij transekt 18.

Op drie hoogteniveaux is een oriënterende irrigatieproef met zoet en zout water gedaan. Hiervoor werden plastic ringen van 30 cm hoog ongeveer 15 cm in de grond geduwd en werden rondom de wortelstokstelsels doorgesneden. Binnen de ringen zijn alle soorten behalve L. vulgare en P. maritima verwijderd. Zo vaak als mogelijk was gedurende het groeiseizoen werd de ring op het lage niveau besproeid met een halve liter kraanwater, die op het hoge niveau met een halve liter zeewater, terwijl de ring op het middenniveau

een kwart liter van beide kreeg.

Deze proef begon op 30 april en de soorten binnen de ringen zijn geoogst op 5 september 1980, waarna het drooggewicht bepaald is. Tegelijkertijd zijn vlak naast de met water behandelde ringen onbehandelde proefvlakken (1/8 m^2) geoogst.

2.4.3. Kiemingsproef in het veld.

Er is een oriënterende kiemingsproef gedaan om te zien of veranderingen in de verhouding waarin L. vulgare en P. maritima samen in verschillende vegetatietypen voorkomen, te verklaren zijn uit verschijnselen die zich afspelen in de kiemings- en vestigingsfase van beide soorten.

De hypothese die getoetst is luidt: P. maritima kiemt op zand en niet op slib. Deze hypothese is gebaseerd op de massale vestiging van P. maritima zo'n 30 tot 40 jaar geleden en op de afwezigheid van kiemplanten ten zuiden van de Stuifdijk. Op de strandvlakte werden wel kiemplanten van P. maritima aangetroffen. Deze proef is uitgevoerd met zaad van P. maritima bij transekt 18 en op de strandvlakte.

In cirkelvormige proefvlakken van 1/8 m^2 werd alle bovengrondse vegetatie verwijderd. Bij transekt 18 is dit gedaan in de sociatie met P. maritima (hoge niveau) en in de sociatie met L. vulgare (lage niveau), op de strandvlakte in een hoger gelegen begroeid en een lager onbegroeid gebiedje.

Bij transekt 18 werden 8 proefvlakken op ieder hoogteniveau aangelegd, waarvan bij twee de sliblaag werd verwijderd en vervangen door een zoveel mogelijk intakt gelaten even dikke zandlaag. Per proefvlak werden 100 zaden gezaaid, in of op het substraat (in duplo).

Op de strandvlakte werden in ieder gebiedje 4 proefvlakken aangelegd met dezelfde behandelingen.

Het zaad was afkomstig van de Kwade Hoek (Goeree) en in 1979 verzameld. Deze proef is ingezet op 7 augustus 1980. Na twee weken is het kiemingspercentage bepaald.

2.4.4. Kiemingsproef in het laboratorium op een waterpotentiaalgradiënt.

Naar voorbeeld van Boorman (1968) werden zaden van L. vulgare en P. maritima te kiemen gelegd in petrischalen op filtreerpapier, dat vochtig gemaakt was met oplossingen van verschillende NaCl- en polyethyleenglycol (PEG) konsentraties. PEG is toegepast om een onderscheid mogelijk te ma-

ken tussen een osmotisch en een toxisch effekt van NaCl op de kieming. De zaden die te kiemen zijn gelegd bij de hogere NaCl- en PEG-konsentraties (tweede serie) zijn ontsmet met thiram (1.5 g/kg zaad) om schimmelvorming in de petrischalen te voorkomen.
Van beide soorten werden 40 zaden in een petrischaal gelegd bij verschillende NaCl- en PEG-konsentraties (NaCl: 0, 50, 100, 150, 200, 300, 400, 600 (zeewaterkonsentratie), 800, 1000, 1500 en 2000 mMol/l; PEG: 0, 50, 100, 150, 200, 300, 1000 en 2000 mMol/l). Alle behandelingen waren in tweevoud. De petrischalen zijn weggezet in een klimaatcel bij 20°C en 16 uur licht. Verdampt water is steeds met gedestilleerd water aangevuld.
Regelmatig werden de gekiemde zaden (zaadlobben of worteltje zichtbaar) geteld en uit de petrischalen verwijderd.

2.4.5. Groeiproef met kiemplanten in de kas.

Proefopzet.

Om soortspecifieke eigenschappen vast te stellen zijn als aanvulling op de veldproeven groeiproeven gedaan in de kas onder optimale voedingsomstandigheden bij verschillende zoutkonsentraties.
De kiemplanten van L. vulgare en P. maritima werden uit zaad verkregen dat te kiemen was gelegd in een klimaatkamer (20°C, RH 70 %, daglengte 16 h).
Kiemplanten van gelijke grootte werden met een schuimrubbertje vastgezet op een PVC-plaat en op een emmer met Steiners voedingsoplossing (Relou, 1980) geplaatst. De voedingsoplossing werd doorlucht.
De groeiproef is gedaan in september 1980 met de zoutkonsentraties 0, 200 en 400 mMol/l (Relou, 1980) en in december 1980 met de konsentraties 0, 600 en 800 mMol NaCl/l. Om een te grote osmotische schok te voorkomen werd per dag een hoeveelheid zout van 100 mMol/l toegevoegd.
Om optimale groei-omstandigheden te bewerkstelligen zijn de voedingsoplossingen regelmatig ververst en is om intraspecifieke konkurrentie te vermijden snel achter elkaar een aantal keren geoogst. In december is de daglengte met kunstlicht op 16 h gehouden.
Verspreid over 3 weken is 5 maal geoogst, alle potten in duplo. Bij alle zoutkonsentraties waren 8 potten met 10 planten (1^{e} en 2^{e} oogst) en 12 potten met 5 planten (3^{e}, 4^{e} en 5^{e} oogst). In december moest er door gebrek aan planten verspreid over 5 weken 5 maal geoogst worden. Per oogst waren er 5 (1^{e} en 2^{e} oogst) of 4 planten (3^{e}, 4^{e} en 5^{e} oogst). In deze proef is alleen sprake van monokulturen.

Metingen.

Van beide soorten is het drooggewicht bepaald van spruit, wortel en eventueel bloeistengels en zijspruiten. Van L. vulgare is het bladoppervlak gemeten en het drooggewicht van de wortelstokken. Bij de proef in december werd ook bij P. maritima het bladoppervlak gemeten. Al het plantmateriaal is gedurende 24 h in een droogstoof bij 70 ^{o}C gedroogd.
Met behulp van deze bepalingen zijn de RGR, NAR, LAR, FSR en de spruit-wortelverhouding berekend (zie voor verklaring van deze grootheden hst. 2.5.4).

2.4.6. Konkurrentieproef met kiemplanten in de kas.

Proefopzet.

Deze proef is opgezet volgens het vervangingsprincipe (De Wit, 1960) met mono- en mengkulturen (50/50 mengsel) bij dezelfde zoutkonsentraties als in de groeiproef.
Bij 0 en 200 mMol NaCl/l waren 18 potten met 8 planten (2 mono- en 1 mengkultuur) voor 2 oogsten, bij 400 mMol NaCl/l waren 9 potten met 8 planten voor 1 oogst. Alle oogsten waren in drievoud.
Ook is geprobeerd N beperkend te laten zijn door halverwege de proef de volledige Steiner voedingsoplossing te vervangen door een voedingsoplossing zonder N. De verwachting was dat er soortspecifieke verschillen zouden bestaan wat betreft de opname van N en dat de opname afhankelijk zou zijn van de zoutkonsentratie. Er zou pas geoogst worden als de planten bij een bepaalde zoutkonsentratie vergeling gingen vertonen wijzend op N-gebrek. Potten bij een verschillende zoutkonsentratie werden niet meer op hetzelfde tijdstip geoogst, maar de mono- en mengkulturen van één zoutkonsentratie wel.
Bij 200 en 400 mMol NaCl/l duurde het lang voordat N- gebrek optrad. De planten zijn na 6 tot 7 weken geoogst zonder dat vergeling zichtbaar was.
In december 1980 waren de proefomstandigheden ongunstiger dan in september (zoutkonsentraties 600 en 800 mMol/l). Bovendien was N vanaf het begin een beperkende faktor. Al deze omstandigheden bij elkaar veroorzaakten sterfte door verdroging bij P. maritima. Daarom is dit onderdeel mislukt.

Metingen.

Van L. vulgare en P. maritima zijn de drooggewichten, het bladoppervlak en de gehalten van N, Na^{+} en K^{+} in de spruit bepaald.

2.5. Wiskundige schatting van de konkurrentie-effekten.

2.5.1. Het konkurrentiemodel van De Wit.

Typen experimenten.

Het konkurrentiemodel van De Wit (1960) beschrijft het resultaat van konkurrentie (de resulterende opbrengst) en niet het mechanisme dat de oorzaak van een bereikte opbrengst is.

Twee soorten experimenten zijn voor de beschrijving van konkurrentie volgens dit model van betekenis:

1. Het vervangingsexperiment (aangelegde proefvlakken): uitgaande van de monokultuur van soort 1 wordt een vervangingsreeks gevormd door een aantal individuen van soort 1 te vervangen door evenveel individuen van soort 2 om zo te eindigen bij een monokultuur van soort 2. De totale dichtheid van de planten blijft gelijk.
2. Experiment met verschillende plantdichtheden van één soort. Dit wordt gedaan voor alle soorten die bij de proef betrokken zijn en er wordt op verschillende tijdstippen geoogst.

Basismodel.

Dit model veronderstelt dat k (=maat voor konkurrentie) dichtheidsafhankelijk is. Daarom wordt in vervangingsexperimenten de totale dichtheid konstant gehouden.

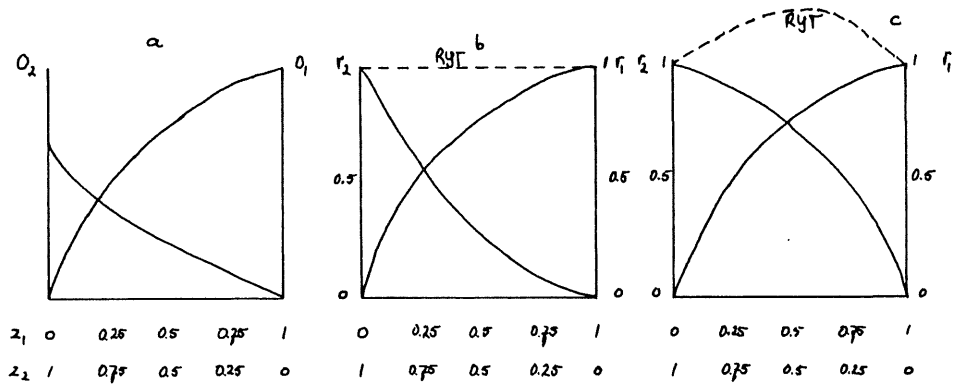


Fig. 2.1 Vervangingsdiagrammen. a. Absolute opbrengsten. b. Relatieve opbrengsten (RYT=1, geen nichedifferentiatie). c. Idem (RYT>1, nichedifferentiatie) (naar Braakhekke, 1980).

Uit proeven van het eerste type kunnen vervangingsdiagrammen opgesteld worden (fig. 2.1 a, b en c), waarbij het verband tussen opbrengst en

dichtheid van de konkurrerende soorten gegeven wordt door:

$$O_1 = \frac{k_{12}z_1}{k_{12}z_1 + z_2} M_1 \quad \text{en} \quad O_2 = \frac{k_{21}z_2}{k_{21}z_2 + z_1} M_2 \qquad (1)$$

O en M zijn de opbrengsten in resp. meng- en monokultuur in g/m^2, z is de relatieve dichtheid van soort 1 en 2 en k is de relatieve verdringingsfaktor (de mate van kromming van de kurven in het vervangingsdiagram).

De relatieve opbrengst is: $r_1 = \frac{O_1}{M_1}$ en $r_2 = \frac{O_2}{M_2}$ (2)

waarbij O en M deel uitmaken van eenzelfde vervangingsreeks.

De totale relatieve opbrengst is: $RYT = r_1 + r_2$ (3)

Vergelijking (1) geldt als gesteld wordt dat $k_{12} = 1/k_{21}$. De RYT wordt dan gelijk aan 1 verondersteld.

RYT = 1 (fig. 2.1b) lijkt een werkbare definitie van de soorten bezetten dezelfde niche (wederzijdse uitsluiting: afhankelijk van de omstandigheden verdringt de ene soort de andere).

RYT $>$ 1 (fig. 2.1c) wordt bereikt wanneer de relatieve opbrengst van beide soorten groter is als op grond van hun dichtheid zou worden verondersteld. Beide soorten betrekken dan hun benodigdheden deels uit verschillende delen van de ruimte (milieu) en hun onderlinge konkurrentie wordt verminderd. Er bestaat dan een vorm van nichedifferentiatie tussen beide soorten.

Voor meer achtergrondinformatie en toepassingen in simulatie wordt verwezen naar Van den Bergh en De Wit (1960), De Wit et al. (1960), De Wit en Goudriaan (1978), Goudriaan (1978), Van den Bergh (1968, 1979) en Spitters (1980).

2.5.2. Regressiemodellen.

Het hyperbolische model (fig. 2.2a).

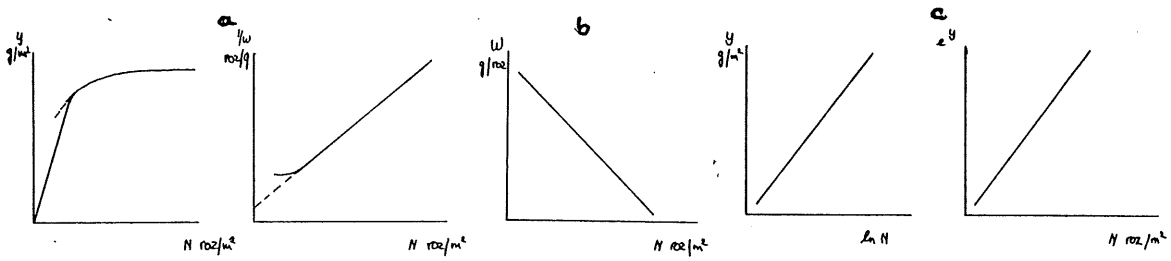


Fig. 2.2 Regressiemodellen. a. Hyperbolische model (naar Spitters, 1982). b. Lineaire model. c. Exponentiële model.

Uit proeven van het tweede type (paragraaf 2.5.1) kan het verband tussen

opbrengst en de samenstelling van de mengsels beschreven worden volgens:

$$O_1 = \frac{\beta_1 Z_1}{\beta_1 Z_1 + \beta_2 Z_2 + 1} \Omega_1 \quad \text{en} \quad O_2 = \frac{\beta_2 Z_2}{\beta_1 Z_1 + \beta_2 Z_2 + 1} \Omega_2 \qquad (4)$$

RYT is 1 wordt verondersteld als β en Ω onafhankelijk van de dichtheid gesteld worden.

β is de theoretische ruimte die een enkele rozet ongehinderd onder de heersende omstandigheden zou bezetten (dimensie: m^2/rozet).

Ω is de theoretisch maximale opbrengst onder de heersende omstandigheden bij een rozetdichtheid oneindig (dimensie: g/m^2).

Het hyperbolische verband (fig. 2.2a), beschreven door vergelijking (4) wordt gelineariseerd als volgt:

$$O_1 = \frac{\beta_1 Z_1}{\beta_1 Z_1 + \beta_2 Z_2 + 1} \Omega_1 \rightarrow O_1' = \frac{O_1}{Z_1} = \frac{\beta_1}{\beta_1 Z_1 + \beta_2 Z_2 + 1} \Omega_1 \quad \text{in g/rozet}$$

$$\rightarrow \frac{1}{O_1'} = \frac{1}{\beta_1 \Omega_1} + \frac{1}{\Omega_1} Z_1 + \frac{\beta_2}{\beta_1 \Omega_1} Z_2 \quad \left(\frac{1}{O_1'} = b_0 + b_1 Z_1 + b_2 Z_2 \right) \qquad (5)$$

Deze regressievergelijking is uit te breiden met termen voor andere soorten. De regressiekoëfficiënten (b's) hebben een zekere spreiding. De spreiding in β en Ω is groter omdat ze berekend worden uit de regressiekoëfficiënten.

In natuurlijke oecosystemen komen soorten voor in ongelijke dichtheden. In deze situaties ligt de veronderstelling voor de hand dat RYT $\neq$ 1. Hiervoor is een model ontwikkeld dat dichtheidsonafhankelijk is en de RYT niet gelijk aan 1 veronderstelt (Spitters, 1982).

Het verband tussen de reaktie van de rozetten in biomassa en de rozetdichtheid (in monokultuur) wordt dan weergegeven met de hyperbool:

$$Y = \frac{N}{b_0 + b_1 N} \qquad (6)$$

Y is de biomassa in g/m^2, N is de rozetdichtheid, b_0 en b_1 zijn konstanten. Het gemiddelde gewicht per rozet is dan:

$$W = \frac{Y}{N} = \frac{1}{b_0 + b_1 N} \quad \text{in g/rozet} \qquad (7)$$

Wordt deze vergelijking gelineariseerd dan zijn b_0 en b_1 te schatten met lineaire regressie:

$$\frac{1}{W} = b_0 + b_1 N \quad \text{in rozet/g} \qquad (8)$$

b_0 is nu de reciproke waarde van de biomassa van een geïsoleerd staande ro-

zet, b_1 is de reciproke waarde van de maximale biomassa per oppervlakte-eenheid bij rozetdichtheid oneindig. Deze lineaire regressie geldt bij intraspecifieke konkurrentie.

Voor interspecifieke konkurrentie wordt de regressievergelijking:

$$\frac{1}{W_1} = b_{1,0} + b_{1,1}N_1 + b_{1,2}N_2 \qquad (9)$$

$$\frac{1}{W_2} = b_{2,0} + b_{2,2}N_2 + b_{2,1}N_1 \qquad (10)$$

$b_{1,0}$ is de reciproke waarde van de biomassa van een geïsoleerd staande rozet. $b_{1,1}$ is een maat voor (reciproke waarde van) de intraspecifieke konkurrentie: de konkurrentiekracht die een rozet ervaart van één (of meer of minder) rozet van een soortgenoot (ook binnen een kloon). $b_{1,2}$ is een maat voor de interspecifieke konkurrentie: de konkurrentiekracht die een rozet ervaart van één (of meer of minder) rozet van een andere soort.

Vergelijking (9) en (10) zijn onafhankelijke vergelijkingen, waarbij de RYT niet gelijk aan 1 verondersteld wordt (zoals in het β-Ω-model). Vanwege de heterogeniteit van varianties rond de regressielijn is een gewogen schatting van de regressiekoëfficiënten gewenst (Spitters, 1982).

Het lineaire model (fig. 2.2b).

In het algemeen wordt een kromlijnig verband gevonden tussen de biomassa per rozet (W) en de rozetdichtheid (N): W neemt af bij toenemende N. Dit kromlijnige verband wordt ruwweg voorgesteld door een rechte lijn met als regressievergelijking:

$$W_1 = b_{1,0} + b_{1,1}N_1 + b_{1,2}N_2 \qquad (11)$$

$$W_2 = b_{2,0} + b_{2,2}N_2 + b_{2,1}N_1 \qquad (12)$$

Het exponentiële model (fig. 2.2c).

In plaats van de door De Wit voorgestelde hyperbool wordt het asymptotisch exponentiële verband tussen biomassa per oppervlakte-eenheid (Y) en rozetdichtheid (N) als uitgangspunt genomen. Dit exponentiële verband wordt gelineariseerd met de regressievergelijking:

$$e^{Y_1} = b_{1,0} + b_{1,1}N_1 + b_{1,2}N_2 \qquad (13)$$

$$e^{Y_2} = b_{2,0} + b_{2,2}N_2 + b_{2,1}N_1 \qquad (14)$$

Alle regressievergelijkingen zijn uit te breiden voor meerdere soorten.

De regressievergelijkingen worden toegepast op de vegetatietypen met meer

dan 15 vakjes bemonsterd: de sociatie met L. vulgare en de sociatie met P. maritima (transekt 18), het PL terminale fase (transekt 10) en het PL in het PK-gebied.

2.5.3. Relative Replacement Rate (RRR).

Afhankelijk van de groeivormen van planten en de daarmee samenhangende funktionele eenheden die men gebruikt, wordt de RRR uitgedrukt als:

$$RRR_{12} = \frac{(N_1/N_2)_{t+1}}{(N_1/N_2)_t} \qquad (15)$$

De 'relative replacement rate' van soort 1 ten opzichte van soort 2 (De Wit, 1960; Braakhekke, 1980).
N is het aantal individuen of funktionele eenheden, t en t + 1 zijn meettijdstippen.
of:

$$RRR_{12} = \frac{(Y_1/Y_2)_{t+1}}{(Y_1/Y_2)_t} \qquad (16)$$

De 'relative reproductive rate' van soort 1 ten opzichte van soort 2 (De Wit en Van den Bergh, 1965).
Y is de biomassa per oppervlakte-eenheid, t en t + 1 zijn meettijdstippen.
In dit onderzoek wordt aan de term Relative Replacement Rate de voorkeur gegeven, omdat deze term het meest te maken heeft met vegetatieve groei. Groei is bij L. vulgare en P. maritima waarschijnlijk belangrijker bij het innemen van ruimte dan reproduktie.
Voor de verdringing van P. maritima door L. vulgare over jaren en tussen tijdstippen binnen jaren is de Relative Replacement Rate van L. vulgare ten opzichte van P. maritima (RRR_{LP}) uitgerekend. Voor overblijvende soorten kan de RRR_{LP} het beste berekend worden volgens de laatste formule. Vanwege de beschikbare gegevens stelt Y niet de biomassa per oppervlakte-eenheid voor, maar het percentage bedekking in juli (onder de veronderstelling dat het geschatte bedekkingspercentage evenredig is met de biomassa per oppervlakte-eenheid), zoals dat geschat is volgens de schaal van Doing Kraft (1954).
Uit de RRR_{LP}-waarde over perioden van enkele jaren of maanden is de RRR_{LP} berekend per jaar of maand volgens $\sqrt[n]{RRR_{LP}}$ (n is het aantal jaren of maanden in een periode).
In de sociatie met L. vulgare en de sociatie met P. maritima in het gebied van transekt 18, in het PL terminale fase in het gebied van transekt 10 en in het PL in het PK- gebied is de RRR_{LP} berekend met behulp van ratiodia-

grammen (fig. 2.3a en b).

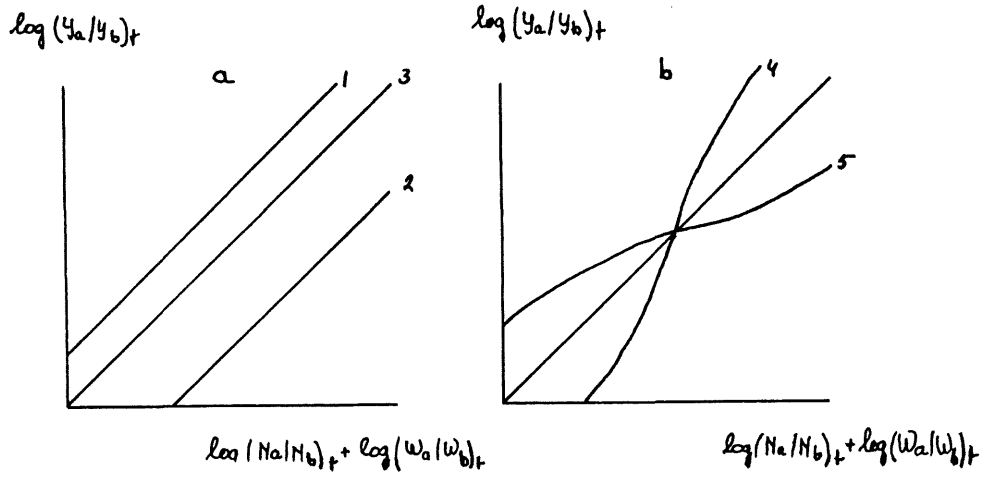


Fig. 2.3 Ratiodiagrammen. a. Frekwentie afhankelijke RRR: 1. $RRR_{ab} > 1$ (soort a verdringt soort b); 2. $RRR_{ab} < 1$ (b verdringt a); 3. $RRR_{ab} = 1$ (evenwicht). b. Frekwentie afhankelijke RRR: 4. instabiel evenwicht; 5. stabiel evenwicht (naar Braakhekke, 1980).

$$RRR_{LP} = \frac{(Y_L/Y_P)_{t+1}}{(Y_L/Y_P)_t} \qquad (17)$$

$$\text{of } RRR_{LP} = \frac{(Y_L/Y_P)_{t+1}}{(N_L/N_P)_t \times (W_L/W_P)_t} \qquad (18)$$

wordt herschreven als:

$$\log (Y_L/Y_P)_{t+1} = \log RRR_{LP} + \log(Y_L/Y_P)_t \qquad (19)$$

$$\text{of } \log (Y_L/Y_P)_{t+1} = \log RRR_{LP} + \log (N_L/N_P)_t + \log(W_L/W_P)_t \qquad (20)$$

Y is de biomassa per oppervlakte-eenheid (voor het PK-gebied zijn biomassa-gegevens gebruikt uit Ketner, 1972; tabel 14), W is de biomassa in g/rozet, N is de rozetdichtheid, t + 1 is de oogstdatum en t is de datum waarna het aantal rozetten per oppervlakte-eenheid niet meer verandert.

2.5.4. Groeiproef.

Bij groeianalyses (Hunt, 1978; Harper, 1977) wordt gebruik gemaakt van verschillende grootheden die de konkurrentiepositie van een soort (of individu) mede bepalen, zoals:

1. De Relatieve Groeisnelheid (RGR):

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1} \qquad (21)$$

W is het totaal drooggewicht van de plant. Het subscript slaat op de oogst-

tijdstippen. $t_2 - t_1$ is het tijdsverschil tussen twee oogsttijdstippen. De RGR wordt uitgedrukt als de toename van het drooggewicht in g/g/dag.
Een vrijstaande plant groeit exponentieel zolang de netto assimilatiesnelheid per cm^2 bladoppervlak (NAR) konstant blijft (geen beschaduwing van bladeren onderling), evenals het bladoppervlak per g droge stof (LAR):

$$RGR = NAR \times LAR \qquad (22)$$

De groei van een plant wordt bij benadering lineair als de vegetatie zich sluit.

2. <u>De Netto Assimilatiesnelheid (NAR)</u>:

$$NAR = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} \times \frac{\ln L_2 - \ln L_1}{L_2 - L_1} \qquad (23)$$

L is het bladoppervlak op t_1 en t_2.
De NAR is de droge stof toename in $g/cm^2/dag$. Als het bladoppervlak moeilijk te bepalen is, neemt men wel het vers spruitgewicht. De NAR wordt ook bepaald tijdens de exponentiële groeifase van de plant en is een maat voor de efficiëntie van een plant (of populatie) als een assimilerend systeem (Larcher, 1975; Harper, 1977).

3. <u>De Leaf Area Ratio (LAR)</u>:

$$LAR = \frac{L_2 - L_1}{W_2 - W_1} \times \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{\ln L_2 - \ln L_1} \qquad (24)$$

De LAR is een maat voor het bladoppervlak dat gevormd is door een plant als fraktie van het drooggewicht van de hele plant in cm^2/g. Ook de LAR wordt tijdens de exponentiële groeifase berekend.

4. <u>De Fresh Shoot Ratio (FSR)</u>:

$$FSR = \frac{\text{vers spruitgewicht}}{\text{drooggewicht totale plant}} \qquad (25)$$

De FSR wordt soms berekend bij planten waarvan het bladoppervlak moeilijk te bepalen is.

5. <u>De Spruit-wortelverhouding (S/R)</u>:

$$S/R = \frac{\text{drooggewicht spruit}}{\text{drooggewicht wortel}} \qquad (26)$$

Deze verhouding geeft de verdeling van droge stof weer over de onder- en bovengrondse delen van een plant.

2.5.5. Konkurrentieproef.

Uit de vervangingsdiagrammen waarin de relatieve opbrengsten (r) van L. vulgare en P. maritima uitgezet zijn, is de relatieve verdringingsfaktor (k) te berekenen. De k-waarde bepaalt welke soort de ander verdringt onder bepaalde milieu-omstandigheden.

k is berekend volgens de formule:

$$k = (r_P/r_L)_{t_1} \times (r_L/r_P)_{t_0} \qquad (27)$$

Hierbij is RYT = 1 verondersteld. t_0 is het tijdstip van inzetten, t_1 is het oogsttijdstip.

Deze manier van k berekenen is overgenomen uit H. Relou (1980).

3. VEGETATIESAMENSTELLING LANGS DE TRANSEKTEN EN HAAR RELATIE MET MILIEU-EIGENSCHAPPEN.

3.1. Karakterisering van het milieu en de milieugradiënten langs de transekten.

Overstromingsfrekwentie, -duur, sliblaagdikte en hoogte boven NAP.

Transekt 18.

In tabel 1 en onderstaande tabel 3.1 en fig. 3, 7 en 8 zijn de overstromingsfrekwentie en -duur, de hoogte boven NAP en de sliblaagdikte van de verschillende vegetatietypen langs transekt 18 weergegeven.

Tabel 3.1 Aangelegde proefvlakken, transekt 18. Gemiddelde hoogteligging boven NAP (in cm) en gemiddelde sliblaagdikte (in cm) van de sociatie met P. maritima (H), het PL(M) en de sociatie met L. vulgare (L).

	hoogte	sliblaagdikte
H	116.98 ± 0.08	7.34 ± 0.05
M	115.13 ± 0.08	7.14 ± 0.07
L	113.86 ± 0.11	7.05 ± 0.13

Het terrein loopt van links naar rechts langzaam op tegen de duinvoet aan de noordkant van de Eerste Duintjes. Voor de korrelatie van de verschillende milieufaktoren wordt verwezen naar tabel 3: hoe hoger het terrein (vegetatietype) boven NAP ligt, des te minder wordt het overstroomd.
De sliblaag wordt dunner bij opslibbing van de duinvoet. In het AF lijkt dit niet op te gaan, vanwege het grote aandeel van humus in de sliblaag. Hoewel in het lage deel van transekt 18 de sliblaag dunner wordt bij toenemende overstroming en in het hoger gelegen deel het omgekeerde het geval is, zijn sliblaagdikte en overstroming mogelijk toch negatief gekorreleerd. Slibafzetting in de kommen (sociatie met L. vulgare en het PL) is door de open vegetatie gering, terwijl slibafzetting en humusvorming in het AF (dichte vegetatie) groter is.
In fig. 8 zijn de overstromingen per vegetatietype in de tijd weergegeven. Opvallend zijn de maanden mei en juni met geen en resp. veel overstroming. In de herfst neemt de overstroming toe.

Transekt 10.

In tabel 2 en fig. 2, 9 en 10 staan bovengenoemde milieufaktoren voor de vegetatietypen langs transekt 10.

Het terrein loopt in de richting van de Eerste Slenk (van links naar rechts) langzaam af met hoger gelegen delen in het Am. Ook in dit gebied neemt de overstromingsfrekwentie en -duur af bij toenemende hoogte (tabel 3).
De sliblaagdikte is niet, zoals bij transekt 18, gekorreleerd met de overstroming en de hoogteligging van de vegetatietypen, waarschijnlijk door de drempels in het transekt met daarop het Am. Ook hier zijn slibafzetting en humusvorming met elkaar verstrengeld, met name in het AF en het Am.
In fig. 10 is de overstroming per vegetatietype in de tijd voor transekt 10 weergegeven. Ook hier worden de hoger gelegen vegetatietypen in mei niet overstroomd en is er een overstromingspiek in juni. Het laagst gelegen vegetatietype (vegetatie met Puccinellia maritima, L. vulgare, S. stricta en en Suaeda maritima) wordt altijd overstroomd.
Zowel in het gebied van transekt 18 als in dat van transekt 10 is bij het berekenen van de overstroming geen rekening gehouden met in het terrein liggende drempels, die de overstroming van deelgebieden erg beïnvloedt. De vegetatie in zo'n gebied vormt dan de beste aanwijzing voor het overstromingsregime.

De strandvlakte.

Op de strandvlakte vindt nagenoeg geen slibafzetting plaats (fig. 4). Ook de humusvorming is gering. De strandvlakte wordt alleen bij hoge vloeden vanuit de Noordzee overstroomd. Langs het transekt op de strandvlakte zijn geen andere milieufaktoren gemeten.

Aanwezigheid van voedingsstoffen.

Een uitvoerige beschrijving van de aanwezigheid van voedingsstoffen en hun relatie met de hierboven beschreven milieufaktoren is gegeven door Don et al. (1981). In het algemeen werden positieve korrelaties gevonden tussen de ionenkonsentraties onderling en het vochtgehalte. Hiervoor achten ze 'master factors' (milieufaktoren die het grootste deel van het waargenomen effekt veroorzaken (Chapman,1960)) als overstroming, klimatologische omstandigheden en de samenstelling van de bodemdeeltjes verantwoordelijk.
Een groep ionen met zeer hoge onderlinge korrelaties zijn Na^+, K^+, Cl^- en SO_4^{2-}, die in overmaat aanwezig zijn (Ketner, 1972). De gehalten aan NH_4^+, NO_3^- en PO_4^{3-} wisselen, afhankelijk van plaatselijke omstandigheden.
In het gebied van transekt 10 vinden Don et al. (1981) een positieve korrelatie tussen alle gemeten voedingsionen (zie paragraaf 2.2) en de hoogte boven NAP, geen of een negatieve korrelatie (NH_4^+ en PO_4^{3-}) met de sliblaagdikte

en een negatieve of geen korrelatie (NO_3^- en PO_4^{3-}) met het drooggewicht van de bodemmonsters.

In het gebied van transekt 18 is de situatie anders. In het laag gelegen deel van het transekt (de sociatie met L. vulgare, het PL en de sociatie met P. maritima) wordt ook een positieve korrelatie gevonden van alle gemeten voedingsionen met de hoogte boven NAP, terwijl in het hoger gelegen deel (met name het AF, de gemeenschap van P. maritima en J. gerardii) een negatieve of geen korrelatie (NH_4^+ en PO_4^{3-}) gevonden werd.

In het lager gelegen gedeelte bestaat een positieve korrelatie tussen alle gemeten voedingsionen en de sliblaagdikte, en een negatieve met het drooggewicht van de bodemdeeltjes. In het hoger gelegen gedeelte bestaat geen of een positieve korrelatie (NH_4^+ en PO_4^{3-}) met de sliblaagdikte en een negatieve met het drooggewicht.

Er zijn geen grote verschillen tussen transekt 10 en het lager gelegen gedeelte van transekt 18. Er bestaan wel verschillen binnen transekt 18: met name de korrelatie tussen de voedingsionen en de hoogte boven NAP is in het hoger gelegen gedeelte tegengesteld aan die in het lager gelegen gedeelte. De hoogte en de overstroming hangen met elkaar samen, waarbij drempels in het terrein een belangrijke invloed kunnen hebben. Op dezelfde manier hangen de ionenkonsentraties en de overstroming met elkaar samen, omdat de ionen voornamelijk via het zeewater aangevoerd worden en inundatie de chemische verbindingen in de bodem kan veranderen. Het tijdstip van bemonstering is dan ook zeer belangrijk. Dit maakt vergelijking met de resultaten uit dit onderzoek moeilijk, immers de bodemmonsters van 1980 zijn tijdens het groeiseizoen en die van Don et al. in het late najaar van 1979 genomen.

Bodemmonsters zijn alleen genomen in de aangelagde proefvlakken bij transekt 18 en niet in de bemonsterde proefvlakjes van de natuurlijke vegetaties. Met grote voorzichtigheid kunnen de ionenkonsentraties geïnterpreteerd worden voor een nabij gelegen gebied. De nadruk ligt op de sociatie met L. vulgare, het PL en de sociatie met P. maritima.

<u>Na^+, Cl^- en K^+</u> (fig. 11, tabel 4, bijlage 2 en 3).

De waarden voor de gehalten van Na^+, Cl^-, K^+, PO_4^{3-}, NH_4^+, NO_3^-, NO_2^- en het vochtgehalte in fig. 11 en tabel 4 zijn de gemiddelden over de proefvlakken die aangelegd zijn in de sociatie met L. vulgare, het PL en de sociatie met P. maritima bij transekt 18.

Voor een statistische vergelijking van deze bodemfaktoren en de al of niet aanwezige signifikante verschillen tussen deze drie vegetatietypen en tus-

sen verschillende tijdstippen wordt verwezen naar bijlage 3.
In het gebied van transekt 18 vertonen Na^+, Cl^- en K^+ in de sliblaag eenzelfde beeld in het verloop in de tijd en van laag (sociatie met L. vulgare), midden (PL) naar hoog (sociatie met P. maritima) langs de gradiënt, al komt K^+ in veel kleinere hoeveelheden voor. In de droge maand mei loopt het gehalte aan Na^+ en Cl^- op door een grote verdamping. Vervolgens dalen deze gehalten door veel neerslag in juni en juli, waarna ze weer stijgen door meer overstroming. Op het lage niveau zijn de Na^+ en Cl^--konsentraties het laagst in mei door wat meer overstroming of invloed van het grondwater (Jefferies, 1977; Jefferies en Perkins, 1977; Jefferies et al., 1979).
In de zandlaag is het beeld van het verloop van Na^+, Cl^- en K^+ min of meer tegengesteld aan dat in de sliblaag. Deze laag staat bloot aan minder fluktuaties en staat meer onder invloed van het grondwater. De zandkorrels kunnen minder ionen binden dan de slibdeeltjes, maar van boven naar beneden en van beneden naar boven is er waarschijnlijk een kontinue aan- en afvoer van ionen. De hoeveelheden van Na^+ en Cl^- zijn kleiner dan in de sliblaag. K^+ komt minder voor dan Na^+ en Cl^- en ook minder dan in de sliblaag. De hoeveelheden per hoogteniveau van deze ionen liggen in ongeveer dezelfde positie ten opzichte van elkaar. Ook het verloop in de tijd is min of meer hetzelfde.
Door verschillen in substraat, hoogteligging (waar overstromingsverschillen mee samenhangen) en door fluktuaties in de tijd van klimatologische faktoren ontstaan al dan niet signifikante verschillen tussen vegetatietypen in de tijd (bijlage 3).

PO_4^{3-}, NH_4^+ en NO_3^-/NO_2^- (fig. 11, tabel 4, bijlage 2 en 3).
Het verloop van deze ionenkonsentraties is minder éénduidig en de gevonden standard errors zijn over het algemeen groter dan die van de hierboven besproken voedingsionen. Dit hangt samen met mechanismen die plaatselijk sterk uiteen kunnen lopen, zoals mineralisatie, N-binding, zuurstofrijkdom van de bodem en vogeluitwerpselen (Beeftink, 1965; Ketner, 1972; Henriksen en Jensen, 1979; Don et al., 1981).
Ook voor deze ionen geldt dat de hoeveelheden ervan in de sliblaag groter zijn dan in de zandlaag. PO_4^{3-} is in het voorjaar in de sociatie met L. vulgare (lage niveau) in grotere hoeveelheden aanwezig dan in het najaar, waarschijnlijk doordat de bodem minder rijk aan O_2 is. Er is meer PO_4^{3-} beschikbaar onder O_2-arme omstandigheden (mond. meded. Beeftink). Vreemd genoeg is dit in de zandlaag niet terug te vinden: op het hoge niveau wordt meer PO_4^{3-}

gevonden dan op het lage niveau. Dit hangt samen met de aard van het substraat, de afwezigheid van organisch materiaal en de invloed van kwelwater uit het duin.
Aanwezig eid van organisch materiaal, O_2-rijkdom en de temperatuur van de bodem spelen een belangrijke rol bij de gehalten aan NH_4^+ en NO_3^-/NO_2^- in de bodem (Henriksen en Jensen, 1979). NH_4^+ hoopt zich in het voorjaar op door lage bodemtemperaturen (bakteriën worden geremd) en door O_2-arme omstandigheden. In de loop van de zomer neemt het NH_4^+-gehalte af en neemt het NO_3^--gehalte toe als gevolg van nitrifikatie.
De NH_4^+ en NO_3^--konsentraties zijn in de zandlaag geringer dan in de sliblaag door de afwezigheid van organisch materiaal en O_2-armere omstandigheden. Bovendien kan NO_3^- gemakkelijk uitspoelen.
Overstroming speelt een geringe rol bij de aanvoer van anorganische N en NO_3^- kan verdwijnen door denitrifikatie (Henriksen en Jensen, 1979).
In bijlage 3 staan de statistische verschillen van de bodemfaktoren tussen de drie vegetatietypen, de drie meettijdstippen en hun interakties.

Vochtgehalte (fig. 11, tabel 4, bijlage 2 en 3).
Het vochtgehalte in slib- en zandlaag vertoont een tegengesteld verloop. In de sliblaag is tijdens de droge maand mei het vochtgehalte op het lage niveau het grootst. In de loop van het seizoen neemt het vochtgehalte op de andere niveaux toe onder invloed van meer neerslag en overstroming.
In de zandlaag is het vochtgehalte op het hoge en middenniveau min of meer konstant gedurende het seizoen. Op het lage niveau is het in mei wat hoger, waarschijnlijk door de invloed van het grondwater.
De hoogte- en tijdseffekten van het vochtpercentage met de ligging van de vegetatietypen en het substraat staan in bijlage 3.

Na^+, Cl^- en K^+ zijn tijdens dit onderzoek vooral in grote hoeveelheden aanwezig onder droge omstandigheden in de hoger liggende vegetatietypen als gevolg van sterke verdamping. PO_4^{3-} en NH_4^+ zijn in het voorjaar in de laag gelegen vegetatietypen aanwezig door O_2-arme omstandigheden in de bodem, resp. door lage bodemtemperaturen. Het NO_3^--gehalte in de bodem neemt toe door hogere bodemtemperaturen en de daardoor toenemende aktiviteit van bakteriën. Daarnaast veroorzaakt minder overstroming in augustus (fig. 8 en 10) O_2-rijkere omstandigheden in de bodem.

3.2. Karakterisering van de vegetatiesamenstelling langs de transekten.

3.2.1. Transekt 18.

Rozetdichtheid (fig. 12, tabel 5 t/m 8).
Het aantal rozetten per m^2 van L. vulgare langs transekt 18 neemt af van laag naar hoog. In de laag gelegen vegetatietypen heeft L. vulgare een groot aandeel in de vegetatie. In het AF is L. vulgare nog slechts met enkele rozetten per individu (kloon) aanwezig. Een lichte stijging in de rozetdichtheid is te zien in de gemeenschap van P. maritima en J. gerardii met J. maritimus.
De symmetrie van de milieugradiënt in ruimte en tijd heeft grote invloed op de verdeling van een soortseigenschap over de gradiënt (Beeftink, 1971; Van der Maarel, 1976).

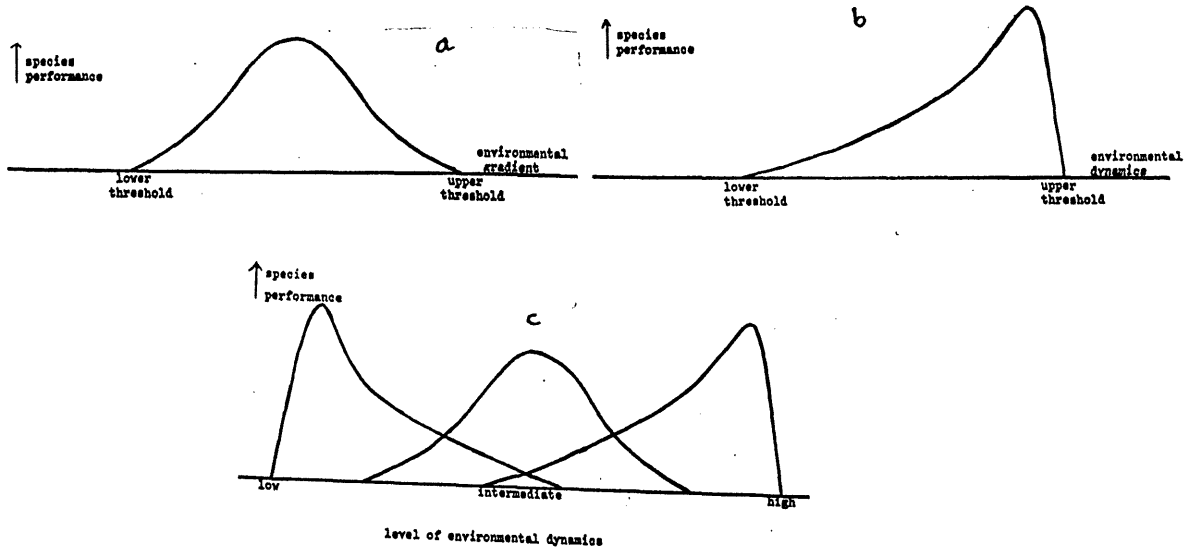


Fig. 3.1 Modellen voor de verdeling van soortseigenschappen langs een milieugradiënt. a. Gauss verdeling. b. Scheve verdeling (wigmodel). c. Mogelijke kombinaties (Van der Maarel, 1976).

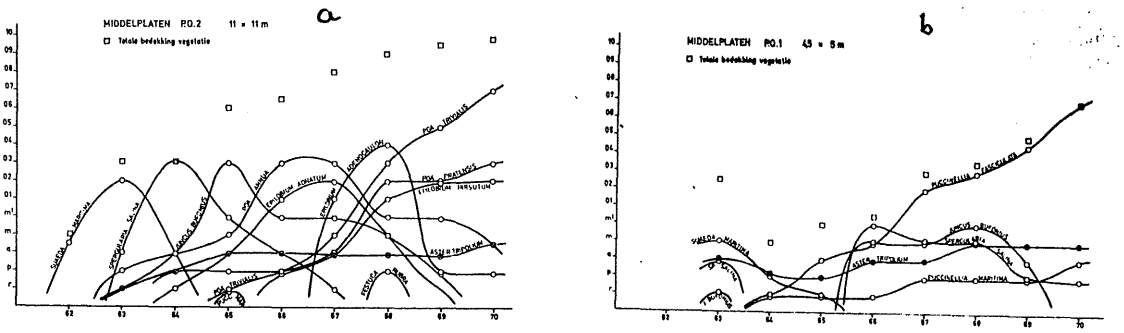


Fig. 3.2 Populatieverloop van soorten in proefvlakken volgens de schattingsmethode van Doing Kraft (1954) (Beeftink et al., 1971).

Door de terreingesteldheid is de verdeling van de rozetdichtheid van L. vulgare langs het transekt scheef met een piek in de laag gelegen vegetatietypen (fig. 3.1 en 3.2).
P. maritima komt met een laag aantal rozetten voor zowel in de laag als in de hooggelegen vegetatietypen en met veel rozetten (ongeveer 10.000 per m^2) in de sociatie met P. maritima. Ook in de hier aangrenzende vegetatietypen komt P. maritima veel voor. Het is moeilijk te zeggen met hoeveel rozetten per kloon (individu) P. maritima voorkomt, omdat er weinig genotypische verschillen te zien zijn tussen de klonen in de vegetatietypen. In het AF komt P. maritima voor met weinig rozetten, terwijl de rozetdichtheid weer toeneemt in de gemeenschap van P. maritima en J. gerardii. De verdeling van het aantal rozetten per m^2 van deze soort is min of meer normaal tot een beetje scheef.
De aantallen rozetten van L. vulgare en P. maritima die in de proef met de aangelegde proefvlakken zijn blijven staan en hun verhouding (tabel 1.1) zijn een afspiegeling van de aantallen waarmee beide soorten in de ongestoorde vegetatietypen voorkomen (tabel 6). De aangetoonde verschillen (tabel 8) zijn dan ook niet verwonderlijk. Het verschil tussen het aangebrachte en het geoogste aantal wordt veroorzaakt door sterfte en regeneratie. Deze beide worden in versterkte mate opgeroepen door de verstoring veroorzaakt door het wegsnijden van rozetten. In de ongestoorde vegetatie komen dergelijke schommelingen in rozetaantal niet voor of hoogstens in zeer verzwakte vorm. Vergelijk voor het effekt van de verstoring tabel 6 en 7.
Sterfte werd veroorzaakt door extreem droge en zoute omstandigheden in mei en natte omstandigheden in juni en juli, waar de ontregelde individuen niet of moeizaam op konden inspelen via hun fysiologische mechanismen (Kuiper, 1979; Erdei et al., 1979, 1980; Dainty, 1979; Stewart et al., 1979; Rozema, 1978, 1979; Jefferies et al., 1979; Tanczos et al., 1981; Stuiver et al., 1981).
Regeneratie werd veroorzaakt (vooral bij L. vulgare, bijna niet bij P. maritima) door de aanwezigheid van reservevoedsel in de wortelstokken (Boorman, 1967). Daarnaast kan regeneratie veroorzaakt worden door ontregeling van de groeistofhuishouding waardoor rustende knoppen kunnen uitlopen (Noble, 1976; Noble et al., 1979; Harper en White, 1974; White, 1979).

Biomassa per m^2 (fig. 13 en 14, tabel 5 t/m 8).
De biomassa per m^2 van L. vulgare is hoog in de lager gelegen vegetatietypen en neemt af in de richting van de duinvoet. In de zone met J. maritimus (vegetatietype 10) neemt de biomassa weer toe.

Het verloop van de biomassa van P. maritima is tegengesteld aan dat van L. vulgare: een toename in de hoger liggende vegetatietypen met een maximum in de zone met J. maritimus (vegetatietype 10). In het PL en in de sociatie met P. maritima is de biomassa van beide soorten even groot.
De verdeling van de biomassa langs de milieugradiënt komt overeen met het wigmodel voor het voorkomen van een soortseigenschap langs een gradiënt (Van der Maarel, 1976; fig. 3.1b).
In de aangelegde proefvlakken is dezelfde afname van de biomassa van L. vulgare te zien (fig. 14). De verschillen in biomassa tussen de vegetatietypen zijn signifikant (tabel 8) met een biomassatoename in de tijd. Voor P. maritima zijn dezelfde verschijnselen vastgesteld (tabel 6 en 7), alleen heeft P. maritima meer biomassa gevormd in de sociatie met L. vulgare (lage niveau) dan in het PL. In de sociatie met P. maritima heeft P. maritima waarschijnlijk een zware terugslag gekregen onder invloed van de extreme milieu-omstandigheden in mei en juni, waardoor sterfte opgetreden is onder de rozetten (tabel 6 en 7).
De totale biomassa van de vegetatie langs de gradiënt (fig. 13) is hoog op de oeverwal van de slenk en neemt daarna af in de sociatie met L. vulgare en het PL. Vervolgens vindt een toename plaats in de sociatie met P. maritima, het AF en de gemeenschap van P. maritima en J. gerardii, gevolgd door een daling tegen het duin aan.

Rozetgewicht (fig. 15 t/m 17, tabel 5 t/m 8).
Het rozetgewicht van L. vulgare is aan beide uiteinden van de gradiënt het hoogst en lager in het midden. Hetzelfde gaat op voor P. maritima: in de sociatie met L. vulgare zijn de rozetten iets zwaarder dan in het PL en de sociatie met P. maritima, terwijl het rozetgewicht toeneemt in het AF en de gemeenschap van P. maritima en J. gerardii. De verdeling van het rozetgewicht langs de gradiënt kan voorgesteld worden volgens het dubbele wigmodel (Van der Maarel, 1976; fig. 3.1c).
In fig. 16 en 17 is het verloop van het drooggewicht van vegetatieve rozetten te zien van L. vulgare en P. maritima in ongestoorde vegetaties en in de aangelegde proefvlakken uitgezet tegen de tijd. Ook al zijn de gegevens uit de verschillende proeven op verschillende tijdstippen bepaald, toch komen ze overeen met die van Ketner (zie fig. 12, tabel 16 en 17 in Ketner, 1972).
Over het algemeen stijgt het rozetgewicht van beide soorten gedurende het eerste deel van het groeiseizoen en daalt het in het tweede deel. In de aangelegde proefvlakken wijkt dit verloop soms af, waarschijnlijk door de

kunstmatige omstandigheden.
De groei van P. maritima begint eerder in het voorjaar (de rozetten lopen eerder uit) en deze gaat door tot in september, ook tijdens de bloei (afhankelijk van de groeiplaats en de heersende milieu-omstandigheden). De groei van L. vulgare bereikt zijn top in juli tot vlak voor de bloei (Ketner, 1972).
Tabel 8 geeft de resultaten van de variantie-analyse en de Student-Newman-Keuls-toets voor enkele soortseigenschappen. Uit deze resultaten blijkt dat de groei van L. vulgare verschillend is in de drie vegetatietypen (fig. 16) en in de tijd. P. maritima vertoont verschillen in groei tijdens het groeiseizoen, maar de rozetten in de drie vegetatietypen zijn ongeveer even zwaar.

Bloeistengels (fig. 18, tabel 5 t/m 8).
Het verloop van de bloeistengeldichtheid van beide soorten langs het transekt komt overeen met dat van hun rozetdichtheid (zie fig. 12). Het aantal bloeistengels neemt waarschijnlijk af voor L. vulgare in het PL en in het AF door ongunstige omstandigheden als zout en licht. Het lage aantal bloeistengels van P. maritima in het AF is vreemd gezien het grote aantal rozetten. Een lagere lichtintensiteit en mogelijk de vorming van minder assimilaten zou een verklaring hiervoor kunnen zijn (Jerling, 1982).
Bij L. vulgare begint de bloei in de sociatie met L. vulgare (tabel 6), gevolgd door de bloei in het PL en de sociatie met P. maritima. Hoewel er geen tijdseffekt is voor het aantal bloeistengels, is er wel een hoogte-tijd interaktie.
Ook bij P. maritima begint de bloei eerder op het lage niveau dan op de hogere, en is daar uitbundiger (tabel 6). Statistisch gezien is er geen verschil tussen de vegetatietypen, wel in de tijd (tabel 8).
Dat de bloei eerder in de lager gelegen vegetatietypen begint is ook gevonden door Jefferies et al. (1979) en Jerling (1982). Volgens hen is dat het gevolg van relatief gunstige omstandigheden (minder zout, zie ook fig. 11 en tabel 4) en de daardoor sneller verlopende groei en ontwikkeling. Een andere mogelijkheid is het bestaan van bloeijaren bij L. vulgare (M. de Jong, 1980). Van P. maritima is zoiets niet bekend.

Wortels (fig. 19, tabel 9).
Het wortelstelsel van L. vulgare en P. maritima is verdeeld in drie categorieën: wortelstokken, wortels en haarwortels. Het bewortelingspatroon in de

slib- en zandlaag is weergegeven in fig. 19. De getallen zijn gebaseerd op 9 wortelmonsters.

In de sliblaag zit zowel bij L. vulgare als bij P. maritima de meeste biomassa in de haarwortels, gevolgd door de wortelstokken en de wortels. In de zandlaag komen nauwelijks wortelstokken voor. De wortelbiomassa in de zandlaag is onderschat door de geringe bemonsteringsdiepte. De bewortelingsdiepte van L. vulgare wordt geschat op ±12 cm, die van P. maritima op ±20 cm (Willemse en Lepoutre, 1969) of tot ±40 cm (Roozen, mond. meded.; M. de Jong, 1980). Het deel van de wortelbiomassa dat in de haar wortels in de sliblaag zit, is waarschijnlijk overschat door de aanwezigheid van dood organisch materiaal in de monsters. Naast het drooggewicht van de wortels zijn de maximale bewortelingsdiepte van beide soorten, het worteloppervlak van de aktieve wortels en het wortelvolume belangrijke grootheden voor het vaststellen van verschillen in beworteling tussen soorten.

Een relatief klein gedeelte van het wortelstelsel van L. vulgare dringt door tot in de zandlaag. Het grootste gedeelte zit in de sliblaag, terwijl uitbreiding in het horizontale vlak vooral op de grens tussen slib- en zandlaag plaatsvindt. De wortels van P. maritima gaan meer vertikaal naar beneden (Willemse en Lepoutre, 1969).

Het is onduidelijk of er verschillen in bewortelingszone optreden tussen beide soorten.

De meeste biomassa in het PL zit ondergronds. Het drooggewicht van de ondergrondse delen is hoog in het voorjaar en neemt af als de rozetten beginnen uit te lopen. Tijdens de bloei is de ondergrondse biomassa het laagst. Afhankelijk van milieufaktoren, het afsterven van oude wortels, de produktie van reservevoedsel kunnen afwijkingen van dit algemene beeld binnen één seizoen en tussen de jaren optreden (Ketner, 1972).

Andere soorten (fig. 20, tabel 5).

Ook van enkele andere belangrijke soorten in de vegetatietypen langs de gradiënt zijn het aantal funktionele eenheden en de biomassa per m^2 bepaald en grafisch uitgezet (fig. 20). De verschillen in voorkomen langs het transekt zijn duidelijk. Eénjarigen als Salicornia stricta en Suaeda maritima komen alleen voor in de lager gelegen vegetatietypen. H. portulacoides en Puccinellia maritima ook. J. maritimus, J. gerardii, Glaux maritima en F. rubra ssp. litoralis komen vooral in de hoger gelegen vegetatietypen voor. Trichlogin maritima en Aster tripolium komen langs het hele transekt voor in meer of mindere mate.

3.2.2. Transekt 10.

Rozetdichtheid (fig. 21, tabel 5).

In het gebied van transekt 10 is het verloop van de rozetdichtheid van L. vulgare ingewikkeld door de afwisseling van milieutypen. De suksessie is in deelgebieden, afhankelijk van de historie, in een verschillend stadium aangeland.

De rozetdichtheid van L. vulgare stijgt van hoger naar lager gelegen vegetatietypen met maxima in de gemeenschap van L. vulgare en H. portulacoides en minima in het AF en het Am. Omdat een vegetatietype maar op één plaats in het hele transekt bemonsterd is als het meerdere keren voorkwam, zijn de soortseigenschappen in al deze vegetatietypen gelijk verondersteld (zie fig. 21).

De laagst gelegen vegetatietypen liggen in het vestigingsgebied van L. vulgare waardoor de rozetdichtheid van deze soort weer stijgt.

Door de afwisseling in milieupatroon is het moeilijk de verdeling van de rozetdichtheid van L. vulgare in te passen in één van de modellen van Van der Maarel (1976).

De verdeling van de rozetdichtheid van P. maritima past in het wigmodel. P. maritima komt alleen nog voor in het PL (met A. tripolium) en in het PL terminale fase (met Armeria maritima). Daarna daalt de rozetdichtheid in de meer naar de Eerste Slenk gelegen vegetatietypen, tot de soort na de eerste Am-bult niet meer voorkomt.

Biomassa per m^2 (fig. 22, tabel 5).

De biomassa per m^2 van L. vulgare daalt tot een minimum in het PL terminale fase, terwijl die van P. maritima daar maximaal is en ongeveer even groot. Daarna stijgt de biomassa van L. vulgare. Die van P. maritima neemt af doordat de soort in de lager gelegen vegetatietypen niet meer voorkomt.

De biomassa van de vegetatie is het hoogst in het AF en het Am en is laag in het PL en in de open vegetatie met Puccinellion maritimae soorten.

Rozetgewicht (fig. 23, tabel 5).

Het verloop van het rozetgewicht van beide soorten is tegengesteld aan dat van de aantallen per m^2. In de hoger gelegen vegetatietypen zijn L. vulgare en P. maritima met veel kleine rozetten aanwezig. L. vulgare is in de lager gelegen vegetatietypen met minder, maar tegelijkertijd zwaardere rozetten aanwezig. Mogelijk hangt het zwaarder zijn van de rozetten samen met gunstiger groei-omstandigheden in deze vegetatietypen (minder zout; Jefferies

et al., 1979). Bovendien groeit P. maritima op iets hoger gelegen bultjes in deze vegetatietypen.

Bloeistengels (fig. 24, tabel 5).
Beide soorten hebben het grootste aantal bloeistengels in de vegetatietypen waarin ze het grootste aandeel hebben. Het aantal bloeistengels van P. maritima neemt daarna snel af, van L. vulgare neemt het af tot een min of meer konstant niveau, waarna het in de laagst gelegen vegetatietypen weer toeneemt. In deze vegetatietypen zijn een groter aantal generatieve rozetten dan in de hoger gelegen vegetatietypen, mogelijk als reaktie op overstroming (Jefferies etal., 1979). De leeftijdsopbouw van de'populatie'in de verschillende vegetatietypen kan ook een verklaring zijn van verschillen in het aantal bloeistengels per oppervlakte-eenheid (Rozema, 1978). Jonge klonen vertonen een uitbundige bloei en de bloei wordt bepaald door de omstandigheden in voorafgaande jaren (M. de Jong, 1980).

Wortels (fig. 19, tabel 9).
De verdeling van de wortelbiomassa over wortelstokken, wortels en haarwortels laat hetzelfde zien als die in het gebied van transekt 18. De bepaling van de wortelbiomassa in de zandlaag is hier erg onnauwkeurig, doordat maar een klein deel van de zandlaag is bemonsterd. De getallen zijn gebaseerd op 5 wortelmonsters.

Andere soorten (fig. 25, tabel 5).
S. stricta en Puccinellia maritima komen langs het hele transekt met weinig en/of biomassa voor, behalve in het laagst gelegen vegetatietype. S. maritima vertoont ongeveer hetzelfde beeld van voorkomen. A. tripolium en Armeria maritima komen vooral voor in de hoger gelegen vegetatietypen en op de bulten met Artemisia maritima. Met G. maritima en F. rubra ssp. litoralis is hetzelfde het geval. H. portulacoides komt in de hoogst gelegen vegetatietypen niet voor en veel in de daartussen lager gelegen vegetatietypen (gemeenschap van L. vulgare en H. portulacoides). T. maritima komt in alle vegetatietypen voor, behalve in het AF.

3.2.3. De strandvlakte.

Rozetdichtheid (fig. 26, tabel 5).
Op de strandvlakte komen L. vulgare en P. maritima in veel kleinere aantal-

len voor dan langs beide transekten. Dit komt waarschijnlijk door de bereikbaarheid van het terrein voor de soorten, door de aard en de ouderdom van het substraat en doordat de vegetatieve uitbreiding nog niet zo ver voortgeschreden is. Over het aantal individuen en het aantal rozetten per individu is niets bekend.
De aantallen rozetten zijn overschat doordat proefvlakken (1/4 m^2) uitgekozen zijn waarin beide soorten voorkwamen. Beide soorten komen met meer rozetten voor op de overgang van hoger naar lager gelegen vegetatietypen, met voor P.maritima een dieptepunt in het laagst gelegen vegetatietype langs het transekt (fig. 4).

Biomassa per m^2 (fig. 27, tabel 5).
De biomassa van beide soorten neemt toe van hoger naar lager gelegen vegetatietypen. De weinige klonen van L. vulgare die in dit gebied voorkomen hebben een flinke biomassa, waarschijnlijk door de relatief zoete omstandigheden. De lage biomassa in het hoogst gelegen vegetatietype wordt mogelijk veroorzaakt door droge omstandigheden.
De biomassa van de vegetatie is laag in dit gebied. De vegetatie is open en er kunnen extreme milieu-omstandigheden heersen: stuivend zand, droogte en sooms overstroming, waarbij het water een tijd kan blijven staan.

Rozetgewicht (fig. 28, tabel 5).
De oorzaken voor het verloop van het rozetgewicht zijn al genoemd in de vorige paragraaf.

Bloeistengels (fig. 29, tabel 5).
P. maritima vertoont de meeste bloei in het midden van het transekt, waar het minste aantal rozetten werden gevonden. Ook L. vulgare heeft in dit deel van het transekt meer generatieve rozetten dan in de andere delen.

3.3. Relatie tussen vegetatiesamenstelling en milieueigenschappen.

Op de kwelder zijn faktoren als hoogte en de daarmee samenhangende overstroming belangrijk, evenals de ionenkonsentraties in het bodemvocht van de slib- en de zandlaag (Don et al., 1981). Verder zijn zoutgehalte en droogte van belang (Rozema, 1978; Jerling, 1982). Door de heersende milieuomstandigheden worden vegetatiekenmerken als bedekking, hoogte van de vegetatie en de hoeveelheid humus bepalend voor de kieming en vestiging en de

groei en ontwikkeling van de verschillende soorten (Grubb, 1977; Harper, 1977; Jerling, 1982).

Van laag naar hoog zijn overstroming (Ss, sociatie met L. vulgare), zout en droogte (PL, sociatie met P. maritima), licht en mineralisatie (AF en Am) bepalende faktoren voor de vegetatiesamenstelling (De Lange et al., 1976).

Uit fig. 13, 22 en 27 blijkt dat L. vulgare een groot aandeel (in aantallen rozetten, in biomassa, in bedekking) heeft in de lager gelegen vegetatietypen (sociatie met L. vulgare, gemeenschap van L. vulgare en H. portulacoides). P. maritima heeft een groot aandeel in de hoger gelegen vegetatietypen (PL, sociatie met P. maritima, gemeenschap van P. maritima en J. gerardii). In hoog gelegen dichte vegetatietypen als het AF en het Am komen beide soorten met weinig grote rozetten voor.

In het gebied van transekt 18 neemt de verhouding waarin L. vulgare en P. maritima voorkomen (N_L/N_P) af met de hoogte boven NAP, evenals de verhouding in bovengrondse biomassa (Y_L/Y_P). N_L/N_P neemt toe met de sliblaagdikte, terwijl dit voor Y_L/Y_P niet aantoonbaar is. De overstroming is positief gekorreleerd met N_L/N_P en Y_L/Y_P (tabel 3).

In het gebied van transekt 10 is Y_L/Y_P niet gekorreleerd met de overstroming, de hoogteligging en de sliblaagdikte. N_L/N_P neemt toe met de overstroming, af met de hoogte en heeft geen korrelatie met de sliblaagdikte (tabel 3).

In fig. 30 en 31 en in tabel 10 zijn de gemiddelde frakties van voedingsionen van het totaal gehalte aan gemeten ionen in L. vulgare, P. maritima en de bodem uitgezet.

In de sociatie met L. vulgare (lage niveau) bevat P. maritima meer Na^+ dan L. vulgare en in de loop van de tijd gaat P. maritima steeds meer Na^+ bevatten, ook op de andere hoogteniveaux. Dit heeft te maken met de habitus van P. maritima (sukkulentie) en van L. vulgare (zoutklieren) en met de fysiologische reaktie van P. maritima op zout (Adriani, 1958; Weissenböck, 1969; Larcher, 1975; Dainty, 1979; Stewart et al., 1979). Belangrijke fysiologische reakties van P. maritima zijn het snelle transport van Na^+ en Cl^- naar de spruit en het terugpompen van Na^+ naar het wortelmilieu door de zoutgevoelige wortels (Kuiper et al., 1979, 1980; Erdei et al., 1979, 1980; Stuiver et al., 1981; Tanczos et al., 1981; Nieuwsbrieven van het Plantago Zwaartepuntsonderzoek 1976-1982). Uit een eenmalige steekproef blijkt dat Na^+ en Cl^- in grote hoeveelheden uitgescheiden worden door L. vulgare (tabel 11).

Dit wordt ook geïllustreerd in fig 32 (kasproef) en tabel 12 en 13. Het

Na^+-gehalte in de spruit van P. maritima stijgt bij toenemende zoutkonsentratie, dat van L. vulgare neemt minder toe. Het K^+-gehalte blijft min of meer konstant. De hoeveelheden Na^+ en K^+ in de wortels van beide soorten zijn lager dan die in de spruit en bij 400 mMol NaCl/l ongeveer gelijk. Stewart et al. (1979) vonden ook dat L. vulgare het Na^+-gehalte in de bladeren 'laag' kan houden tussen 50 en 600 mMol NaCl/l in de oplossing. Weissenböck (1969) vond voor P. maritima een lage Na^+/K^+ verhouding in de spruit vergeleken met die in de bodem. In alle vegetatietypen op alle oogsttijdstippen is de Na^+/K^+ verhouding in de bodem hoger dan die in de spruit van P. maritima. Als deze verhouding in de bodem stijgt, neemt hij ook in de plant toe. L. vulgare heeft een lagere Na^+/K^+ verhouding dan P. maritima (tabel 10).

Wat de invloed van de vegetatiesamenstelling is op de ionenopname van de soorten is onduidelijk. Uit tabel 8 blijkt dat er geen signifikant verschil bestaat tussen de sociatie met P. maritima en het PL wat betreft Na^+ en Cl^- gehalte in de bodem. Uit tabel 14 is met grote voorzichtigheid op te maken dat bij een toenemende aanwezigheid van L. vulgare in de buurt van P. maritima het Na^+ en/of Cl^--gehalte van P. maritima afneemt.

Het slibgehalte, het zoutgehalte en de hoeveelheid voedingsstoffen verschilt sterk van plaats tot plaats binnen de sociatie met L. vulgare (Don et al., 1981). N is plaatselijk een beperkende faktor op de kwelder (Beeftink, 1965, 1977; Ketner, 1972; Jefferies en Perkins, 1977; Stewart et al., 1979): de verdeling van organisch materiaal is niet homogeen over het terrein (vloedmerk en de aanvoer via zeewater is gering.

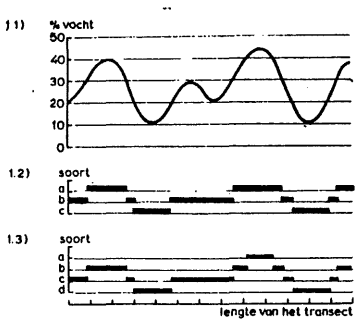
Te allen tijde en in alle vegetatietypen heeft L. vulgare een grotere fraktie aan N dan P. maritima. Uit fig. 33 kan afgeleid worden dat het N-gehalte van L. vulgare wat hoger ligt dan dat van P. maritima.Daarnaast neemt het N-gehalte bij beide soorten toe, daarna af, mogelijk als gevolg van transport van reservevoedsel naar de wortelstokken. Hetzelfde is gevonden in de kasproef (Relou, 1980; fig. 34).

Mogelijk heeft L. vulgare voorkeur voor een bepaalde vorm van N of neemt de soort altijd iedere vorm sneller en beter op dan P. maritima (Feekes, 1936; Stewart et al., 1979).

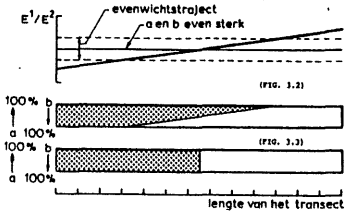
In het AF en het Am kunnen beide soorten met weinig grote rozetten nog voorkomen ondanks de konkurrentie om licht (Jerling, 1982) en dankzij de zoetere omstandigheden, betere mineralisatie (Beeftink et al., 1978), de grotere hoeveelheid humus en de hogere fosfaat- en ammoniumkonsentraties (Don et al., 1981).

Het PL is een vegetatietype met een relatief fijn vegetatiepatroon met rela-

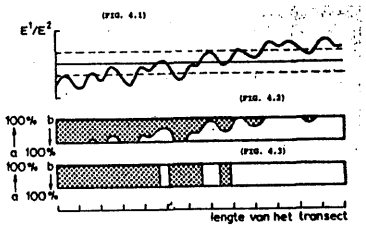
tief weinig slib en voedingstoffen in de kommen en relatief meer slib en voedingsstoffen op de bulten (Don et el., 1981). Ketner (1972) vond hoge waarden voor het K^+-gehalte in het PL. De pH van de bodem is ongeveer 7, waardoor fosfaat vastgelegd wordt en langzaam ter beschikking van de planten komt. Fosfaat wordt niet als beperkend beschouwd.
De milieu-omstandigheden waaronder zich de sociatie met P. maritima ontwikkelt zijn onduidelijk. Het slibgehalte is waarschijnlijk gering en de sliblaag niet erg dik. Andere milieuwaarden zijn onbekend (Don et al., 1981).
Het milieu schept de mogelijkheden voor de kieming, vestiging, groei en voortplanting van soorten en selekteert levenscycli en groeivormen. Hierdoor ontstaat een vegetatiepatroon dat van plaats tot plaats verschillend kan zijn (Grubb, 1977) door het ontstaan van 'safe sites' (Harper, 1977). Susessie en zonatie kunnen op deze manier verklaard worden door het verdwijnen en verschijnen van soorten. In vaak overstroomde open zones komen veel éénjarigen voor (fig.20 en 25). Daarop volgen zones met kortlevende meerjarige soorten (bv. A. tripolium) en overblijvende soorten (L. vulgare, P. maritima, T. maritima). Konkurrentiekrachtige groeivormen (kloonvormende soorten) met een falanx- of guerillastrategie (Harper, 1978) kunnen in deze zones een kans krijgen onder invloed van abiotische en biotische faktoren (Turkington en Harper, 1979; Hutchings, 1979; Jerling, 1982).
In hoger liggende gesloten vegetaties wordt licht een beperkende faktor (Jerling, 1982), die invloed kan hebben op de kieming en vestiging en ook op zelfdunning (White en Harper, 1970; Arnold, 1973; Blom en Van Heeswijk, 1981) en oecotypevorming (Clausen en Hiesey, 1958). Tegelijkertijd hebben deze vegetatietypen een hoger humusgehalte en een hoger voedingsstoffenniveau, wat de demografie van soorten of hun standaardeenheden en dus het vegetatiepatroon kan beïnvloeden (Noble, 1976, 1979; Jerling, 1982). Zelfdunning speelt mogelijk een rol bij de overgang van P. maritima var. leptophylla naar var. dentata, evenals zoetere omstandigheden en voedingsstoffenniveau.
Het voorkomen van soorten langs deze gradiënten (transekten) wordt bepaald door de verhoudingen waarin kombinaties van milieufaktoren voorkomen en welke faktoren op een bepaalde plaats en gedurende een bepaalde tijd belangrijk zijn. Daarnaast wordt het vegetatiepatroon bepaald door de levenscyclus en de groeivorm van de verschillende soorten. Een illustratie hiervan zijn fig. 3.3 en 3.4 en tabel 3.1.



1 Transect door heterogeen milieu
1.1 Vochtpatroon
1.2 Soortspatronen
1.3 Soortspatronen bij 10% lagere vochtigheid



Transect door een milieugradient
3.1 Verloop van de verhouding tussen de nutrienten 1 en
3.2 Relatieve dichtheid van soort a en b (gestippeld) als voldaan is aan de evenwichtsvoorwaarden
3.3 Relatieve dichtheid van soort a en b als niet voldaar is aan de evenwichtsvoorwaarden



Transect als in figuur 3. maar nu met micromilieuheterogeniteit toegevoegd aan de gradient.

Fig. 3.3 Braakhekke (1979) Fig. 3.4 Braakhekke (1979). E^1 en E^2 zijn voedingsstoffen die in verschillende verhoudingen in het milieu kunnen voorkomen.

Soortspatroon (m.b.v. M.S.I.) van Plantago maritima in verschillende vegetatietypen van transect 18'

microdwars-transect	patroonkorrel (in dm.)	gemiddelde variantie	vegetatietypen	zone
19	6	0,73	Plantagini-Limonietum	18'-1
20	6	0,65	Plantagini-Limonietum	18'-1
21	8	1,30	Sociatie met Limonium vulgare	18'-5
22	6	1,74	Plantagini-Limonietum	18'-6
23	4	1,96	met dominantie van	18'-6
24	6	0,90	Limonium vulgare	18'-6
25	3	0,35	Plantagini-Limonietum met dominantie van Plantago maritima	18'-7
26	6	0,72	gemeenschap	18'-8
27	2	0,55	van	18'-10
28	6	0,80	Juncus gerardii en	18'-11
29	6	0,55	Plantago maritima	18'-12
30	3	1,45	Armerio-Festucetum	18'-14
31	4	0,91	gemeenschap van Plantago maritima en Juncus gerardii	18'-15
32	3	0,73	Armerio-Festucetum	18'-16

Tabel 3.1 Don et al. (1981)

Het voorkomen van soorten uit zich in een patroonkorrel (bepaald aan de hand van de mate van verwantschap van opnamen) van de vegetatie. Deze patroonkorrel wordt bepaald door de milieuheterogeniteit en mogelijk ook door konkurrentie-effekten van soorten op elkaar.

4. RELATIEVE VERSCHUIVINGEN TUSSEN L. VULGARE EN P. MARITIMA MET BETREKKING TOT HUN AANDEEL IN DE TOTALE BIOMASSA VAN DE VEGETATIE

4.1. Inleiding.

De opbouw van dit hoofdstuk is als volgt:

- De relatieve verschuivingen tussen L. vulgare en P. maritima langs de transekten (gebieden van ca. 1200 m^2) over een periode van 30 jaar.
- De relatieve verschuivingen (begin- en eindsituatie) tussen L. vulgare en P. maritima in ongestoorde vegetatietypen (ca. 100 m^2) over één groeiseizoen.
- De relatieve verschuivingen tussen L. vulgare en P. maritima in aangelegde proefvlakken (ca. 25 m^2) in de sociatie met L. vulgare, het PL en de sociatie met P. maritima binnen één groeiseizoen (met tijdstappen van gemiddeld 2 maanden).

In dit hoofdstuk wordt met 'RRR' de 'relative replacement rate' bedoeld, hoewel de toe- of afname van de ene soort ten opzichte van de andere niet door één van deze soorten veroorzaakt hoeft te worden. Invloed van milieuveranderingen en andere soorten op ieder van beide soorten afzonderlijk bepalen ook de RRR. De RRR heeft meer te maken met de vorming van nieuwe rozetten (groei) van iedere soort dan met de verdringing van de ene soort door de andere.

Ratiodiagrammen.

Vervanging en verandering in de verhouding waarin L. vulgare en P. maritima voorkomen in de verschillende vegetatietypen kunnen weergegeven worden door middel van ratiodiagrammen (fig. 2.3a en b; fig. 38 t/m 42) en de RRR_{LP} (tabel 15).

Het ratiodiagram is een grafische weergave van

$$\log (Y_L/Y_P)_{t+1} = \log RRR_{LP} + \log (N_L/N_P)_t + \log (W_L/W_P)_t \qquad (20)$$

(paragraaf 2.5.3; De Wit, 1960; De Wit en Van den Bergh, 1965; Braakhekke, 1980).

De ratiolijn is voor te stellen als: $y = a_0 + a_1 x$ met $a_1 = 1$

De interpretatie van het verloop van de ratiolijn is als volgt (Braakhekke, 1980):

- Als de waargenomen ratiolijn evenwijdig aan de diagonaal ($a_1 = 1$) loopt (fig. 2.3a), is de RRR_{LP} onafhankelijk van de rozetfrekwentie (of van de initiële biomassaverhouding). De ratiolijn kan evenwijdig aan en boven

(RRR_{LP} 1) of evenwijdig aan en onder (RRR_{LP} 1) de diagonaal lopen.

- Als de waarnemingen beschreven kunnen worden met een rechte lijn in het ratiodiagram dan mag men met konstante regressiekoëfficiënten a_0 en a_1 werken.
- Als $a_1 \neq 1$ dan is de RRR_{LP} afhankelijk van de rozetfrekwentie (fig. 2.3b). De ratiolijn kan dan kromlijnig zijn (de hoge dichtheden liggen dan steeds aan een andere kant van de ratiolijn dan de lage dichtheden). Wanneer de ratiolijn van links boven de diagonaal naar rechts onder de diagonaal loopt, is er een stabiel evenwicht, als de ratiolijn van links onder naar rechts boven de diagonaal loopt, is er een labiel evenwicht.

4.2. RRR_{LP} over de jaren (Al is de Plantago nog zo snel, de Limonium achterhaalt haar wel).

Het verloop van de bedekkingspercentages van L. vulgare en P. maritima zijn uitgezet in fig. 5 en 6 (zie ook paragraaf 2.5.3, formule (16)).
Als aangenomen wordt dat het geschatte bedekkingspercentage recht evenredig is met de biomassa van beide soorten per oppervlakte-eenheid, kan het biomassa-aandeel van L. vulgare ten opzichte van P. maritima in de vegetatie weergegeven worden volgens fig. 35, 36 en tabel 15. De konklusie die uit fig. 35 en 36 getrokken kan worden is dat in alle vegetatietypen bij beide transekten het biomassa-aandeel van L. vulgare in de tijd toeneemt ten opzichte van dat van P. maritima. De snelheid waarmee dit gebeurt is in de verschillende vegetatietypen verschillend. Bij transekt 10 wordt P. maritima teruggedrongen. Oorzaken kunnen zijn: invloed van milieu-omstandigheden en mogelijk ook invloed van L. vulgare.
Transekt 18 valt in twee delen uiteen: in de lager gelegen vegetatietypen was het aandeel van L. vulgare ongeveer twee maal zo groot, terwijl het aandeel nog steeds langzaam groter wordt. Als dit in een open vegetatie gebeurt, zoals bij transekt 18 in de jaren vijftig, betekent dit dat L. vulgare sneller ruimte inneemt als P. maritima. In de hoger gelegen vegetatietypen heeft P. maritima een groter aandeel dat evenwel langzaan afneemt. L. vulgare kan zich door zijn groeivorm uitbreiden naar opengevallen plaatsen. Mogelijk zijn milieu-omstandigheden als overstroming belangrijk, die sterfte in alle leeftijdsklassen van de P. maritima populatie tot gevolg hebben (Jerling, 1982). Minder overstroming in dit gebied zou kunnen verklaren waarom het proces van vervanging van P. maritima door L. vulgare langzamer gaat dan in het gebied van transekt 10.
Het verloop van de RRR_{LP} per jaar in de tijd is weergegeven in fig. 37. Als

de RRR_{LP} gelijk is aan 1 dan is er evenwicht tussen beide soorten over een bepaalde periode.
Bij transekt 10 ligt de RRR_{LP} vrijwel steeds boven de evenwichtslijn. Het aandeel van P. maritima neemt langzaam verder af ten opzichte van dat van L. vulgare. Hetzelfde is te zien bij transekt 18, alleen verloopt het proces hier nog langzamer en wijkt de RRR_{LP} in de lager gelegen vegetatietypen nog nauwelijks van 1 af. Dit 'evenwicht' wordt mogelijk veroorzaakt door de verschillende mikrohabitats die L. vulgare en P. maritima bezetten: de eerste groeit meer in de kommen en de tweede meer op de bulten. In de hoger gelegen vegetatietypen is het verloop in de richting van een toename van het aandeel van L. vulgare.
De onregelmatigheden die voorkomen in fig. 35 t/m 37 zijn waarschijnlijk veroorzaakt door verschillende schattingen van de bedekking van beide soorten door de verschillende onderzoekers en door jaarinvloeden (tabel 15; Ketner, 1972).
Met behulp van gegevens van Ketner (1972; tabel 14) en eigen waarnemingen is de RRR_{LP} berekend voor het PK-gebied over de jaren 1968 - 1980 (tabel 15) op basis van de bovengrondse biomassa. De voorzichtige konklusie is dat ook in dit gebied het aandeel van P. maritima langzaam terugloopt. Bij deze berekeningen is goed te zien dat de RRR_{LP} voor opeenvolgende jaren bepaald wordt door de al of niet gunstige milieu-omstandigheden gedurende een bepaald jaar voor één van beide soorten.
Hoewel het aandeel van P. maritima in de verschillende gebieden van de Boschplaat afneemt ten opzichte van dat van L. vulgare, wil dit nog niet zeggen dat L. vulgare P. maritima daadwerkelijk verdringt. Dit zou alleen zo zijn als aan de randvoorwaarden voldaan wordt dat de biomassa van de vegetatie konstant blijft en de toename van L. vulgare ten koste gaat (direkt) van P. maritima. Het wordt ingewikkelder als de RRR_{LP} beïnvloed wordt door de totale dichtheid, de onderlinge frekwentieverhouding tussen L. vulgare en P. maritima (de som van de bedekkingspercentages van beide soorten neemt toe bij transekt 18 en blijft gelijk bij transekt 10 (tabel 15), terwijl de bedekking van de vegetatie in de tijd toeneemt) en door de aanwezigheid van andere soorten. Verder als de RRR_{LP} beïnvloed wordt door een toename van de totale biomassa van de vegetatie (fig. 13, 22 en 27), door milieuheterogeniteit (substraat, overstroming, licht) en de korrelatie tussen plantesoorten en milieu (Ketner, 1972; Jefferies, 1977; Jefferies en Perkins, 1977; Don et al., 1981; Jerling, 1982).
De afwijking van de RRR_{LP} van 1 is soms gering. Omdat in de natuur 'alles de tijd heeft', kan deze kleine afwijking grote gevolgen hebben (orde van

grootte van RRR_{LP}: 1.1 per jaar (transekt 18) tot 1.2 per jaar (transekt 10)). De betrouwbaarheid van de RRR_{LP} neemt toe als hij over langere perioden berekend wordt. Helaas zijn er soms weinig waarnemingen over langere perioden, wat de betrouwbaarheid niet ten goede komt.

4.3. RRR_{LP} over één groeiseizoen.

Voor de uitgebreid bemonsterde vegetatietypen (sociatie met L. vulgare (70 vakjes), sociatie met P. maritima (55 vakjes), PL terminale fase (50 vakjes) en het PL in het PK-gebied (30 vakjes)) zijn ratiodiagrammen gemaakt (fig. 38 t/m 42) met behulp van

$$\log (Y_L/Y_P)_{t+1} = \log RRR_{LP} + \log (N_L/N_P)_t + \log (W_L/W_P)_t \qquad (20)$$

De W_L/W_P verhouding is berekend uit het rozetgewicht van L. vulgare en P. maritima in april (tabel 4.1). Aangenomen is dat het aantal rozetten per m^2 ongeveer konstant blijft vanaf eind april. Uit het verloop van de ratiolijn kan de RRR_{LP} geschat worden.

Tabel 4.1 Het rozetgewicht van L. vulgare en P. maritima in april in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) in g.

	L. vulgare	P. maritima
H	0.013	0.0046
M	0.015	0.0056
L	0.031	0.0068

Sociatie met L. vulgare (transekt 18).

De ratiolijn (geschatte regressielijn) voor dit vegetatietype loopt van links boven naar rechts onder de diagonaal (fig. 38). De vakjes met een hoge totale 'populatiedruk' (totale biomassa van de vegetatie in een vakje) liggen in het algemeen verspreid rond de ratiolijn. Dit komt door de grote milieuheterogeniteit, mogelijk samengaand met plaatselijke konkurrentie-effekten van L. vulgare en P. maritima ten opzichte van elkaar. De RRR_{LP} is afhankelijk van de rozetfrekwentie. Bij de soortsverhouding waar de RRR_{LP} groter dan 1 is, breidt L. vulgare zich uit. Wanneer de RRR_{LP} kleiner dan 1 is, breidt P. maritima zich uit. Braakhekke (1980) definieert deze situatie als een globaal evenwicht.

De RRR_{LP}, berekend met de gemiddelde biomassaverhouding van L. vulgare en P. maritima in april en juli in de ongestoorde geoogste vakjes (tabel 4.1 en 5), is 1.04 (zie tabel 4.2). Deze RRR_{LP}-waarde wijst op evenwicht. Dit

Tabel 4.2 De RRR_{LP} (gemiddelde biomassaverhouding van L. vulgare en P. maritima in april en juli 1980) in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M), de sociatie met L. vulgare (L) (transekt 18), het PL terminale fase (transekt 10) en het PL in het PK-gebied.

transekt 18		transekt 10		PK-gebied	
H	1.29	PL	1.98	PL	1.49
M	1.21				
L	1.04				

mogelijke evenwicht wordt in dit vegetatietype waarschijnlijk vooral bepaald door het voorkomen van L. vulgare in de kommen en van P. maritima op de bulten (milieuheterogeniteit). Andere faktoren die een rol spelen zijn: de korrelatie tussen plantesoorten en milieu (hebben L. vulgare en P. maritima dezelfde kans hun levenscyclus te voltooien?) en de verhouding tussen onder- en bovengrondse biomassa van de verschillende soorten, welke afhankelijk kan zijn van milieu- en vegetatiesamenstelling.
Bij frekwentie afhankelijke RRR_{LP} zijn eigenlijk alleen waarnemingen van belang van populaties met eenzelfde 'populatiedruk'. Deze'populatiedruk' is uit te drukken in de totale biomassa per m^2 van de vegetatie of in de 'druk' die rozetten van L. vulgare en P. maritima van elkaar ondervinden (hier is berekend dat 4 rozetten van P. maritima evenveel 'druk' uitoefenen als 1 rozet van L. vulgare).
Het vervangingsprincipe van De Wit (1960) met konstante dichtheid geldt theoretisch alleen als de totale 'populatiedruk' konstant blijft. Het is het verschil tussen de landbouwer die met aantallen rekent en de planten die dat niet doen: planten ervaren een 'druk' (last) van zichzelf of andere soorten (mond. meded. Spitters).

Plantagini-Limonietum (transekt 18).
Het PL bij dit transekt is niet intensief bemonsterd (15 vakjes). De ratiolijn loopt evenwijdig en vlak boven de evenwichtslijn (fig.39). Ook hier liggen de vakjes met dezelfde totale 'populatiedruk' verspreid om de ratiolijn.
Ook in het PL komen kommen en bulten voor, zij het minder uitgesproken als in het vorige vegetatietype. Soorten uit de haliene zand- en slibserie komen naast elkaar voor in een relatief fijn vegetatiepatroon (Don et al., 1981).
De berekende RRR_{LP} uit de van nature voorkomende verhoudingen van L. vulgare en P. maritima in de steekproef is 1.21. Dit betekent dat het aandeel van L. vulgare toeneemt en dat van P. maritima afneemt. In vergelijking met de andere intensief bemonsterde vegetatietypen moet deze uitkomst met grote

voorzichtigheid bekeken worden.

Sociatie met P. maritima (transekt 18).

De ratiolijn voor dit vegetatietype loopt evenwijdig aan en boven de diagonaal (fig. 40). Dit wil zeggen dat de RRR_{LP} groter is dan 1, onafhankelijk van de rozetfrekwentie en dat L. vulgare zich uitbreidt. Er is geen evenwicht. Zie ook de RRR_{LP}-waarde in tabel 4.2 (1.29).
De vakjes met een hoge 'populatiedruk' liggen over het algemeen boven de ratiolijn. Dit betekent dat L. vulgare zwaardere rozetten heeft in vergelijking tot die van P. maritima.
Er is minder reliëf binnen dit vegetatietype (fig. 3 en 7). Het is een soortenrijke vegetatie die er homogeen uitziet. Er zijn weinig open plaatsen (fig. 20; zie het verloop van de éénjarigen (Salicornia stricta en Suaeda maritima) langs het transekt). De oorzaak van de uitbreiding van L. vulgare kan gelegen zijn in de groeivorm en de toename van het aantal rozetten in de tijd. Over dit laatste is niets bekend.
De hoogte boven NAP is negatief gekorreleerd met N_L/N_P en Y_L/Y_P en de overstroming is positief gekorreleerd met N_L/N_P en Y_L/Y_P langs het transekt (tabel 3).

PL terminale fase (transekt 10).

De ratiolijn voor dit vegetatietype kruist de diagonaal (fig. 41). De berekende RRR_{LP} is 1.98 (tabel 4.2). L. vulgare breidt zich uit (L. vulgare heeft een groter aandeel in de vakjes met een hogere 'populatiedruk' dan P. maritima). De helling van de ratiolijn wordt ook beïnvloed door faktoren die onafhankelijk zijn van konkurrentie (bv. overstroming, zoutgehalte) (Braakhekke, 1980). Ook hier is niet duidelijk welke faktoren (biotische zijn ook mogelijk) van invloed zijn op de geleidelijke uitbreiding van L. vulgare. Y_L/Y_P is niet gekorreleerd met overstroming, hoogte boven NAP en sliblaagdikte. N_L/N_P neemt toe met de overstroming en af met de hoogte (tabel 3). Het verloop van de ratiolijn suggereert een stabiel evenwicht (Braakhekke, 1980).

PL in het PK-gebied.

Het verloop van de ratiolijn voor dit vegetatietype lijkt op die voor het vorige (fig. 42). De RRR_{LP} is 1.49 (tabel 4.2). De ratiolijn laat een rozetfrekwentie afhankelijke RRR_{LP} zien. Ook hier liggen de vakjes met een

hoge 'populatiedruk' boven de ratiolijn. Milieufaktoren zijn in dit gebied niet gemeten.

Diskussie en konklusies.

De ratiodiagrammen van de verschillende vegetatietypen zijn verschillend en leveren een verschillende RRR_{LP} op. De RRR_{LP} van de sociatie met L. vulgare (transekt 18) is het laagst (1.04; fig. 38), wat waarschijnlijk samenhangt met de milieuheterogeniteit in dit vegetatietype, wat mogelijkheden voor een evenwicht oplevert. De RRR_{LP} is ongeveer gelijk aan de RRR_{LP} over de jaren (fig. 37, tabel 15).

In de sociatie met P. maritima wordt een hogere RRR_{LP} gevonden (1.29; fig. 40). Deze waarde is hoger dan die van de RRR_{LP} over de jaren (fig. 37, tabel 15). Deze hoge waarde kan iets van de laatste tijd zijn gezien de toename van L. vulgare (fig. 5, tabel 15) in dit vegetatietype. Duidelijk komt ook hier de tweedeling van transekt 18 naar voren (Don et al., 1981). De grootte van de RRR_{LP} zegt iets over de snelheid van 'verdringing'. Gezien de waarde van de RRR_{LP} lijkt het onwaarschijnlijk dat er een evenwichtsituatie ontstaat. De rol van milieufaktoren achter de 'verdringing' blijft belangrijk.

De RRR_{LP} in het PL (transekt 18) is iets lager dan die in de sociatie met P. maritima (1.21 resp. 1.29) (fig. 39). Mogelijk komt dit door een grotere milieuheterogeniteit. Deze waarde is hoger dan die van de RRR_{LP} over de jaren (fig. 37, tabel 15). De ontwikkelingen in dit vegetatietype zijn dezelfde als die in het vorige.

De RRR_{LP} in het PL terminale fase (transekt 10) heeft de hoogst gevonden waarde (1.98; fig. 41). De RRR_{LP} in het PL (PK-gebied) is 1.49 (fig. 42). Beide waarden zijn veel hoger dan die van de RRR_{LP} over de jaren (fig. 37, tabel 15). L. vulgare vergroot waarschijnlijk in hoog tempo zijn aandeel in de vegetatie ten opzichte van dat van P. maritima.

Bedacht moet worden dat deze RRR_{LP}-waarden een groeiseizoensopname van 1980 zijn en dus kunnen afwijken van de RRR_{LP}-waarden over de jaren.

De RRR_{LP} is gebaseerd op de bovengrondse biomassa en rozetaantallen op twee waarnemingstijdstippen. De bovengrondse biomassa wordt sterk bepaald door de milieu-omstandigheden gedurende het groeiseizoen (Ketner, 1972), de aanwezigheid van andere soorten zoals H. portulacoides, en niet alleen door de wederzijdse invloed van L. vulgare en P. maritima. Over het verband tussen de biomassa en een toe- of afname van het aantal rozetten in de loop van de tijd en over wat er 's winters of ondergronds gebeurt, is niets bekend. De

RRR_{LP} zou voor deze kloonvormende soorten juist gebaseerd moeten zijn op veranderingen in het aantal rozetten (funktionele eenheden) en de biomassa. Verder wordt de waarde van de RRR_{LP} bepaald door de heterogeniteit van de vegetatie (patroonkorrel; tabel 3.1) en dus ook door de verdeling van de bemonsterde vakjes langs de transekten (fig. 43 en 44).

4.4. RRR_{LP} binnen één groeiseizoen.

De RRR_{LP} voor de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare is berekend uit de aangelegde proefvlakken met behulp van

$$RRR_{LP} = \frac{(Y_L/Y_P)_{t+1}}{(Y_L/Y_P)_t} \qquad (16)$$

en te vinden in tabel 16. Voor het PL is een ratiodiagram gekonstrueerd (fig. 45).

Sociatie met P. maritima (tabel 16).

Over het hele groeiseizoen is de RRR_{LP} groter dan 1, wat betekent dat L. vulgare zich uitbreidt ten opzichte van P. maritima. In de aangelegde proefvlakken en doordat de RRR_{LP} berekend is aan de bovengrondse biomassa, is het beter te spreken van een grotere biomassatoename van L. vulgare ten opzichte van P. maritima. In het begin van het groeiseizoen groeit P. maritima harder (Ketner, 1972), aan het eind neemt de RRR_{LP} wat af, waarschijnlijk door verschillen in droge stof verdeling over spruit en wortel tussen beide soorten. Ook de bloei heeft met dit verschijnsel te maken (Ketner, 1972). Het verloop van de RRR_{LP} gedurende het groeiseizoen kan in verband gebracht worden met het verloop van het rozetgewicht van L. vulgare en P. maritima (fig. 16).

Eigenlijk is het ook beter om van biomassatoename te spreken in de bemonsterde vakjes in de ongestoorde vegetaties, omdat het verband tussen biomassaverandering en veranderingen in aantallen rozetten niet bekend is. De RRR_{LP} berekend in de aangelegde proefvlakken verschilt van die in de ongestoorde vegetatie. (fig. 38). Dit verschil wordt mogelijk veroorzaakt door de verstoring door het wegsnijden van rozetten en de afwezigheid van andere soorten (bv. A. tripolium, fig. 20) in de aangelegde proefvlakken.

Plantagini-Limonietum (fig. 45, tabel 16).

In het PL is de RRR_{LP} gedurende het groeiseizoen groter dan 1 bij alle mengverhoudingen. L. vulgare heeft een snellere biomassatoename dan P. maritima.

De RRR_{LP} neemt af bij een toenemend aandeel van L. vulgare en een afnemend aandeel van P. maritima in de mengverhouding (fig. 45). De RRR_{LP} is ongeveer even groot als die in de ongestoorde vegetaties. De RRR_{LP} is afhankelijk van de rozetfrekwentie: L. vulgare ervaart een toenemende 'druk' van eigen rozetten bij een toenemende dichtheid. De toenemende RRR_{LP} wordt waarschijnlijk bepaald door de vorming van 'zware' bloeistengels bij L. vulgare.
Het mogelijke evenwicht in het PL is moeilijk te interpreteren vanwege de proefopzet (verstoring, afwezigheid van andere soorten). Verschillen in bewortelingsdiepte als mogelijk evenwichtsmechanisme (Berendse, 1981) zijn niet aangetoond (Roozen mond. meded.; M. de Jong, 1980; fig.19). De hoogte boven NAP, overstroming, ionen en aanwezigheid van andere soorten beïnvloeden de helling van de lijn eveneens.

Sociatie met L. vulgare (tabel 16).
De RRR_{LP} in dit vegetatietype is ook groter dan 1 en groter dan die in de ongestoorde vegetatie. Een eventueel evenwicht in dit vegetatietype wordt mogelijk gemaakt door het min of meer gescheiden voorkomen van L. vulgare en P. maritima in kommen en op bulten.

4.5. Konklusies.

Het algemene beeld van de verschuivingen tussen L. vulgare en P. maritima in verschillende vegetatietypen op verschillende plaatsen over de afgelopen 30 jaar (fig. 5 en 6) wordt min of meer bevestigd door de gedetailleerde onderzoeken (fig. 38 t/m 42, fig. 45, tabel 15 en 16).
De konklusies uit fig. 38 t/m 42 zijn dat tussen de vegetatietypen de gemiddelde RRR_{LP} toeneemt in de reeks sociatie met L. vulgare (1.04), het PL (1.21), de sociatie met P. maritima (1.29) en het PL rond de Eerste Slenk (1.49 - 1.98) en dat binnen een vegetatietype de RRR_{LP} meer toeneemt, naarmate er meer P. maritima is (in bijna alle figuren is a_1 kleiner dan 1). Deze resultaten suggereren stabiele evenwichten voor het onderzochte seizoen.
In alle gebieden vergroot L. vulgare zijn aandeel in de totale biomassa van de vegetatie, zij het met verschillende snelheid. Dit wordt mogelijk gemaakt door milieuheterogeniteit en verschillen in groeivorm (Ketner, 1972; Harper, 1978). Uiteindelijk liggen hieraan fysiologische verschillen tussen L. vulgare en P. maritima ten grondslag (Adriani, 1956, 1958; Weissenböck, 1969; Waisel, 1972; Larcher, 1975). Vertragende mechanismen worden eveneens veroorzaakt door milieuheterogeniteit en de daarmee samenhangende vegetatiesa-

menstelling (fig. 38 t/m 42 en 45). In hoeverre aan deze 'evenwichten' waarde moet worden gehecht en door welke faktoren ze bewerkstelligd worden, is moeilijk te zeggen.

5. SCHATTING VAN DE KONKURRENTIE-EFFEKTEN

5.1. Inleiding.

De konkurrentie-effekten tussen L. vulgare en P. maritima zijn geschat met behulp van 3 modellen:

- het hyperbolische model

$$\frac{1}{W_L} = \frac{1}{W_0} + b_1N_L + b_2N_P + \text{kovariabelen} \qquad (9)$$

$$\frac{1}{W_P} = \frac{1}{W_0} + b_1'N_P + b_2'N_L + \text{kovariabelen} \qquad (10)$$

- het lineaire model

$$W_L = W_0 + b_1N_L + b_2N_P + \text{kovariabelen} \qquad (11)$$

$$W_P = W_0 + b_1'N_P + b_2'N_L + \text{kovariabelen} \qquad (12)$$

- het exponentiële model

$$e^{Y_L} = b_0 + b_1N_L + b_2N_P + \text{kovariabelen} \qquad (13)$$

$$e^{Y_P} = b_0 + b_2'N_P + b_1'N_L + \text{kovariabelen} \qquad (14)$$

W_L, W_P zijn het rozetgewicht (g/rozet) van L. vulgare en P. maritima, W_0 is het gewicht van een vrijstaande rozet en N is de rozetdichtheid (aantal rozetten/m^2). Y_L en Y_P zijn de biomassa per oppervlakte-eenheid (g/m^2) van L. vulgare en P. maritima.

b_1, b_2, b_1' en b_2' zijn regressiekoëfficiënten. b_1 is een maat voor de verandering van W_L (b_1' voor W_P), het rozetgewicht, wanneer een rozet van de eigen soort toegevoegd wordt (intraspecifieke konkurrentie). b_2 is een maat voor de verandering van het rozetgewicht bij toevoeging van een rozet van de andere soort (interspecifieke konkurrentie), evenals b_2'.

b_1/b_2 en b_2'/b_1' laten zien hoeveel maal soort 1 een sterkere konkurrent, of een zwakkere, is voor zichzelf dan voor soort 2. $(b_1/b_2) \times (b_2'/b_1')$ geeft de mate van nichedifferentiatie aan.

Met behulp van de verkregen b's en van nature voorkomende dichtheden van L. vulgare en P. maritima zijn vervangingsdiagrammen gekonstrueerd.

Van het begrip niche bestaan verschillende definities (Grinnell, Elton en Hutchinson in Patten en Auble, 1980; Haefner, 1980). Vooral de benadering van Haefner (1980) is aardig voor dit onderzoek: beschrijving van de levenscyclus van soorten door hiërarchische abiotische milieufaktoren uiteen te rafelen in een verzameling plaatsen in een gebied en door soorten hiërarchisch uiteen te rafelen in aktiviteiten. Deze twee hiërarchische systemen

worden samengesteld door objekten die een co-evolutie doormaken. Deze co-evolutie bestaat uit twee soorten relaties:

1. De 'is een lid van' relatie.
2. De 'staat links van' relatie.

Deze twee relaties vormen een oecosysteem van soorten zoals woorden een zin kunnen vormen.

De genoemde regressiemodellen berusten op het algemeen waargenomen verband tussen biomassa en de rozetdichtheid (fig. 2.2). Het zijn beschrijvende vergelijkingen waar, in geval van natuurlijke vegetaties, de effekten van konkurrentie (interaktie), milieuheterogeniteit en de soort-milieukorrelatie verstrengeld zijn. Deze drie faktoren komen tot uiting in de waarde van de regressiekoëfficiënten (b's).

De twee meest frekwent voorkomende soorten in een vegetatietype naast L. vulgare en P. maritima zijn als kovariabelen aan de vergelijkingen toegevoegd. De waarde van de b's worden door deze soorten mede bepaald.

De vegetatietypen die bestudeerd zijn voor de ongestoorde vegetaties zijn bij transekt 18 de sociatie met L. vulgare (met H. portulacoides en S. stricta als twee belangrijke soorten) en de sociatie met P. maritima (met H. porlacoides en A. tripolium). Bij transekt 10 is het PL terminale fase (met A. tripolium en S. stricta bestudeerd en in het PK-gebied het PL (met F. rubra ssp. litoralis en A. tripolium).

5.2. Ongestoorde vegetaties.

5.2.1. Transekt 18.

Volgens het lineaire model is de W_0 in de sociatie met L. vulgare en die met P. maritima (evenals in de andere vegetatietypen in het algemeen) groter (tabel 17) dan de waargenomen $W_{gemiddeld}$ (tabel 5). De regressiekoëfficiënten zijn doorgaans negatief. Dit wil zeggen dat het rozetgewicht afneemt bij toenemende rozetdichtheid: het konkurrentie-effekt overheerst.

Volgens het hyperbolische model is de W_0 in het algemeen groter (tabel 18) dan de waargenomen $W_{gem.}$ (tabel 5). De regressiekoëfficiënten zijn meestal positief. In dit model is b de oppervlakte/maximale biomassa. Deze wordt kleiner bij toenemende dichtheid van de omringende vegetatie.

Volgens het exponentiële model worden in alle vegetatietypen de opbrengsten van L. vulgare verminderd door de aanwezigheid van P. maritima (tabel 19), terwijl er ook wat negatieve invloed uitgaat van L. vulgare op P. maritima.

Sociatie met L. vulgare.

b_1 is groter dan b_2 (tabel 17), terwijl b_1' en b_2' ongeveer gelijk zijn. Dit betekent dat L. vulgare zichzelf sterker remt dan P. maritima. Dit is ook te zien in fig. 46a: de vervangingslijn van L. vulgare wordt sterker beïnvloed door L. vulgare zelf dan door P. maritima, de vervangingslijn van P. maritima wordt nauwelijks beïnvloed. De andere soorten die in dit vegetatietype voorkomen kunnen hier ook een rol bij spelen.
Daarnaast zijn er aanwijzingen dat niet konkurrentie, maar het bodemvruchtbaarheidsniveau (uitgedrukt als de biomassa van de totale vegetatie) een rol speelt bij het uiteindelijk behaalde rozetgewicht van beide soorten (fig. 47). Mede op grond van het verloop van L. vulgare en P. maritima over de afgelopen 30 jaar in dit vegetatietype (fig. 5, 35 en 37, tabel 15) zou voorzichtig van nichedifferentiatie gesproken kunnen worden. De afwijking (5.20) van $(b_1/b_2) \times (b_2'/b_1') = 4$ (4 rozetten van P. maritima oefenen een even grote 'druk' uit als 1 rozet van L. vulgare, paragraaf 4.3) laat zien dat evenwicht en nichedifferentiatie tot de mogelijkheden behoren.
Ook het hyperbolische model geeft aan dat beide soorten zichzelf sterker remmen dan dat zij de ander remmen en dat nichedifferentiatie mogelijk is (fig. 51a). L. vulgare neemt een groter oppervlak in voor maximale biomassaproduktie dan P. maritima. Er gaat geen konkurrentievermogen uit van L. vulgare (fig. 47,51a, tabel 18: b_1 is groter dan b_2; $b_1/b_2 = 3.95$, $b_2'/b_1' = -1.44$).
Het exponentiële model laat zien dat L. vulgare een 'tegendruk' levert tegen P. maritima en andersom (tabel 19: b_1 en b_1' zijn positief, b_2 en b_2' zijn negatief). Op grond hiervan is evenwicht en nichedifferentiatie mogelijk (fig. 52a en $(b_1/b_2) \times (b_2'/b_1') = 5.84$).

Sociatie met P. maritima.

Volgens het lineaire model is b_1 in dit vegetatietype groter dan b_2 en b_2' groter dan b_1'. Dit betekent dat L. vulgare zichzelf sterker remt dan dat P. maritima L. vulgare remt. Daarnaast wordt P. maritima sterker geremd door L. vulgare dan door zichzelf (tabel 17).
Uit fig. 46b blijkt dat bij hoge rozetdichtheden P. maritima een grote intraspecifieke remming vertoont, terwijl L. vulgare weinig beïnvloed wordt door de veranderingen in aantallen rozetten van P. maritima en van de eigen soort. L. vulgare reageert nauwelijks en P. maritima wel op de 'populatiedruk' (fig. 48). De afwijking van $(b_1/b_2) \times (b_2'/b_1') = 4$ is in dit vegetatietype groter dan in het vorige (6.92), wat op een verschuiving ten gunste van L. vulgare wijst. De veranderingen in bedekking in de tijd van beide soorten

(fig. 5, 35, 37, tabel 15) bevestigen dat L. vulgare ten opzichte van P. maritima toeneemt. Dit alles duidt op een langzame achteruitgang van P. maritima en vooruitgang van L. vulgare. Vervanging van P. maritima door L. vulgare gaat langzaam door het grote aantal rozetten van P. maritima.
Volgens het hyperbolische model breidt L. vulgare zich uit, terwijl P. maritima langzaam achteruit gaat (fig. 51b). b_1 is weliswaar kleiner dan b_2, maar P. maritima wordt negatief beïnvloed door de omringende vegetatie. De waarde voor nichedifferentiatie is laag (0.50, tabel 18). L. vulgare breidt zich waarschijnlijk meer uit door opengevallen plaatsen in te nemen dan door 'druk' uit te oefenen op P. maritima, afhankelijk van de mengverhouding op een bepaalde plaats (zie de symmetrie van het vervangingsdiagram).
Het exponentiële model geeft evenwicht en nichedifferentiatie aan tussen L. vulgare en P. maritima (b_1/b_2 = -26.62 en b_2'/b_1' = -1.87: er gaat geen konkurrentievermogen uit van beide soorten op elkaar en de intraspecifieke konkurrentie van L. vulgare overheerst; fig. 52b, tabel 19).

Vegetatiebeeld in het gebied van transekt 18.

De gewogen waarden van de verschillende b's, van b_1/b_2, van b_2'/b_1' en van $(b_1/b_2) \times (b_2'/b_1')$ zeggen iets in het algemeen over de konkurrentie-effekten van L. vulgare en P. maritima ten opzichte van elkaar langs de gradiënt (Spitters, 1982; tabel 17 t/m 19).
Hoewel in de overige vegetatietypen de steekproefomvang klein is en de uitkomsten daardoor onbetrouwbaarder, komt ongeveer het volgende beeld naar voren. L. vulgare wordt sterker geremd door rozetten van de eigen soort dan door P. maritima (tabel 17). P. maritima wordt sterker geremd door L. vulgare dan door zichzelf. L. vulgare zal zich in de komende tijd verder uitbreiden. De snelheid waarmee dit gebeurt zal van vegetatietype tot vegetatietype verschillen.
Volgens het hyperbolische model (tabel 18) heeft L. vulgare gemiddeld evenveel oppervlak nodig voor de maximale biomassaproduktie als P. maritima (0.242, resp. 0.249). Vanuit L. vulgare gezien is deze soort een sterkere konkurrent voor zichzelf dan dat P. maritima dat is voor L. vulgare (b_1/b_2 = 3.61) en P. maritima is voor zichzelf een sterkere konkurrent dan L. vulgare (b_2'/b_1' = 0.096). Nichedifferentiatie is dan ook mogelijk.
Het exponentiële model (tabel 19) geeft in het algemeen aan dat er evenwicht is, omdat er geen konkurrerend vermogen uitgaat van beide soorten op elkaar.

5.2.2. Transekt 10.

Volgens het lineaire model zijn in dit gebied de b's in het algemeen negatief wat op konkurrentie kan wijzen. Ook de geschatte W_0 (tabel 17) is groter dan de waargenomen $W_{gem.}$ (tabel 5).
Volgens het hyperbolische model overheerst het konkurrentie-effekt van L. vulgare op P. maritima (tabel 18) en wordt het rozetgewicht van P. maritima beïnvloed door de omringende vegetatie en abiotische milieufaktoren.
Volgens het exponentiële model is weer nichedifferentiatie mogelijk door een grotere intraspecifieke konkurrentie dan interspecifieke (b_1/b_2 en b_2'/b_1' zijn in het algemeen negatief; tabel 19).

PL terminale fase.

Volgens het lineaire model is b_1 in dit vegetatietype groter dan b_2 en b_1' groter dan b_2'. Zowel L. vulgare als P. maritima remmen zichzelf sterker dan dat ze de ander remmen (tabel 17). De intraspecifieke konkurrentie van L. vulgare is groter dan die van P. maritima.
Fig. 46c laat echter zien dat L. vulgare P. maritima remt. Een verklaring hiervoor is dat andere soorten of milieu-omstandigheden in dit vegetatietype dit effekt veroorzaken.
Het effekt van L. vulgare op P. maritima kan ook verklaard worden door het verschijnsel dat L. vulgare positief reageert op een hoger bodemvruchtbaarheidsniveau, terwijl P. maritima in rozetgewicht achteruit gaat bij toenemende 'druk' van de totale vegetatie (fig. 49). Uit deze resultaten is het moeilijk om een konklusie tot nichedifferentiatie te trekken.
Volgens het hyperbolische model remmen beide soorten zichzelf het sterkst (b_1 is groter dan b_2, b_1' is groter dan b_2', $b_1/b_2 = 2.24$, $b_2'/b_1' = 0.51$, $(b_1/b_2) \times (b_2'/b_1') = 1.13$; tabel 18). Hierdoor is evenwicht mogelijk (fig. 51c). Het resultaat van fig. 49 maakt dit weer onzeker.
L. vulgare oefent volgens het exponentiële model geen invloed uit op P. maritima ($b_1 = -0.095$) en P. maritima beïnvloedt L. vulgare ($b_2 = -0.208$). Vanuit P. maritima gezien remt P. maritima zichzelf niet ($b_1' = 0.045$), terwijl er interspecifieke konkurrentie van L. vulgare uitgaat ($b_2' = -0.103$). Samen met een hoge rozetdichtheid van P. maritima kan dit leiden tot evenwicht (fig. 52c, tabel 19).

Vegetatiebeeld in het gebied van transekt 10.

De gewogen waarden volgens het lineaire model geven voor dit gebied ongeveer

hetzelfde te zien als voor het PL terminale fase. De waarde voor nichedifferentiatie is verder gedaald. Gezien het verloop van L. vulgare en P. maritima in de afgelopen 30 jaar (fig. 6) is het onwaarschijnlijk dat er een evenwichtsituatie in dit gebied heerst. L. vulgare zal zich mogelijk langzaam verder blijven uitbreiden.
Beide soorten remmen zichzelf minder dan dat ze de ander remmen volgens het hyperbolische model (b_1 en b_1' zijn kleiner dan b_2 en b_2'; tabel 18). De invloed van L. vulgare op P. maritima is groter (b_2'/b_1' = 10.41) dan de invloed van P. maritima op L. vulgare (b_1/b_2 = 0.64). Nichedifferentiatie is dan onwaarschijnlijk (fig. 6).
Volgens het exponentiële model is er geen intra- en interspecifieke konkurrentie (b_1 is groter dan b_2, b_1/b_2 = -1.51, b_1' is groter dan b_2', b_2'/b_1' = 0.0081; tabel 19). Nichedifferentiatie is dan ook mogelijk.

5.2.3. PL in het PK-gebied.

Volgens het lineaire model is de intraspecifieke konkurrentie van L. vulgare groter dan de interspecifieke (zie b_1/b_2 en b_2'/b_1'; tabel 17). Dit blijkt ook uit het vervangingsdiagram (fig. 46d).
Uit fig. 50 komt naar voren dat bij L. vulgare het rozetgewicht afneemt onder invloed van de 'druk' van de totale vegetatie, terwijl die van P. maritima toeneemt bij stijgende bodemvruchtbaarheid. Waarschijnlijk wordt L. vulgare meer beïnvloed door de omringende vegetatie dan door P. maritima. Een evenwicht is niet waa'schijnlijk in dit vegetatietype.
Volgens het hyperbolische model is de intraspecifieke konkurrentie van beide soorten groter dan de interspecifieke (b_1 en b_1' zijn groter dan b_2 en b_2', b_1/b_2 = 2.50 en b_2'/b_1' = -6.83; tabel 18). L. vulgare reageert negatief op de 'vegetatiedruk' en P. maritima reageert positief op het bodemvruchtbaarheidsniveau (fig. 50). De aanwezigheid van L. vulgare doet het rozetgewicht van P. maritima toenemen (fig. 51d).
Volgens het exponentiële model overheerst de interspecifieke konkurrentie uitgaande van P. maritima (b_1/b_2 = -2.49, b_2'/b_1' = 0.29; tabel 19). Omdat L. vulgare zichzelf ook wat remt (b_1 = 0.58) is misschien evenwicht mogelijk (fig. 52d).

Diskussie.

Regressiekoëfficiënten.

Konklusies trekken uit deze resultaten en in hoeverre zonering en suksessie

hierdoor bepaald worden, is moeilijk vanwege de verstrengeling vna de effekten van konkurrentie, de milieuheterogeniteit en de soort-milieukorrelatie. Bovendien is in de meeste vegetatietypen de steekproefomvang klein, wat de waarden van de b's beïnvloedt. Hieraan is enigszins tegemoet gekomen door de gewogen waarden van de b's te berekenen en de b's met de kleinste variantie het zwaarst te wegen (Spitters, 1982).

De grote invloed van milieuheterogeniteit is te zien in fig. 47 t/m 50. De spreiding van de punten is groot en de korrelatie van de regressielijn met de punten is laag. Verder zijn extrapolatie met het lineaire model riskant, omdat het kromlijnige verband tussen rozetgewicht en -dichtheid als zijnde recht is verondersteld.

De regressiekoëfficiënten worden beïnvloed door:

1. Interakties tussen de planten, waarbij de planten elkaar in hun groei beïnvloeden.
   a. Konkurrentie om voedingsstoffen die beide soorten nodig hebben voor hun groei en die beperkend kunnen zijn. De regressiekoëfficiënten worden negatief als bij een hoge rozetdichtheid (N) het rozetgewicht (W) daalt door konkurrentie om voedingsstoffen.
   b. Andere interakties tussen planten waarbij hun groei beïnvloed wordt bv. door aantasting van schimmels (M. de Jong, 1980; A. Beeftink, 1980; F. de Jong, 1982) of het meer aeroob maken van de bodem via aerenchymbevattende wortels of via mycorrhiza (Boullard, 1958). Onder invloed hiervan kunnen de b's positief of negatief worden.
2. Heterogeniteit van het milieu.
   a. Het veld bestaat uit een groot aantal verschillende, kleine homogene mikromilieus, waarbinnen verschillende konkurrentieverhoudingen heersen tussen soorten. Er wordt nichedifferentiatie gemeten als soort 1 in milieu 1 sterker is en soort 2 in milieu 2 (Braakhekke, 1980; Berendse, 1981). De schaal (ruimtelijk en temporeel) kan dan een probleem worden.
   b. Geen random verdeling van de planten (rozetten) over het milieu. Een maat hiervoor is de korrelatie tussen milieu en de rozetdichtheid (N). De verdeling van de planten over het milieu wordt beïnvloed door:
      - verschillen in zaadverspreiding (M. de Jong, 1980; Jerling, 1982).
      - verschillen in kiemings- en vestigingskansen tussen de milieus (Grubb, 1977; Harper, 1977).
      - ten gevolge van konkurrentie in het verleden bevat ieder milieu vooral rozetten (bij groei) of planten (bij reproduktie) van die soort die

in dat milieu het best voldoet (Grubb, 1977; Harper, 1978).
- verschil in 'druk' van de totale vegetatie ter plaatse.
- de soort verandert haar milieu (op de kwelder ook allogene invloeden).

Hoe ouder de planten en het vegetatietype (Beeftink, 1979; Don et al., 1981) des te sterker de milieu-rozetdichtheid korrelatie. Een aanwijzing voor deze korrelatie kan de patroonkorrel van een soort in een heterogeen milieu zijn (tabel 3.1, fig. 3.3 en 3.4). Het vegetatiepatroon kan beïnvloed worden door immi- en emigratie van soorten in elkaars habitat (Grubb, 1977; Braakhekke, 1980).

3. De grootte van het proefvlak als konkurrentie-eenheid.
   Bij een hoge mate van diffuse konkurrentie is de effektieve soortensamenstelling niet die in het bestudeerde proefvlak, maar die in een groter gebied (mond. meded. Spitters). Hieraan is tegemoet gekomen door de bemonsteringsmethode (zie paragraaf 2.3).
   Diffuse konkurrentie kan veroorzaakt worden door de onderlinge relaties tussen de rozetten en hun wortels en die tussen rozetten langs een rhizoom. De waterpotentiaalgradiënt binnen een rhizoom is daarbij de stuwende kracht (Tietema, 1981, hoofdstuk 5).
   De mate van diffuse konkurrentie samen met de mate en het patroon van milieuheterogeniteit bepaalt de ruimtelijke schaal van bemonstering (mond. meded. Spitters).

Opvallend is dat bij P. maritima bijna geen b's van het lineaire model signifikant is en ook enkele male positieve waarden gevonden worden. Bij L. vulgare zijn vrijwel alle b's negatief in het lineaire model. Misschien wordt het rozetgewicht van P. maritima meer bepaald door groeiplaatsverschillen dan dat van L. vulgare, dat meer bepaald wordt door het bereiken en innemen plaatsen met 'gunstige' omstandigheden. Mogelijk houdt dit verband met de verschillen in groeivorm (Noble, 1976, 1979; Harper, 1978; Tietema, 1981): de langere rhizomen van L. vulgare kunnen 'ongunstige' gebiedjes makkelijker en sneller overbruggen.
Nichedifferentiatie berust waarschijnlijk meer op milieuheterogeniteit dan op principes voor nichedifferentiatie in homogene milieus (Braakhekke, 1980).

Vergelijking van de drie modellen.

1. Het lineaire model (fig. 46) laat een zeer grote RYT zien voor de twee vegetatietypen bij transekt 18 (uitgerekend volgens formule (2); de aantallen rozetten van L. vulgare en P. maritima zijn in dezelfde orde van grootte als in de natuurlijke situatie). Dit komt vooral door de dominan-

tie van L. vulgare en P. maritima in één van beide vegetatietypen. In het PL terminale fase (transekt 10) wordt P. maritima geremd door L. vulgare en andere milieufaktoren (RYT kleiner dan 1).

2. Het hyperbolische model is mogelijk gevoeliger voor de wederzijdse beïnvloeding van L. vulgare en P. maritima (zie de holle en bolle lijnen in de vervangingsdiagrammen).
3. Het exponentiële model is gebaseerd op de opbrengst per oppervlakte-eenheid. Het lijkt meer gevoelig te zijn voor het aantonen van nichedifferentiatie en de afhankelijkheid van de soorten van hun frekwentie in de deelgebiedjes waar ze dominant zijn. Verder is het model gevoelig voor de ligging van de RYT en daarmee voor de mate van nichedifferentiatie en het trajekt van de mengverhoudingen waar nog evenwicht mogelijk is. Bv. de sociatie met L. vulgare heeft een grotere RYT over een breder trajekt dan de andere vegetatietypen (fig. 52).

b_1/b_2 en b_2'/b_1' uitgerekend volgens de verschillende modellen verschillen niet signifikant van elkaar (Spearman rangkorrelatietoets (Zijp, 1974); tabel 20). Het is moeilijk om het beeld verkregen uit de vervangingsdiagrammen te vergelijken met dat uit de ratiodiagrammen (fig. 38 t/m 42). De vervangingsdiagrammen zijn gebaseerd op het rozetgewicht op één oogsttijdstip. De ratiodiagrammen zijn gebaseerd op de opbrengst per oppervlakte-eenheid op twee oogsttijdstippen, wat de kans op het vinden van evenwichten en nichedifferentiatie vergroot.

Op grond van deze modellen kan al of niet van nichedifferentiatie gesproken worden voor het seizoen 1980. De veranderingen in de verhouding waarin L. vulgare en P. maritima voorkomen over de afgelopen 30 jaar spreken deze resultaten soms tegen. Aan soortspecifieke behoeften kan in de loop van de tijd niet meer voldaan worden door geleidelijke veranderingen van het milieu. De waarde voor nichedifferentiatie ($(b_1/b_2) \times (b_2'/b_1')$, tabel 17 t/m 19) is afhankelijk van het milieu. In een bepaald vegetatietype kan het konkurrerend vermogen van een rozet van L. vulgare gelijk zijn aan dat van een wisselend aantal rozetten van P. maritima. Dit kan zich uiten in het vegetatiepatroon en zonering die in de loop van de tijd kunnen veranderen.

5.3. Aangelegde proefvlakken bij transekt 18.

Aan de hand van de opbrengsten is in de proefvlakken het gemiddelde rozetgewicht berekend. Vanwege de onvolledige vervanging is nu voor het aantal rozetten dat er had moeten staan de opbrengst berekend (tabel 21). De relatieve opbrengsten zijn uitgezet in vervangingsdiagrammen (fig. 53).

Sociatie met P. maritima.

In de sociatie met P. maritima (hoge niveau) is de biomassatoename van de rozetten van P. maritima groter dan die van L. vulgare (vergelijk ook de rozetgewichten van P. maritima en L. vulgare in tabel 4.1 met die in tabel 6). Aan het eind van het seizoen is de RYT duidelijk groter dan 1. Door het wegsnijden van rozetten komt er per rozet meer reservevoedsel uit de wortelstokken beschikbaar. P. maritima heeft hier meer voordeel van dan L. vulgare (zie ook de gewichtstoename van de rozetten bij hoge en lage dichtheid bij beide soorten, tabel 6). Waarschijnlijk wordt hierdoor een RYT van groter dan 1 aan het eind van het seizoen bereikt.
Doordat er alleen maar een 50 - 50 mengverhouding in dit vegetatietype is, is het verloop van de lijnen niet erg betrouwbaar.

Plantagini-Limonietum.

In dit vegetatietype hebben de vervangingslijnen naar alle waarschijnlijkheid een sigmoïde vorm. In de loop van het groeiseizoen verandert de RYT van kleiner dan 1 (veroorzaakt door droogte en oplopend zoutgehalte in het bodemvocht) naar groter dan 1 in september. Braakhekke (1980) en Berendse (1981) verklaren S-vormige vervangingsdiagrammen (met RYT = 1 en RYT groter dan 1) met rozetfrekwentie afhankelijke crowding koëfficiënten (k in formule (1)) die samengaan met nichedifferentiatie, omdat de ene soort zijn levensbehoeften uit een ander deel van het milieu betrekt dan de andere. L. vulgare is in het ene deel een sterkere konkurrent ten opzichte van P. maritima en P. maritima is dat in een ander deel. Dit wordt ook geïllustreerd door de gelijke opbrengst van L. vulgare en P. maritima in monokultuur.
In deze gevallen zouden evenwichten tussen L. vulgare en P. maritima mogelijk zijn in een heterogeen milieu dat onderverdeeld is in 'homogene' gebiedjes, waar beide soorten in het gebiedje waarin ze dominant zijn intraspecifieke konkurrentie ondervinden die groter is dan de interspecifieke.

Sociatie met L. vulgare.

In dit vegetatietype behaalt L. vulgare te allen tijde een grotere opbrengst dan P. maritima. Aan het begin van het groeiseizoen is er geen interaktie. In juli is de biomassa van P. maritima relatief meer toegenomen dan die van L. vulgare, zonder dat L. vulgare beïnvloed wordt door P. maritima. De RYT is groter dan 1 geworden. In dit vegetatietype groeit L. vulgare vooral in de kommen en P. maritima op de bulten. Hierdoor is er sprake van nichedifferentiatie. In september zijn de relatieve opbrengsten van beide soorten ge-

daald en is de RYT kleiner dan 1 geworden. Deze daling is waarschijnlijk het gevolg van transport van assimilaten naar de wortelstokken.
De afname in opbrengst en de daling van de RYT zet in de sociatie met L. vulgare eerder in dan in de andere vegetatietypen, doordat de milieu-omstandigheden hier het eerst verslechteren.
In de sociatie met L. vulgare en in het PL is één of andere vorm van nichedifferentiatie aanwezig, terwijl uit deze proef naar voren komt dat P. maritima in de sociatie met P. maritima een grotere biomassatoename vertoont als L. vulgare.
Volgens het hyperbolische model is de intraspecifieke konkurrentie van beide soorten op alle oogsttijdstippen groter dan de interspecifieke konkurrentie (b_1 en b_1' zijn groter dan b_2 en b_2'; tabel 22). Tussen mei en juli neemt het konkurrerend vermogen van L. vulgare toe van 3.20 tot 3.52. In juli gaat er geen konkurrerend vermogen uit van L. vulgare naar P. maritima (b_2'/b_1' = -0.148). Deze resultaten wijzen in de richting van nichedifferentiatie.

6. KIEMING

6.1. Inleiding.

Onderzoek naar het gedrag van kieming van zoutplanten kan een antwoord geven op de vraag waar en hoe kieming zal plaatsvinden en hoe snel een soort zich kan vestigen in een bepaalde habitat. De verschillende mogelijkheden om te kiemen onder zoute omstandigheden kan de vegetatiezonering of het ruimtelijke patroon waarin een soort voorkomt, verklaren (Rozema, 1978). Onder invloed van de milieu-omstandigheden kunnen de belangrijkste kwelderplanten zich tegelijkertijd vestigen of een gebied snel koloniseren met slechts één of twee soorten (Ranwell, 1972).
Plantesoorten hebben specifieke behoeften om hun levenscyclus te kunnen voltooien. Op verschillende plaatsen en tijden kunnen deze behoeften aanwezig zijn als een kombinatie van milieufaktoren met een bepaalde kans. Door de regeneratie van soorten kunnen vegetatietypen voor een bepaalde periode bestaan of overgaan in een ander vegetatietype (Grubb, 1977; Beeftink, 1979; Don et al., 1981). Kieming en vestiging vindt plaats op die plaatsen die daarvoor geschikt zijn ('safe sites', Harper, 1977, hoofdstuk 5; Van Loon, 1979). Deze plaatsen kunnen ieder jaar weer ergens anders liggen (M. de Jong, 1980; A. Beeftink, 1980; Jerling, 1982).

L. vulgare.

De kiemplantdichtheid van L.vulgare neemt toe van de lage naar de hoge kwelder en valt niet samen met de verdeling van volwassen individuen van laag naar hoog op de kwelder. Dit komt door het opwaartse transport van zaad in de bloeiwijzen met de vloedstroom. Bloeiwijzen met zaad worden als vloedmerk op de hoge kwelder afgezet. Op de lage kwelder wordt zaad vooral aan de randen van Spartina anglica-pollen afgezet. Verder kunnen toevallige afzettingen van zaad op de lage kwelder plaatsvinden door de ebstroom en door de wind (M. de Jong, 1980).
De hogere kiemplantdichtheid ($\pm$ 20 zaden/m^2) op de hoge kwelder speelt een rol bij de handhaving van de daar aanwezige subpopulatie. Groei (toename van het aantal rozetten) is onmogelijk door de aanwezigheid van een dichte vegetatie (bv. van F. rubra ssp. litoralis). Kieming en vestiging kunnen hier toch plaatsvinden op plaatsen die opengevallen zijn door vloedmerkpakketten of de werking van ijsschotsen (Beeftink, 1977; M. de Jong, 1980; A. Beeftink, 1980). Kiemplanten op de lage kwelder veroorzaken een uitbreiding van de populatie. Sukses bij kieming en vestiging is hier afhankelijk van de werking van de

branding,overstromingseigenschappen, het reliëf en de beschikbaarheid van water, O_2 en voedingsstoffen (Boorman, 1967, 1968; Ranwell, 1972; Waisel, 1972; Rozema, 1978; Van Loon, 1979; M. de Jong, 1980).
De kieming vindt plaats in het voorjaar (voornamelijk in mei, tijdens het samengaan van weinig overstroming en veel neerslag (M. de Jong, 1980)). Onder gunstige omstandigheden kan L. vulgare ook kiemen in het vroege najaar, maar deze kiemplanten hebben een grote sterftekans. De groei van de kiemplanten komt in de zomer meestal nagenoeg tot stilstand door water- of lichtgebrek (Schat, 1978).
Sterfte van kiemplanten wordt vooral veroorzaakt door droogte, lichtgebrek, overslibbing, erosie en aantasting door meeldauw (Erysiphe communis).
Verjonging door middel van kiemplanten speelt in het PL geen rol van betekenis (M. de Jong, 1980).

P. maritima.

Jerling (1982) vond voor P. maritima dat de dichtheidspiek van de volwassen individuen langs een hoogtegradiënt niet samenviel met de verdeling van de kiemplantdichtheid. In de hoger gelegen vegetatietypen vinden weinig vestigingen plaats, dit in tegenstelling tot de lager gelegen vegetatietypen waar meer kieming en vestiging voorkomt.
Licht is een belangrijke faktor voor de kieming (Arnold,1973; Blom, 1978; Jerling, 1982). In lager gelegen meer open vegetaties kan P. maritima kiemen (tot 700 kiemplanten/m^2; Schat, 1978), terwijl overstroming, zout en erosie belangrijke faktoren zijn bij de sterfte van kiemplanten. Kieming en sterfte worden in de lager gelegen vegetatietypen vooral bepaald door abiotische milieufaktoren (dichtheidsonafhankelijk). In de hoger gelegen vegetatietypen verhinderen gebrek aan licht door een hogere vegetatiebedekking en grotere hoeveelheden humus de kieming. Hier zijn dus biotische faktoren belangrijker (Jerling, 1982).
P. maritima heeft zich op sommige plaatsen op de Boschplaat massaal kunnen vestigen (transekt 10 en de hogere delen van transekt 18, fig. 5 en 6). Dit hing waarschijnlijk vooral samen met de hoogteligging boven NAP van het terrein en de hoogte van de vloeden en het zandig substraat. Na verloop van tijd nam het aandeel van P. maritima in de vegetatie af. Belangrijke faktoren kunnen daarbij zijn:

- de kieming en vestiging neemt af of wordt verhinderd door lichtgebrek, overstroming, ethyleenvorming in de bodem, slechte verspreiding, overslibbing en droogte (Schat, 1978; Jerling, 1982).
- de kolonisatie van gebieden wordt bepaald door de groeivorm van de individuen.

Tijdens dit onderzoek zijn geen kiemplanten van P. maritima op de Boschplaat ten zuiden van de Stuifdijk gevonden. Wel op de strandvlakte ten noorden van de Stuifdijk. Het verschil tussen deze terreinen is vooral de meer open vegetatie op een zandig substraat op de strandvlakte en de opslibbing ten zuiden van de Stuifdijk (fig. 2 t/m 4). Schat (1978) en Jerling (1982) vonden wel kiemplanten van P. maritima op slibhoudend substraat. Zaden van P. maritima kiemen niet in oplossingen met een zoutkonsentratie die 75% van die van zeewater is (Waisel, 1972). Of zaden direkt na de zaadval kunnen kiemen of niet, is niet zeker (Arnold, 1973; Blom en Van Heeswijk, 1981). Jerling (1982) vond dat P. maritima door een hoge gemiddelde kieming ondervertegenwoordigd was in de zaadbank. Volgens Blom en Van Heeswijk (1981) vindt vestiging plaats door een snelle groei als gevolg van een grote hoeveelheid reservevoedsel in het zaad. Het voedingsstoffenniveau is ook belangrijk: bij een klein aanbod is er een lage groeisnelheid van de kiemplanten (Kuiper, 1979).

6.2. Kiemingsproef in het veld.

Na 2 weken zijn er in het gebied van transekt 18 in de sociatie met P. maritima (hoge niveau) in de proefvlakken op en in slib geen kiemplanten van P. maritima gevonden. In de proefvlakken waar de sliblaag door een zandlaag vervangen was, kiemden 2 zaden op het zand en 11 in het zand (kieming 2% en 11%). In de sociatie met L. vulgare kiemden geen zaden.
Op de strandvlakte kiemden in het hoger gelegen begroeide gebied in het zand geen zaden en op het zand 22 - 26 zaden (22 - 26%). In het lager gelegen onbegroeide gebied kiemden geen zaden, waarschijnlijk door de ongunstige invloed van een wierlaag.
Het type substraat blijkt een grote invloed uit te oefenen op de kieming van P. maritima. Zand of een lage slibfraktie in het substraat blijken gunstig voor de kieming, hetgeen een verklaring kan zijn voor het feit dat P. maritima in de beginfase van de vegetatie-ontwikkeling op de Boschplaat op verschillende plaatsen massaal heeft kunnen kiemen en vestigen. De invloed van zand was nog groot, want de opslibbing was pas begonnen.
Wat nu de uiteindelijke faktor in het slib is die de kieming van P. maritima verhindert, is niet duidelijk. Het zou bv. het zoutgehalte, de waterpotentiaal, de O_2-voorziening of ethyleenvorming kunnen zijn.
Ook de overstroming is van invloed op de kieming. Hoe groter de overstroming, des te minder kieming (geen kieming in de sociatie met L. vulgare).

Na 3 weken waren alle planten dood, waarschijnlijk als gevolg van de droogte en de overstroming. In het onderzoek van Schat (1978) gingen alle kiemplanten van P. maritima in de loop van het seizoen dood. Ook Jerling (1982) meldt een grote sterfte van kiemplanten en juvenielen in de eerste drie jaar van de levenscyclus, veroorzaakt door lichtgebrek, zout, overstroming en mogelijk ook zelfdunning.

6.3. Kiemingsproef in het laboratorium op een waterpotentiaalgradiënt.

Het doel van deze proef was te onderzoeken welke faktor in het slib verhindert dat zaden van P. maritima kunnen kiemen in het veld.
In een voorbereidende proef om te zien hoe ver gegaan moest worden met de zoutkonsentraties, is tegelijkertijd een scheiding gemaakt tussen een eventueel toxisch en osmotisch effekt van NaCl door zaden van L. vulgare en P. maritima ook te kiemen te leggen bij verschillende PEG-konsentraries (1000 mMol NaCl/l bleek overeen te komen met 47.2 bar, 1000 PEG met 22.0 bar en 2000 PEG met 65.9 bar). PEG is een osmoticum.
De resultaten van de kiemingsproef staan vermeld in tabel 23 t/m 26 en fig. 54 t/m 56.

L. vulgare.
Uit fig. 54 en tabel 23 en 24 blijkt dat de kieming van L. vulgare minder geremd wordt door PEG omdat de osmotische waarde van PEG in het milieu lager is. Toxische werking van NaCl is niet aangetoond. Hoogstens dat de kiemingssnelheid bij 400 mMol NaCl/l wat lager is dan bij 1000 PEG (fig. 55).
De halfwaardetijd (aantal dagen dat verstrijkt voordat 50% van de zaden gekiemd is) is in de voorbereidende proef (lagere zoutkonsentraties) wisselend, maar bij de hogere zoutkonsentraties is duidelijk te zien dat deze toeneemt bij stijgende zoutkonsentratie (fig. 56, tabel 26).

P. maritima.
Het zaad van P. maritima kiemde slecht. In de voorbereidende proef kiemde P. maritima langzamer en in kleinere aantallen dan L. vulgare bij deze lage zoutkonsentraties (tabel 23). In de tweede proef kiemde P. maritima nog slechter.
Wat wel duidelijk is, is dat P. maritima vanaf 400 mMol NaCl/l niet meer kiemt. Dit is in overeenstemming met de resultaten van Waisel (1972) (tabel 23 en 24). Bij 1000 PEG kiemde P. maritima niet. Toxische werking van NaCl

kon ook bij deze soort niet aangetoond worden.
De zaden van P. maritima kiemen het best in zoet water. Naarmate de zoutkonsentratie toeneemt ontkiemen er minder zaden en verloopt de kieming langzamer (Waisel, 1972; Stoof-Van Vliet, 1976).
Opmerkelijk was dat de zaden van P. maritima met NaCl in het milieu een slijmlaag vormden en met PEG niet. Harper (1977; blz. 115-117) noemt als funkties voor de slijmlaag: vasthechting (hierdoor bewegen ze zich over korte afstand voort), het vergroten van de kontaktzone van het zaad met de gronddeeltjes en vergroting van het oppervlak waardoor water naar het zaad kan stromen. Hierdoor wordt het zaad ongevoeliger voor schommelingen in de watervoorziening. Mogelijk dat deze funkties van voordeel zijn in het kwelder-milieu.
De bodemtemperatuur speelt ook een belangrijke rol bij de kieming. De drempeltemperatuur voor de kieming is 8 °C. De hoogste kieming treedt op in het licht bij 18 °C na 14 dagen (Arnold, 1973). Blom (1978) geeft als temperatuurtrajekt 18 - 24 °C in het licht. De resultaten van de kiemingsproef van P. maritima bij verschillende temperatuur (tabel 25) bevestigen dit.

6.4. Konklusies.

Kieming en vestiging zijn de belangrijkste faktoren bij de verschuivingen in de vegetatie van L. vulgare en P. maritima. P. maritima kiemt niet meer in de bestaande vegetatietypen op de Boschplaat ten zuiden van de Stuifdijk. Verjonging door nieuwe individuen vindt niet meer plaats en dit heeft grote gevolgen voor het aandeel van de soort ten opzichte van L. vulgare en andere soorten.
P. maritima zal zich misschien alleen nog kunnen handhaven in het Jg (Jerling, 1982). Verder zal P. maritima zich op de strandvlakte kunnen uitbreiden.
Door een samenloop van omstandigheden (overstroming, neerslag, zandig substraat, open vegetatie) op de Boschplaat zijn in het verleden voorwaarden geschapen, waardoor P. maritima zich massaal kon vestigen. De omstandigheden zijn daarna zodanig veranderd dat P. maritima te maken kreeg met soorten die zich onder de nieuwe omstandigheden konden vestigen. Oecologisch gezien kwam P. maritima in een geïsoleerde positie terecht en de soort zal geleidelijk verdwijnen.

7. AANVULLENDE PROEVEN

7.1. Beperkende faktoren in het veld.

7.1.1. Bemestingsproef bij transekt 18.

Aantal rozetten (tabel 27).
De waargenomen rozetdichtheden zijn afhankelijk van de plaats waar het proefvlak uitgelegd is en niet van de bemesting. Het aantal rozetten verandert vanaf eind april niet meer. Dit gegeven werkt ook door in de uitkomsten van de toename van de biomassa van L. vulgare en P. maritima.

Biomassa per proefvlak (tabel 27 en 28).
Op het eerste oogsttijdstip (4½ week na de bemesting) is er al een flinke toename van de biomassa opgetreden (59 %), met name bij P. maritima in de sociatie met P. maritima. Wel moet rekening gehouden worden met het grotere aantal rozetten van P. maritima in de met N bemeste proefvlakken. De toename bij L. vulgare is minder bij ongeveer hetzelfde aantal rozetten (tabel 28). De toename in biomassa bij P-bemesting van P. maritima is minder (16 %; tabel 28) bij een ongeveer even groot aantal rozetten. P-bemesting heeft geen effekt op de biomassa van L. vulgare.
In de sociatie met L. vulgare veroorzaakt N-bemesting ook een toename van de biomassa. Deze is lager (12 %; tabel 28) dan in de sociatie met P. maritima. Beide soorten profiteren er ongeveer evenveel van. P-bemesting laat geen effekt zien. De afname (7 %; tabel 28) is het gevolg van de grote variatie in de kleine steekproef.
Het effekt van bemesting is in de sociatie met P. maritima groter dan in de sociatie met L. vulgare. In het eerste vegetatietype veranderde de kleur van de rozetten in de met N bemeste proefvlakken van licht naar donker groen. In het laatste vegetatietype is de overstromingsfrekwentie hoger, waardoor de voedingsstoffen afgevoerd worden (Henriksen en Jensen, 1979).
Twee maanden na de bemesting is het effekt toegenomen, omdat meer meststoffen omgezet zijn in biomassa. Er zijn geen veranderingen opgetreden in de effekten van de verschillende behandelingen ten opzichte van elkaar. Hetzelfde geldt voor de vegetatietypen (tabel 28).

Rozetgewicht (tabel 27).
Het rozetgewicht van L. vulgare in de sociatie met P. maritima neemt na 4½

week niet toe onder invloed van N- of P- bemesting. Voor P. maritima geldt hetzelfde.
In de sociatie met L. vulgare neemt bij L. vulgare het rozetgewicht toe. Voor P. maritima is er een dalend verloop in het rozetgewicht bij bemesting. De rozetdichtheid van beide soorten is min of meer gelijk in de verschillende proefvlakken.
De veranderingen in rozetgewicht van beide soorten in beide vegetatietypen in september worden veroorzaakt door plaatselijke milieuverschillen en verschillen in het rozetgewicht op het tijdstip van bemesting.

N wordt algemeen beschouwd in groei beperkende hoeveelheden aanwezig te zijn op de kwelder (Jefferies, 1977; Jefferies en Perkins, 1977; Stewart et al., 1979; Henriksen en Jensen, 1979). Jefferies en Perkins (1977) vonden dat soorten van de lage kwelder onder invloed van N-bemesting harder groeiden dan soorten van de hoge kwelder. Deze laatste soorten zouden zo hypersaliene omstandigheden in de zomer beter kunnen doorstaan. In deze proef is de biomassatoename in de sociatie met P. maritima (hoge niveau) juist groter dan die in de sociatie met L. vulgare (lage niveau). Waarschijnlijk komt dit door de bladbemesting. Bovendien is het onzeker wat het effekt is van een éénmalige bemesting op verschuivingen tussen L. vulgare en P. maritima. N komt vooral beschikbaar uit dood organisch materiaal dat makkelijk afbreekbaar is (Henriksen en Jensen, 1979). Afhankelijk van de bodemtemperatuur kan N in de zomer beperkend worden (zie ook fig. 11). Een andere manier waarop N beperkend zou kunnen zijn, is dat het in de plant niet beschikbaar is voor de groei. N-houdende verbindingen kunnen dienst doen om de osmotische waarde van de cel te verhogen. Dit zou het verschil tussen L. vulgare en P. maritima kunnen verklaren in hun reaktie op N-bemesting. P. maritima hoopt geen proline en gemethyleerde quartaire ammonium verbindingen op en L. vulgare wel (Stewart et al., 1979). Konklusies over de rol van dit mechanisme bij de verdringing zijn vaag. P. maritima verhoogt de osmotische waarde van de cellen oa. met behulp van sorbitol (Stewart et al., 1979), waardoor C-verbindingen niet beschikbaar zijn voor de groei.

7.1.2. Bevloeiingsproef bij transekt 18.

De resultaten (tabel 29) van dit experiment zijn zo summier door de proefomvang, dat er eigenlijk geen konklusies uit te trekken zijn. De verschillen tussen de vegetatietypen kunnen ook verklaard worden door de van nature

voorkomende verschillen. Hetzelfde geldt voor de verschillen tussen de blanco's en de behandelde proefvlakken binnen een vegetatietype. Om aan te tonen dat water mogelijk een groeibeperkende faktor is (Boorman, 1971) in deze vegetatietypen moet een meer uitgebreide proef gedaan worden.

7.2. Groeiproef met kiemplanten in de kas.

7.2.1. RGR-proef.

De gegevens over drooggewichten en bladoppervlakten van L. vulgare en P. maritima bij verschillende zoutkonsentraties zijn te vinden in tabel 30 en 31 (de gegevens van de proef in september 1980 zijn overgenomen uit H,Relou, 1980). De RGR bij de verschillende zoutkonsentraties is uitgezet in fig. 57 en 58.
Omdat het hier om twee proeven gaat, uitgevoerd onder verschillende omstandigheden is het het beste om alleen naar de mate van verandering van de groeiparameters bij toenemende zoutkonsentratie te kijken.
Als de zoutkonsentratie stijgt daalt de RGR van P. maritima sterker dan die van L. vulgare. Hetzelfde geldt voor de NAR en de FSR. De afname van de LAR is voor beide soorten ongeveer gelijk. De RGR, de NAR en de LAR (of de FSR) hangen samen volgens RGR = NAR x LAR.
Onder de verschillende omstandigheden nemen de NAR, de FSR en de LAR het minst af. Beide soorten 'proberen' hun assimilatiesnelheid (NAR) op peil te houden, terwijl ook de spruit zwaarder wordt ten opzichte van de wortels bij toenemende zoutkonsentratie. Met name de wortels van P. maritima hebben te lijden onder een toenemende zoutkonsentratie (de wortels worden bruin, de S/R blijft groter dan 1), terwijl de spruit en wortel van L. vulgare ongeveer evenveel in gewicht afnemen. De wortels van L. vulgare kunnen beter tegen hoge zoutkonsentraties in het bodemvocht dan die van P. maritima. P. maritima stopt naar verhouding meer droge stof in de spruit dan L. vulgare en P. maritima slaat meer vocht op in de spruit (sukkulente bladeren met een lage oppervlak-inhoud verhouding; Adriani, 1956, 1958; Larcher, 1975; Kuiper, 1979, 1980; Erdei en Kuipej, 1979; Erdei et al., 1980; Stuiver et al., 1981; Tanczos et al., 1981).
De LAR van L. vulgare is groter dan die van P. maritima. L. vulgare maakt meer bladoppervlak per g droge stof (schijfvormige bladeren) dan P. maritima (lijnvormige bladeren).
Als we de RGR-waarden uit de kasproef vergelijken met die uit de veldproef

(tabel 32), dan blijkt dat de waarden uit de kasproef hoger zijn. In de kas wordt de RGR bepaald door het voedingsstoffenniveau en de konstante proefomstandigheden. In het veld heersen suboptimale omstandigheden (lagere temperaturen, ander waterdampdeficit, overstroming, zout, ouderdom van de planten). De lichtintensiteit en de mobilisatie van reservevoedsel ui de wortelstokken beïnvloeden de RGR ook. Uit tabel 32 blijkt dat de RGR in het veld niet konstant is en verandert al naar gelang de milieu-omstandigheden. Ook al wordt de RGR door soortseigenschappen bepaald, ook verschillen tussen individuen en groeiplaatsverschillen zijn van belang voor de grootte van de RGR.

7.2.2. Konkurrentieproef.

In het kort zullen de resultaten besproken worden van de konkurrentieproef, uitgevoerd in september 1980. Voor een meer uitgebreide bespreking wordt verwezen naar Relou (1980).
Op het tijdstip van de eerste oogst en bij de lage zoutkonsentraties (0, 200 mMol NaCl/l) tijdens de tweede oogst 'verdringt' P. maritima L. vulgare (k_{PL} is groter dan 1 (fig. 59)). Evenwicht en nichedifferentiatie is mogelijk als $k_{LP} \times k_{PL}$ groter dan 1 is bij een RYT groter dan 1 (Braakhekke, 1980).
Bij 400 mMol NaCl/l waren de planten van beide soorten waarschijnlijk nog te klein om met elkaar gekonkurreerd te kunnen hebben (k_{PL} = 1.09). Deze resultaten zijn in overeenstemming met de RGR-waarden bij de verschillende zoutkonsentraties in september 1980 (tabel 31).
Uit fig.34 is af te leiden wat het effekt is van zout op de N-opname van beide soorten in mono- en mengkultuur: P. maritima heeft meer moeite met de N-opname bij stijgende zoutkonsentratie dan L. vulgare. Hetzelfde komt naar voren in de relatief totaal opgenomen N uitgezet in vervangingsdiagrammen (fig. 60). De verschillen met de op biomassa gebaseerde gekonstrueerde vervangingsdiagrammen (fig. 59) zijn klein: bij toenemende zoutkosentratie dalen biomassaproduktie en N-opname beiden. De N-percentages worden nauwelijks beïnvloed door het zout.
Stewart et al. (1979) vonden dat de interne NaCl-konsentratie de N-assmilatie niet remt, gezien de hoeveelheid N-houdende verbindingen die een rol spelen bij het op peil houden van de osmotische waarde van de cel. N-assimilatie en de NaCl-opslag zijn gescheiden van elkaar in verschillende kompartimenten van de cel.
Hall (1974) heeft vervangingsdiagrammen gekonstrueerd op grond van ionenge-

halten van verschillende soorten in een konkurrentiesituatie. Zijn redenering gaat alleen maar op als alle opgenomen ionen in de plant blijven. Mechanismen als zoutuitscheiding via zoutklieren (tabel 11) bij L. vulgare en het terugpompen van Na^+ naar het wortelmilieu door P. maritima (Tanczos et al., 1981) maken het kostrueren van vervangingsdiagrammen op grond van ionengehalten twijfelachtig. De oorzaken en mechanismen van verschillen in Na^+- en K^+-gehalten en de Na^+/K^+ verhouding tussen beide soorten zijn reeds besproken in paragraaf 3.3 (fig. 32, tabel 12 en 13).

7.3. Diskussie.

Uit tabel 31 en 32 blijkt hoe moeilijk het is om gegevens verkregen in kasproeven over te plaatsen naar de veldsituatie. In de kasproef van september 1980 is de NAR van L. vulgare groter dan die van P. maritima bij de drie zoutkonsentraties, in december 1980 is het andersom. In het algemeen kan gesteld worden dat L. vulgare een lagere FSR, een hogere LAR en een lagere S/R (xeromorfe schijfvormige bladeren en een uitgebreid wortelstelsel) heeft dan P. maritima (sukkulente lijnvormige bladeren en een wat minder uitgebreid wortelstelsel, dat zoutgevoelig is). Bij lagere zoutkonsentraties is de RGR van P. maritima groter dan die van L. vulgare. Dit kan een verklaring zijn voor een eerder begin van de groei van P. maritima in het voorjaar als het zoutgehalte nog relatief laag is (Ketner, 1972) en het voorkomen in grotere aantallen in de hoger gelegen sociatie met P. maritima (zoet kwelwater uit het duin).
Het verschil tussen de RGR in de kas en in het veld wordt veroorzaakt door de niet optimale groei-omstandigheden in het veld.
De RGR wordt als eigenschap gehanteerd bij een oecologische indeling van soorten (Grime, 1974; Grime en Hunt, 1975; Grime, 1977, 1979). De RGR wordt dan onder optimale omstandigheden bepaald. Voor zoutplanten zijn deze omstandigheden moeilijk vast te stellen. Verder zijn er binnen de soort L. vulgare morfologische verschillen waarvan er een aantal een genetische basis hebben (Boorman, 1967; Gray et al., 1979). Van P. maritima zijn ondersoorten en variëteiten (oa. var. dentata en var. leptophylla) beschreven (Clausen en Hiesey, 1958; Gray et al., 1979). Omdat er plaatselijke verschillen in milieufaktoren bestaan en genetische verschillen binnen soorten pleiten Burdon en Harper (1980) ervoor om verschillen in RGR tussen populaties te vergelijken met verschillen in RGR binnen populaties, in tegenstelling tot het bepalen van een gemiddelde RGR voor een soort (Grime, 1974 t/m 1979). Zij

doen dit om achter de mogelijke biotische selektiekrachten te komen die opereren op individuniveau (Harper, 1978, 1982; Turkington et al., 1979; Turkington en Harper, 1979a, b, c; Burdon, 1980). De verschillen in RGR worden dan verklaard in termen van polymorfisme, zodat RGR-verschillen binnen populaties belangrijker worden dan die tussen populaties.
Mogelijk kan dit aanleiding zijn tot de verschillen in uitbreiding van L. vulgare en P. maritima op verschillende plaatsen (mikromilieus) op de Boschplaat.
Uit het vorige hoofdstuk blijkt dat dat de kieming en vestiging de belangrijkste processen zijn die de opkomst en achteruitgang van L. vulgare en P. maritima bepalen. Hieraan vooraf gaan milieu-omstandigheden die samengesteld worden door overstroming, zout en bodemeigenschappen. In het kwelderoecosysteem bepalen voornamelijk deze abiotische milieufaktoren zonatie en suksessie. De richting en de snelheid van suksessie is afhankelijk van de plaatselijke samenstelling en schommelingen van de milieufaktoren. Na geslaagde kieming en vestiging kan uitbreiding en achteruitgang van soorten veroorzaakt worden door oa. groeivorm en RGR-verschillen. Het geheel aan interakties en hun uitkomst kan uitgedrukt worden in de RRR_{LP} over een bepaalde periode en door konkurrentie-effekten. Of deze uitkomsten het gevolg zijn van direkte beïnvloeding van elkaar of van reakties op milieuveranderingen (indirekte beïnvloeding) is de vraag. Deze vraag kan alleen beantwoord worden door langlopend populatiebiologisch onderzoek.
Dit onderzoek zou zich moeten richten op de kiemings- en vestigingsfase in de levenscyclus van L. vulgare en P. maritima (en van andere soorten in het algemeen). Daarnaast zijn het volgen van de relatie tussen biomassaproduktie en de veranderingen in het aantal individuen of funktionele eenheden en van de demografie (het verband tussen groei en voortplanting binnen een soort en de veranderende milieu-omstandigheden) gedurende lange tijd van belang. Vervangingsexperimenten zijn mi. in natuurlijke vegetaties niet uitvoerbaar zonder het veroorzaken van verstoring.

8. DISKUSSIE

(Dynamiek van het Plantagini-Limonietum, Westhoff en Segal, 1961)

8.1. Kieming.

Zaadbank en zaadverspreiding.

Over de zaadbank van L. vulgare en P. maritima is niet zoveel bekend. M. de Jong (1980) geeft voor L. vulgare zaaddichtheden van 10 per m^2 in het vloedmerk tot 20 per m^2 in het PL. In de laag gelegen vegetatietypen waar uitbreiding van de L. vulgare populatie plaatsvindt werden nauwelijks zaden gevonden, wat niet wil zeggen dat ze er niet zijn. Bovendien schijnt L. vulgare een slechte zaadzetter te zijn, gezien het grote aantal lege bloemhoofdjes. Insekten zijn mogelijk de beperkende faktor bij de bestuiving. Het transport van zaad gebeurt vooral door de eb- en vloedstroom, waarmee de zaden bevattende bloeistengels verspreid worden. Het transport is voornamelijk in de richting van de hoge kwelder (vloedmerkpakketten). De zaden van L. vulgare zijn klein en licht en de direkte zaadverspreiding zal gering zijn. Bij het vastleggen van bloeistengels en zaad spelen slib en de vegetatie een belangrijke rol (bv. S. anglica). De planten van L. vulgare die op de strandvlakte voorkomen zijn daar door verspreiding van bloeiwijzen met de zeestromingen of mens en dier terechtgekomen (fig. 26 t/m 29). Gezien de bloei van P. maritima zal de zaaddichtheid groot zijn (Schat, 1978; Jerling, 1982). Bij P. maritima komt mannelijke steriliteit voor (Wolff, 1980; Van Damme, 1980). Dit is van belang voor de zaadproduktie, al zijn kompenserende mechanismen aanwezig. P. maritima heeft relatief grote zware zaden. De verspreiding schijnt gering te zijn over grote afstanden, omdat het grootste deel dichtbij de moederplant op de grond valt (Jerling, 1982). Transport van zaad met de zeestromingen is waarschijnlijk ook mogelijk, gezien het aantal individuen van P. maritima op de strandvlakte. Hier heeft uitbreiding van de populatie vooral plaatsgevonden via zaadverspreiding.

Kieming.

Over het percentage kieming van beide soorten is weinig te zeggen. Dit is van veel faktoren afhankelijk, oa. de overstromingsfrekwentie, het zoutgehalte, de temperatuur van de bodem en licht.

Zaden van L. vulgare schijnen een zoutschok nodig te hebben voor de kieming gevolgd door een periode met weinig overstroming en veel neerslag (Boorman, 1967; Waisel, 1972; Ranwell, 1972; Schat, 1978; Van Loon, 1979). De O_2^-

spanning is ook belangrijk bij de kieming. L. vulgare kan nog kiemen bij 800 mMol NaCl/l (uitschieters tot bij 1500 mMol NaCl/l; zie tabel 24). Lage temperaturen verhogen de kieming niet en wisseltemperaturen (-10/20°C) verminderde de kieming (Boorman, 1968; Waisel, 1972). Tijdens het seizoen 1980 zijn in vrijwel alle vegetatietypen kiemplanten van L. vulgare gevonden.
P. maritima is eem lichtkiemer (Arnold, 1973; Blom, 1978; Jerling, 1982). Naast licht zijn overstromingsfrekwentie (Blom en Van Heeswijk, 1981), de beschikbaarheid van water (Jerling, 1982), het substraat, het zoutgehalte, de bodemtemperatuur en ethyleen (Jerling, 1982) belangrijk. Wisseltemperaturen zouden de kieming niet verhogen (Arnold, 1973). Uit de kiemingsproef in het veld blijkt dat P. maritima alleen op zandig sustraat op de Boschplaat kiemt. Van het type substraat afhankelijke faktoren bepalen waarschijnlijk de kieming. Zout heeft misschien vooral een osmotisch effekt tijdens de kieming en geen toxisch (zie de kieming bij NaCl en PEG (tabel 24)). P. maritima kiemt nog tot 400 mMol NaCl/l (tabel 24, 25). Daarnaast speelt de textuur van het substraat (Blom, 1978) en de vorming van een slijmlaag (Harper, 1977) rond het zaad een belangrijke rol. Jerling (1982) vond weinig zaden van P. maritima in de zaadbank door het hoge kiemingspercentage. Waarschijnlijk zijn er verschillen met de Boschplaat omdat tijdens het seizoen 1980 geen kiemplanten van P. maritima gevonden zijn, behalve op de strandvlakte.

8.2. Vestiging.

Omdat kieming van L. vulgare (en waarschijnlijk ook van P. maritima) afhankelijk is van een samenloop van gunstige omstandigheden op de kwelder, zijn er kiemings- en vestigingsjaren (M. de Jong, 1980), wat grote invloed heeft op de leeftijdsopbouw van de populatie.
De belangrijkste oorzaken van kiemplantsterfte zijn lichtgebrek, droogte, overstroming en beschadiging door vraat, graven (ganzen, konijnen) of pathogenen (Ranwell, 1972; Schat, 1978; M. de Jong, 1980; F. de Jong, 1982; Jerling, 1982).
L. vulgare heeft waarschijnlijk een trage kiemingssnelheid en een klein startgewicht van het zaad. L. vulgare vormt een lange wortel wat nodig is voor het opnemen van water, voedingsstoffen en voor verankering (Ranwell, 1972). De groei van kiemplanten van L. vulgare kan in de voorzomer stoppen door lichtgebrek en zoute omstandigheden. De kiemplantensterfte neemt toe in hoger gelegen dichte vegetaties (Jefferies et al., 1979; Schat, 1978).

Licht is volgens Jerling (1982) de belangrijkste faktor bij de vestiging van kiemplanten van P. maritima. Met name wanneer de eerste twee echte bladeren gevormd worden. Beschadiging tijden deze fase (het reservevoedsel uit het zaad is opgebruikt, de plant wordt autotroof) is dodelijk. Andere belangrijke faktoren zijn overstroming, waardoor bladeren kunnen afsterven, en het neerslaan van slib op de bladeren. Het uiteindelijke effekt is dat er onvoldoende koolhydraten en nieuwe bladeren gevormd kunnen worden. Zout kan ook belangrijk zijn bij de vestiging van P. maritima.
Uit de kiemproef in het veld blijkt dat P. maritima niet kiemt op slib. Dit heeft grote gevolgen voor de 'verdringing' van de soort door L. vulgare of andere soorten. Het bepaalt mede het soortspatroon, de zonatie en de suksessie van de vegetatie. P. maritima zal zich misschien alleen nog kunnen handhaven op plaatsen met een vegetatietype (het Jg, Jerling, 1982), waarin de soort zijn levenscyclus kan voltooien. Verder kan P. maritima zich op de strandvlakte uitbreiden, zolang deze af en toe overstroomd wordt. Door een samenloop van omstandigheden op de Boschplaat zijn in het verleden voorwaarden geschapen waardoor P. maritima zich massaal kon vestigen. De omstandigheden zijn daarna zodanig veranderd dat P. maritima te maken kreeg met soorten en met een milieu waardoor de soort zich niet kan verjongen en ruimte kan innemen of zich handhaven. Oecologisch gezien kwam P. maritima in een geïsoleerde positie terecht en de soort zal geleidelijk uit verschillende vegetatietypen verdwijnen.

8.3. Juveniele groei.

Uit gegevens van Ketner (1972) blijkt dat P. maritima in het begin van het groeiseizoen eerder uitloopt dan L. vulgare. L. vulgare komt later op gang en kan waarschijnlijk door een efficiënter zoutverwerkingssysteem doorgroeien onder zoutere omstandigheden. Dit komt ook tot uiting in de groeiproef (tabel 31): bij lagere zoutkonsentraties is de RGR van P. maritima hoger dan die van L. vulgare. L. vulgare weet zijn groeisnelheid ook bij een hoger zoutgehalte langer te handhaven. De RGR berekend in het veld laat vooral de effekten van het milieu en de verstoring zien, terwijl de bloei ook invloed heeft (Ketner, 1972; Jefferies et al., 1979).
Afhankelijk van het milieu laat P. maritima een langzame toename in percentage bedekking zien (de sociatie met L. vulgare bij transekt 18) en in de sociatie met P. maritima een relatief snelle toename. Dit komt waarschijnlijk

door het lang zandig blijven van de bodem in dit vegetatietype, de aanwezigheid van zoet kwelwater en een lagere overstromingsfrekwentie. Bij transekt 10 heeft zich eigenlijk alleen maar een afname van P. maritima afgespeeld in de afgelopen 30 jaar.
Naast verschillen in morfologie en fysiologie speelt de vermeerderingsstrategie een belangrijke rol. De generatieve voortplanting is al besproken. De groeivorm van de klonen is belangrijk voor het handhaven van het individu op een bepaalde plaats en voor het bezetten van nieuwe (eventueel voedselrijkere) gebiedjes. De guerilla-groeivorm van L. vulgare leent zich daar beter voor dan de falanx-groeivorm van P. maritima. De ontwikkeling van een kloon van L. vulgare (M. de Jong, 1980) wordt bepaald door interne regulatie (zie ook Tietema, 1981) en bloei en uitwendige omstandigheden als voedingsstoffenniveau van de bodem of het openvallen van plaatsen. Door deze wat meer mobiele groeivorm lijkt het alsof L. vulgare wat minder afhankelijk is van het bobemvruchtbaarheidsniveau.
De falanx-groeivorm van P. maritima maakt het individu meer afhankelijk van de plaatselijke omstandigheden (fig. 47 t/m 50).
Over de sterfte van klonen of rozetten van L. vulgare in de juveniele groeifase is weinig bekend. Schade veroorzaakt door vraat, betreding, aantasting door schimmels, de eroderende werking van het getij en van ijsschotsen of vloedmerkpakketten kunnen hierbij allemaal een rol spelen.
Sterfte in de juveniele fase van P. maritima neemt af in vergelijking met de vorige fasen. Sterfte kan dichtheidsafhankelijk zijn. De voornaamste oorzaak van sterfte schijnt een onvoldoende produktie van assimilaten te zijn, waardoor de rozetten het volgende jaar niet meer uitlopen (Jerling, 1982). Milieufaktoren als hoogteligging, overstroming, zoutgehalte en licht kunnen hiervoor verantwoordelijk zijn.

8.4. Herverdeling van ruimte.

Water en N zijn waarschijnlijk in beperkende hoeveelheden aanwezig gedurende bepaalde delen van het jaar (Boorman, 1971; Jefferies, 1977; Jefferies en Perkins, 1977; Jefferies et al., 1979; Stewart et al., 1979; Henriksen en Jensen, 1979).
De verdeling van de wortelstelsels van beide soorten over het bodemprofiel verschilt niet duidelijk van elkaar, al wortelt P. maritima misschien iets dieper (Willems en Lepoutre, 1969). De verschillende vormen waarin N voorkomt kunnen verschillend benut worden (P. maritima begint eerder uit te lo-

pen in het voorjaar als er nog relatief veel NH_4^+ aanwezig is (Henriksen en Jensen, 1979)), ook al zijn de enzymen aanwezig voor NO_3^-- en NH_4^+-assimilatie (Stewart et al., 1979). N hoeft niet beperkend aanwezig te zijn in het milieu, maar kan ook groeibeperkend in de plant zijn door de rol van N-houdende verbindingen bij het op peil houden van de osmotische waarde van de cel (Stewart et al., 1979).
Het zoutgehalte en daarmee de beschikbaarheid van water kan ook de oorzaak zijn van de snellere groeistart van P. maritima. Het verschil in zouttolerantiemechanismen (sukkulentie (P. maritima), xeromorfie met zoutklieren (L. vulgare)) tussen beide soorten kan het langer doorgroeien in de zomer van L. vulgare verklaren. Het verschil in groeiritme berust waarschijnlijk vooral op de produktie van een groter drooggewicht per eenheid N en/of water, die in het wortelmilieu aanwezig is. Een ander mechanisme om ruimte in te nemen is bij P. maritima het hebben van mycorrhiza (Boullard, 1958). Deze kunnen van belang zijn bij de opname van fosfaat. Volgens Harper (1978a) zou fosfaat een belangrijkere rol spelen dan N bij het naast elkaar voorkomen van soorten. De verschillen in drooggewicht kunnen het gevolg zijn van een langer groeiseizoen, een hoger verwelkingspunt of een geringere remming van de fotosynthese door uitwendige en inwendige faktoren (L. vulgare is geen C_4-plant) (De Lange et al., 1976).
De RRR_{LP} van jaar op jaar is een afspiegeling van wat zich in de loop van de tijd afspeelt aan veranderingen van milieufaktoren en de reaktie van L. vulgare en P. maritima via hun soortseigenschappen daarop. De verschillen tussen beide soorten blijven van jaar tot jaar niet steeds konstant, maar verschuiven in de loop van de tijd. Bovendien zijn de verschillen niet op alle plaatsen gelijk. Het resultaat is een op en neer gaande beweging afhankelijk van milieu-omstandigheden met tegelijkertijd een resulterend verloop in uitbreiding en achteruitgang van de soorten.
Het vaststellen van konkurrentie-effekten tussen L. vulgare en P. maritima is moeilijk door plaatselijke milieu- en soortspecifieke verschillen. Beide soorten zijn kloonvormers waardoor plaatselijke 'monokulturen' ontstaan. Interakties vinden dan alleen aan de randen van de klonen plaats. De falanxgroeivorm van P. maritima is moeilijk binnen te dringen (zie uitbreiding van L. vulgare in de sociatie met P. maritima) en deze groeivorm geeft het individu weinig mobiliteit om opengevallen plaatsen in te nemen (zie de konstante bedekking van P. maritima in de sociatie met L. vulgare). L. vulgare met zijn guerilla-groeivorm kan vrijgekomen ruimte makkelijker innemen. Het relatief fijne vegetatiepatroon in het PL (Don et al., 1981) is dan ook waar-

schijnlijk het resultaat van het omringen van P. maritima klonen door rhizomen van L. vulgare.
Individuen van L. vulgare en P. maritima kunnen oud worden (M. de Jong, 1980; Jerling, 1982). De leeftijd van de rozetten van P. maritima wordt bepaald door overstroming, licht en zelfdunning (White en Harper, 1970; Jerling, 1982). De relatief grote rozetten van P. maritima in de sociatie met L. vulgare en in het AF en Am zijn hier met de faktor licht het gevolg van.
Ruimte voor individuen van één van beide soorten kan verloren gaan door predatoren en vraat (insekten (Lempke, 1979), luizen (Staticobium limonii) (Westhoff et al., 1970), ganzen en konijnen). Vraat is mogelijk selektief door de vorming van antivraatstoffen in verschillende variëteiten van P. maritima (Ligthart, 1981).
L. vulgare wordt aangetast door een roest (Uromyces limonii) en een meeldauw (Erysiphe communis). De aantasting kan selektief zijn (vatbare genotypen) waardoor bepaalde klonen jaren achtereen geparasiteerd worden. Afhankelijk van de milieu-omstandigheden en de eigenschappen van de pathogenen verschilt het effekt van aantasting van jaar tot jaar. Schade in de vorm van biomassaverlies, minder bloei enz. is moeilijk aan te tonen (M. de Jong, 1980; A. Beeftink, 1980; Van Leur, 1981; F. de Jong, 1982).
Na kieming en vestiging is de groeivorm van beide soorten belangrijk voor uitbreiding en achteruitgang. Onder invloed van veranderende milieu-omstandigheden vallen er open plaatsen (eerst sterven ramets (rozetten) af, daarna als de omstandigheden ongunstig blijven de genets (individuen)). De soorten lopen als het ware achter elkaar aan. Direkte interaktie is moeilijk vast te stellen. Het gevolg is zonering en suksessie.
In het gebied van transekt 18 komt P. maritima op de wat hoger gelegen delen in de sociatie met L. vulgare voor met een konstante bedekking over lange periode (fig. 5). De uitgevoerde éénmalige bemonstering wijst op nichedifferentiatie. De hypothese voor dit vegetatietype (hoofdstuk 1.3) wordt verworpen.
In de hoger gelegen sociatie met P. maritima neemt het aandeel van L. vulgare langzaam toe. In het PL is dit waarschijnlijk ook het geval. Verdringing bevorderende of vertragende omstandigheden zijn hierboven aan de orde geweest. De hypothese voor de sociatie met P. maritima wordt verworpen, die voor het PL niet.
In het gebied van transekt 10 is P. maritima teruggedrongen tot een smalle strook (het PL terminale fase). Het is moeilijk om in dit gebied van een evenwicht te spreken, ook al komt dit uit de metingen gedurende het seizoen

1980 naar voren. De hypothese voor dit vegetatietype wordt niet verworpen. De geschiedenis van het PK-gebied is minder bekend. Uit Ketner (1972; fig. 12) blijkt dat P. maritima over een periode van 3 jaar (1968 - 1970) licht afnam en L. vulgare wat toenam. Uit de bemonstering van 1980 (tabel 5) komt naar voren dat deze ontwikkeling zich langzaam voortzet.
De strandvlakte zal nooit diezelfde ontwikkeling te zien geven als de Boschplaat, omdat hier nauwelijks opslibbing plaatsvindt. P. maritima breidt zich hier waarschijnlijk verder uit.

8.5. Problemen bij het bestuderen van plantengemeenschappen.

Het is moeilijk om plantengemeenschappen in ruimte en tijd te begrenzen (Van Leeuwen, 1966; Van der Maarel, 1976): wat is een plantengemeenschap en wat is een overgangsgebied. Daarnaast is het belangrijk hoe men tegen een plantengemeenschap aankijkt: holistisch (het geheel is meer dan de som der delen) of reduktionistisch (de eigenschappen van de soorten bepalen hoe een plantengemeenschap er uitziet (populatieveranderingen)).
Don et al. (1981) plaatsen het PL (fig. 1.1) als een overgangsplantengemeenschap tussen de haliene zand- en slibserie. P. maritima en L. vulgare zijn als min of meer zand- en slibgebonden soorten dominant in deze plantengemeenschap (zie ook Westhoff en Segal, 1961). In dit onderzoek zijn deze twee soorten op een reduktionistische manier bestudeerd.
De reduktionistische kijk op plantengemeenschappen geeft de mogelijkheid om toetsbare hypothesen op te stellen (Simberloff, 1980). In deze benadering wordt de variatie binnen de soort (Darwin) als onderwerp van bestudering genomen. Het proces van natuurlijke selektie grijpt aan op het individu (Harper, 1978b, 1982; Simberloff, 1980). Natuurlijke selektie is de reaktie van individuen op stimuli uit het milieu, met als uitkomst dat sommige individuen meer afstammelingen hebben dan andere. Bestudering van nu optredende oecologische gebeurtenissen kan een licht werpen op de uiteindelijke oorzaken van de manier waarop organismen zich gedragen. Daarvoor is onderzoek nodig (experimentele oecologie, demografie) naar alle fasen van de levenscuclus van soorten en hoe milieufaktoren ingrijpen in deze fasen (Harper, 1982).
In dit onderzoek is vluchtig gekeken naar de invloed van milieufaktoren op de levenscyclus van L. vulgare en P. maritima. Belangrijke faktoren zijn overstroming, hoogte boven NAP, substraattype, zoutgehalte en licht. Daarnaast soortspecifieke fysiologische faktoren. Al deze faktoren bij elkaar bepalen de milieuheterogeniteit en daarmee de ruimtelijke schaal (patroonkorrel; tabel 3.1, Don et al., 1981). Deze schaal bepaalt tevens die waarop

korrel; tabel 3.1, Don et al., 1981). Deze schaal bepaalt tevens die waarop interakties plaatsvinden tussen beide soorten (paragraaf 5.2.1). Soortspatroon kan een ruimtelijke maat zijn voor de begrenzing van een plantengemeenschap. Een andere belangrijke voorwaarde bij de begrenzing van plantengemeenschappen is mi. of de kensoorten er hun levenscyclus kunnen voltooien. P. maritima kan dit in het PL en de daar aan grenzende plantengemeenschappen niet meer. Er zit een vertraging tussen het niet meer kiemen en vestigen van een soort en het verdwijnen van deze soort uit een plantengemeenschap. Dit levert een aanknopingspunt voor het vaststellen van begrenzing van plantengemeenschappen in de tijd. 'Leeftijden' van plantengemeenschappen kunnen dan bepaald worden via de leeftijdsopbouw van de samenstellende soorten (tabel 8.1 en 8.2) of eventueel via bedekkingspercentages (fig. 3.2) of biomassabepalingen. Langlopend onderzoek is hiervoor noodzakelijk.

De levensduur van enkele vegetatietypen.

Vegetatietype	Levensduur (jaar) ondergrens	Levensduur (jaar) bovengrens	Aantal waarnemingen
Salicornietum strictae	1	?	1
Puccinellietum maritimae typicum	5	14	6
Puccinellietum maritimae parapholietosum	2	11	9
Sociatie met Limonium vulgare	6	?	3
Sociatie met Plantago maritima	5	9	5
Halimionetum portulacoidis	6	?	1
Gemeenschap van Halimione portulacoides en Limonium vulgare	6	(20)?	3
Terminale fase van het Plantagini-Limonietum	6	?	3
Plantagini-Limonietum	14	20	6
Gemeenschap van Plantago maritima en Juncus gerardii	6	?	2
Junco-Caricetum extensae	3	12	15
Artemisietum maritimae	6	?	1
Armerio-Festucetum	8	(24)?	20

Tabel 8.1 Don et al. (1981).

Final stages of regression of salt marsh plant communities as a result of an increase in the flood level (M.H.W. mark) of tides generated by barrage building in the Volkerak in 1969 (see arrow in Fig. 5.1). The marshes are arranged along a gradient in relation to the rise in tidal level associated with the disturbance and also in relation to the grazing regime. The table predicts whether a particular type of community will reappear after a given increase in the height of the tides has occurred.

Salt marsh Grazing regime Increase in flood level (cm) Original community	Weipolderse gors sheep 45	Drievrienden polder none 40	Steenbergse Sas sheep 35	Slikken van de Heen none 30	Zijpe cattle 25	St. Annaland none 10	Stroodorpe polder none 3–5	Upper limit of flood increase for recovery (cm)
Agropyro-Rumicion crispi (A-R)	Puccinellietum or Spartinetum	Absent	Juncetum	Absent	Armerion community	Absent	Absent	0–1*
Juncetum gerardii with A-R elements (Armerion)	Puccinellietum with Salicornia	Puccinellietum	Puccinellietum with Armerion elements	Absent	Juncetum with Puccinellia	Absent	Absent	1–3*
Juncetum gerardii (Armerion)	Salicornietum strictae	Puccinellietum with Triglochin	Puccinellietum with Salicornia	Absent	Halimonetum with Armerion elements	Absent	Absent	3*
Artemisietum maritimae (Armerion)	Absent	Puccinellietum with Triglochin	Absent	Halimionetum or Puccinellietum	Puccinellietum	Halimionetum	Artemisietum with Puccinellia	3
Atriplici-Elytrigietum pungentis	Absent	Puccinellietum with Halimione	Absent	Halimionetum with Elytrigia	Armerion community	Elytrigietum	Elytrigietum	10
Halimionetum portulacoidis (Puccinellion)	Absent	Absent	Absent	Puccinellietum	Absent	Halimionetum	Halimionetum	10
Puccinellietum maritimae with Armerion elements	Salicornietum strictae	Triglochin community	Absent	Puccinellietum with Triglochin	Puccinellietum	Absent	Puccinellietum with Armerion elements	3–5
Plantagini-Limonietum (Puccinellion)	Absent	Absent	Absent	Triglochin community with Spartina	Absent	Plant.-Limonietum	Plant.-Limonietum with Puccinellia	10
Puccinellietum maritimae (Puccinellion)	Absent	Spartinetum	Absent	Spartinetum	Puccinellietum or Spartinetum	Puccinellietum	Puccinellietum	15
Spartinetum communities	Absent	Spartinetum	Absent	Absent	Spartinetum	Spartinetum	Spartinetum	30–40

* Estimated from data of Brouwer (1950) and from experiences in other salt marshes (Kwade Hoek).

Tabel 8.2 Beeftink (1979).

Tegenover de reduktionistische aanpak in de oecologie staat de holistische (Levins en Lewontin, 1980). Volgens deze auteurs staan hierin de aktuele materialistische relaties tussen eenheden op alle niveaux centraal. Geheel en onderdeel beïnvloeden elkaar, maar bepalen elkaar niet volledig. Het is van de omstandigheden afhankelijk welke (abiotische of biotische) faktoren belangrijk zijn (Turkington et al., 1979; Turkington en Harper, 1979a, b, c: biotische faktoren; Don et al., 1981: allogene abiotische; Jerling, 1982: beide).

8.6. Natuurwetenschap (begrijpen) en natuurbeleving (verstaan).

De diskussie tussen deze twee schijnbaar tegenstrijdige benaderingswijzen (Simberloff, 1980; Levins en Lewontin, 1980) zet zich voort op toepassingsterreinen van de oecologie (natuurbeheer en landbouw). In de landbouw wordt het oecosysteem simpel en beheersbaar gemaakt vanwege de ekonomische noodzakelijkheid. Deze versimpeling wordt doorgevoerd in de bouw van modellen (De Wit, 1960; Van den Bergh, 1968; Braakhekke, 1980; Berendse, 1981; Spitters, 1980, 1982). Hierbij gaan zaken verloren die juist bij toepassing van dergelijke modellen in natuurlijke oecosystemen weer te voorschijn komen (frekwentie afhankelijke - frekwentie onafhankelijke regulatie, homogeen - heterogeen milieu, soortseigenschap - individueigenschap, algemene toepasbaarheid - uitzondering). Vanwege de ingewikkelde struktuur van natuurlijke oecosystemen loopt de reduktionistische benadering in de plantenoecologie achter bij die in de landbouw en is de voorspellende waarde van simulatiemodellen gering (de vraag blijft of simulatie nodig zal zijn).
Het omschrijven van relaties tussen organismen met wiskundige formules en modellen kan leiden tot vervreemding van de natuur. De mens beschrijft zijn zelf gemaakte werkelijkheid door tegen planten(levens)gemeenschappen aan te kijken. Het gevaar bestaat dan volgens mij dat, als de uitkomsten van modellen een rol gaan spelen bij beslissingen op beleidsniveau, beslissingen genomen worden op grond van een deel van de werkelijkheid.
De reduktionistische benadering heeft in de huidige wetenschapsbeoefening het gevaar in zich dat een deel van de werkelijkheid (het geheel is meer dan de som der delen) wegvalt, omdat het niet meetbaar en toetsbaar is.
'Het geheel is meer dan de som der delen' heeft te maken met de (maatschappelijke, ethische) positie van de wetenschapper en met natuurbeleving. Om de werkelijkheid iets vollediger te maken zou in wetenschappelijke publikaties geschreven moeten worden wat allemaal verloren is gegaan en hoe reëel

een wetenschappelijke uitkomst is.
Achter al de tabellen en grafieken in dit verslag gaat de Boschplaat schuil als een mooi, groot en 'stil' natuurgebied, waar de natuur altijd in beweging is in haar eigen ritme en waar mensen zich verbonden kunnen voelen met de natuur. Het is een gebied waar mensen kennis kunnen nemen van de voortgang van de natuur (op welke manier dan ook).

9. LITERATUURLIJST

Aart, P. van der (1976-1982). Nieuwsbrieven 1-28, Oostvoorne-Groningen en terug. Instituut voor Oecologisch Onderzoek, Oostvoorne.

Adriani, M. J. (1956). Der Wasserhaushalt der Halophyten. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie (Eds. W. Ruhland et al.), Band III: 902-914. Springer Verlag, Berlin.

Adriani, M. J. (1958). Halophyten. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie (Eds. W. Ruhland et al.), pp. 709-736. Springer Verlag, Berlin.

Arnold, S. M. (1973). Interaction of light and temperature on the germination of Plantago maritima L. New Phytol., 72: 583-593.

Beeftink, A. (1980). De invloed van Uromyces limonii (D.C.) Lév. en Erysiphe communis (Wallr.) Link op enkele morfologische kenmerken van Limonium vulgare Mill. in natuurlijke vegetaties op de Boschplaat. Doktoraalverslag Vakgroep Planteziektenkunde, Landbouwhogeschool, Wageningen.

Beeftink, W. G. (1965). De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen 65-1.

Beeftink, W. G., Daane, M. C. en Munck, W. de (1971). Tien jaar botanisch-oecologische verkenningen langs het Veerse Meer. Meded. 94 DIHO, Yerseke, Natuur en Landschap, 25 (2): 50-65.

Beeftink, W. G. (1977a). The coastal salt marshes of western and northern Europe: an ecological and phytosociological approach. In: Wet coastal ecosystems (Ed. V. J. Chapman). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.

Beeftink, W. G. (1977b). Salt marshes. In: The coastline (Ed. R. S. K. Barnes), pp. 93-121. John Wiley and Sons, London.

Beeftink, W. G., Daane, M. C., Munck, W. de en Nieuwenhuize, J. (1978). Aspects of population dynamics in Halimione portulacoides communities. Vegetatio, 36: 31-43.

Beeftink, W. G. (1979). The structure of salt marsh communities in relation to environmental disturbances. In: Ecological processes in coastal environments (Eds. R. L. Jefferies and A. J. Davy), pp. 77-93. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Berendse, F. (1981). Competition and equilibrium in grassland communities. Grassland Research Group Publication no. 44.

Bergh, J. P. van den (1968). An analysis of yields of grasses in mixed and pure stands. Mededeling 369, IBS, Wageningen. Verslag Landbouwk. Onderz., 714, 1-71.

Bergh, J. P. van den (1979). Changes in the composition of mixed populations of grassland species. In: The study of vegetation (Ed. M. J. A. Werger), 59-80. Junk Publ., The Hague, Boston, London.

Bergh, J. P. van den en Wit, C. T. de (1960). Concurrentie tussen timothee en reukgras. Jaarboek IBS: 155-165.

Blom, C. W. P. M. (1978). Germination, seedling emergence and establishment of some Plantago species under laboratory and field conditions. Acta Bot. Neerl., 27 (5/6): 257-271.

Blom, C. W. P. M. en Heeswijk, J. van (1981). Experimenteel onderzoek bij Plantago maritima en bij enkele andere Plantago-soorten. Nieuwsbrief 23: 94-110.

Boorman, L. A. (1967). Biological Flora of the British Isles. Limonium vulgare Mill. and L. humile Mill. J. of Ecol., 55 (1): 221-232.

Boorman, L. A. (1968). Some aspects of reproductive biology of Limonium vulgare Mill. and L. humile Mill. Ann. Bot., 32: 803-824.

Boorman, L. A. (1971). Studies at salt marsh ecology with special reference to the genus Limonium. J. of Ecol., 59: 103-120.

Boullard, B. (1958). Les mycorrhizes des espèces de contact marin et de contact salin. Revue Mycol., 23 (3): 282-317.

Braakhekke, W. G. (1979). Nichedifferentiatie in relatie tot milieuvariatie en -dynamiek. Contactblad voor Oecologen, 15 (2/3): 77- 93.

Braakhekke, W. G. (1980). On coexistence: a causal approach to diversity and stability in grassland vegetation. Agric. Res. Rep. 902, Pudoc, Wageningen.

Burdon, J. J. (1980). Intraspecific diversity in a natural population of Trifolium repens. J. of Ecol., 68: 717-735.

Burdon, J. J. and Harper, J. L. (1980). Relative growth rates of individual members of a plant population. J. of Ecol., 68: 953-957.

Chapman, V. J. (1960). Salt marshes and salt deserts of the world. Leonard and Hall, London.

Clausen, J. and Hiesey, W. M. (1958). Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races. pp. 200-212. Carnegie Institution of Washington, Publication 615, Washington.

Dainty, J. (1979). The ionic and water relations of plants which adjust to a fluctuating saline environment. In: Ecological processes in coastal environments (Eds. R. L. Jefferies and A. J. Davy), pp. 201-209. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Damme, J. van (1980). Voorkomen en betekenis van voortplantingssystemen in

het genus Plantago. Nieuwsbrief 18: 88-91.

Doing Kraft, H. (1954). L' analyse des carrés permanents. Acta Bot. Neerl., 3: 421-425.

Don, R., Hooff, W. C. M. van, Jansen, S. R. J. en Jonker, A. J. P. (1981). Patroon, proces en dynamiek van vegetatie en milieu op de Boschplaat van Terschelling. Doktoraalverslag Afdeling Geobotanie, KU, Nijmegen.

Erdei, L. and Kuiper, P. J. C. (1979). The effect of salinity on growth, cation content, Na^+-uptake and translocation in salt-sensitive and salt-tolerant Plantago species. Physiol. Plant., 47: 95-99.

Erdei, L., Stuiver, C. E. E. and Kuiper, P. J. C. (1980). The effect of salinity on lipid composition and on activity of Ca^+- and Mg^{2+}-stimulated ATPases in salt-sensitive and salt-tolerant Plantago species. Physiol. Plant., 49: 315-319.

Feekes, W. (1936). De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeerpolder, de eerste grote droogmakerij van de Zuiderzee. Proefschrift, Landbouwhogeschool, Wageningen.

Goudriaan, J. (1978). Concurrentie. Landbouwkundig Tijdschrift/pt, 90 (8a): 268-274.

Gray, A. J., Parsell, R. J. and Scott, R. (1979). The genetic structure of plant populations in relation to development of salt marshes. In: Ecological processes in coastal environments (Eds. R. L. Jefferies and A. J. Davy), pp. 43-64. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Grime, J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. Nature, 250: 26-31.

Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Nat., 111: 1169-1194.

Grime, J. P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. 222 pp. John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto.

Grime, J. P. and Hunt, R. (1975). Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. J. of Ecol., 63: 393-422.

Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev., 52: 107-152.

Haefner, J. W. (1980). Two metaphors of the niche. Synthese, 43: 123-153.

Hall, R. L. (1974). Analysis of the nature of interference between plants of different species. II. Nutrient relations in a Nandi Setaria and greenleaf Desmodium association with particular reference to potassium. Austr. J. Agric. Res., 25: 749-756.

Harper, J. L. (1977). Population biology of plants. 892 pp. Academic Press, London.

Harper, J. L. (1978a). The demography of plants with clonal growth. In: Structure and functioning of plant populations (Eds. A. H. J. Freijsen and J. W. Woldendorp). Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Verhandelingen Afdeling Natuurkunde, Tweede Reeks, deel 70: 27- 48. North Holland Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York.

Harper, J. L. (1978b). Plant relations in pastures. In: Plant relations in pastures (Ed. J. R. Wilson). CSIRO, East Melbourne.

Harper, J. L. (1982). After description. In press.

Harper, J. L. and White, J. (1974). The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. and Syst., 5: 419-463.

Henriksen, K. and Jensen, A. (1979). Nitrogen mineralisation in a salt marsh ecosystem dominated by Halimione portulacoides. In: Ecological processes in coastal environments (Eds. R. L. Jefferies and A. J. Davy), pp. 373-384. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Heukels, H. en Ooststroom, S. J. van (1975). Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.

Hunt, R. (1978). Plant growth analysis. Studies in biology no. 96. Arnold Ltd.

Hutchings, M. J. (1979). Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the -3/2 power law. J. of Ecol., 67: 21-33.

Jefferies, R. L. (1977). Growth responses of coastal halophytes to inorganic nitrogen. J. of Ecol., 65: 847- 865.

Jefferies, R. L., Davy, A. J. and Rudmik, T. (1979). The growth strategies of coastal halophytes. In: Ecological processes in coastal environments (Eds. R. L. Jefferies and A. J. Davy), pp. 243-267. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Jefferies, R. L. and Perkins, N. (1977). The effects on the vegetation of the additions of inorganic nutrients to salt marsh soils at Stiffkey, Norfolk. J. of Ecol., 65: 867-882.

Jerling, L. (1982). Population dynamics of a perennial herb (Plantago maritima L.) along a distributional gradient - a demographical study. PhD. Thesis, Univ. of Stockholm.

Jong, F. de (1982). Epidemiologische aspekten van een Erysiphe-Limonium pathosysteem. Doktoraalverslag Vakgroep Planteziektenkunde, Landbouwhogeschool, Wageningen. In voorbereiding.

Jong, M. de (1980). Populatiebiologie van Limonium vulgare Mill. Doktoraal-

verslag, Vakgroep Planteziektenkunde, Vegetatiekunde en Plantenoecologie, Landbouwhogeschool, Wageningen.

Ketner, P. (1972). Primary production of salt marsh communities on the island of Terschelling in the Netherlands. Proefschrift, KU, Nijmegen.

Kuiper, D. (1978). Reakties van Plantago-soorten op wisselingen in voedingsniveau. Nieuwsbrief 6: 21-32.

Kuiper, P. J. C. (1979). Oecofysiologische aspekten op het niveau in de cel. Contactblad voor Oecologen, 15 (2/3): 118-125.

Kuiper, P. J. C. (1980). Effekten van NaCl op de groei en op een aantal fysiologische processen bij Plantago. Nieuwsbrief, 18: 110- 114.

Lange, L. de, et al. (1976). Twee keer plantenoecologisch praktikum voor 2e jaars biologie studenten II. Contactblad voor Oecologen, 12: 1-18.

Larcher, W. (1975). Physiological plant ecology. 252 pp. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Leeuwen, C. G. van (1966). A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. Wentia, 15: 25-46.

Lempke, B. J. (1979). Meldingen van waarnemingen. Entom. Ber., 39: 50.

Leur, J. A. G. van (1981). Onderz-ek naar het evenwicht tussen waard en pathogenen in een natuurlijke situatie. Vakbl. Biol., 61 (21): 466- 471.

Levins, R. and Lewontin, R. (1980). Dialectics and reductionism in ecology. Synthese, 43: 47-78.

Ligthart, F. (1981). Variatie binnen de soort Plantago maritima L. Nieuwsbrief, 22: 22-28.

Loon, L. J. M. van (1979). Enige aspekten van zout- en vochttransport in de bodem voor een kweldertransekt op de Boschplaat, Terschelling. Doktoraalverslag, Vakgroep Bodemnatuurkunde, Landbouwhogeschool, Wageningen.

Maarel, E. van der (1976). On the establishment of plant community bounderies. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd., 89: 415-443.

Meusel, E., Jäger, E., Rauschert, S. und Weinert, E. (1978). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, Band II. Jena.

Noble, J. C. (1976). The population biology of rhizomatous plants. PhD Thesis, Univ. College of North Wales, Bangor.

Noble, J. C., Bell, A. D. and Harper, J. L. (1979). The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of Carex arenaria. J. of Ecol., 67: 983-1008.

Patten, B. C. and Auble, G. T. (1980). Systems approach to the concept of niche. Synthese, 43: 155-181.

Ranwell, D. S. (1972). Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall, London.

Relou, H. (1980). Het effekt van NaCl, in waterkultuur, op groei, konkurrentieverhouding en ionenopname van Plantago maritima L. en Limonium vulgare Mill. Stageverslag, Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenoecologie en Onkruidkunde, Landbouwhogeschool, Wageningen.

Rozema, J. (1978). On the ecology of some halophytes from a beach plain in the Netherlands. Proefschrift, VU, Amsterdam.

Rozema, J. (1979). Population dynamics and ecophysiological adaptations of some coastal members of the Juncaceae and Gramineae. In: Ecological processes in coastal environments (Eds. R. L. Jefferies and A. J. Davy), pp. 229-241. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Schat, H. (1978). Populatiebiologie van Salicornia stricta en Salicornia brachystachya, en van enkele andere soorten op de schorren ten zuiden van Bergen op Zoom. Studentenverslag nr. D3, DIHO, Yerseke.

Simberloff, D. (1980). A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. Synthese, 43: 3-39.

Spitters, C. J. T. (1980). Competition effects within mixed stands. In: Opportunities for increasing crop yields (Eds. R. G. Hurd, P. V. Biscoe and C. Dennis), pp. 219-231. Pitman Publ., London.

Spitters, C. J. T. (1982a). An alternative approach in the analysis of mixed cropping experiments. 1. Estimation of competition effects. Neth. J. Agric. Sci. In druk.

Spitters, C. J. T. (1982b) An alternative approach in the analysis of mixed cropping experiments. 2. Estimating competition effects from a diverse set of populations, an example. Neth. J. Agric. Sci. In druk.

Stewart, G. R., Larher, F., Ahmad, I. and Lee, J. A. (1979). Nitrogen metabolism and salt tolerance in higher plant halophytes. In: Ecological processes in coastal environments (Eds. R. L. Jefferies and A. J. Davy), pp. 211-227. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Stoof - van Vliet, E. J. A. (1976). De invloed van betreding op het voorkomen en de ontwikkeling van Plantago maritima L. Verslag 8, IOO, Oostvoorne.

Stuiver, C. E. E., Lambers, H., Blacquière, T. en Kuiper, P. J. C. (1981). De invloed van NaCl op een aantal fysiologische processen in zoutgevoelige en zoutresistente Plantago-soorten. Nieuwsbrief, 23: 165-172.

Tanczos, O. G., Erdei, L. en Kuiper, P. J. C. (1981). Opname en transport van Na^+ in zoutgevoelige en zoutresistente Plantago-soorten. Nieuwsbrief, 23: 160-164.

Tietema, T. (1981). Ecophisiology of the sand sedge, Carex arenaria L. Proefschrift, RU, Utrecht.

Turkington, R., Cahn, M. A., Vardy, A. and Harper, J. L. (1979). The growth, distribution and neighbour relationships of Trifolium repens in a permanent pasture. III. The establishment and growth of Trifolium repens in natural and perturbed sites. J. of Ecol., 67: 231-243.

Turkington, R. and Harper, J. L. (1979a). The growth, distribution and neighbour relationships of Trfolium repens in a permanent pasture. I. Ordination and contact. J. of Ecol., 67: 201-218.

Turkington, R. and Harper, J. L. (1979b). The growth, distribution and neighbour relationships of Trifolium repens in a permanent pasture. II. Inter- and intraspecific contact. J. of Ecol., 67: 219- 230.

Turkington, R. and Harper, J. L. (1979c). The growth, distribution and neighbour relationships of Trifolium repens in a permanent pasture. IV. Fine-scale biotic differentiation. J. of Ecol. 67: 245-254.

Visser, G. (1979). Honderd jaar Terschellinger flora (1870 - 1975).

Waisel, Y. (1972). Biology of halophytes. Academic Press, London.

Weissenböck, G. (1969). Einfluss des Bodensalzgehaltes auf Morfologie und Ionenspeicherung von Halophyten. Flora, Abt. B., Bd. 158: 369-389.

Westhoff, V. (1947). The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Proefschrift, RU, Utrecht.

Westhoff, V., Bakker, P. A., Leeuwen, C. G. van, Voo, E. E. van der (1970). Wilde planten, deel 1. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland.

Westhoff, V. en Held, A. J. den (1975). Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme en Cie., Zutphen.

Westhoff, V. en Segal, S. (1961). Cursus Vegetatiekunde, 12-17 juni 1961 op Terschelling. Stencil, Hugo de Vries Lab., UvA, Amsterdam.

White, J. (1979). The plant as a metapopulation. Ann. Rev. Ecol. and Syst., 10: 109-145.

White, J. and Harper, J. L. (1970). Correlated changes in plant size and number in plant populations. J. of Ecol., 58: 467-485.

Willems, E. G. M. J. en Lepoutre, Z. W. G. (1969). De bepaling van de wortelbiomassa in het Junco-Caricetum extensae blysmetosum rufi en het Plantagini-Limonietum op de Boschplaat op Terschelling. Rapport Bot. Lab. afd. Geobotanie, KU, Nijmegen.

Wit, C. T. de (1960). On competition. Versl. Landbouwk. Onderz., 66 (8): 1- 82.

Wit, C. T. de and Bergh, J. P. van den (1965). Competition between herbage plants. Neth. J. Agric. Sci., 13: 212-221.

Wit, C. T. de and Goudriaan, J. (1978). Simulation of ecological processes. pp. 175. Pudoc, Wageningen.

Wolff, C. (1980). Mannelijke steriliteit bij Plantago maritima L. en de invloed van het milieu op de morfologische variatie bij deze soort. Nieuwsbrief, 19: 14-17.

Zijp, W. L. (1974). Handleiding voor statistische toetsen. 281 pp. Tjeenk Willink, Groningen.

LIJST VAN TABELLEN

1. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. De overstromingsfrekwentie, de overstromingsduur per periode van 4 weken gedurende het seizoen 19/4 tot 2/10 1980, de hoogte boven NAP en de sliblaagdikte van de vegetatietypen langs het transekt.
2. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Idem.
3. Transekt 18; transekt 10, ongestoorde vegetatie. Spearman rangkorrelatietoets. Onderlinge korrelaties van de overstromingsfrekwentie, -duur, de sliblaagdikte, de hoogte boven NAP van de vegetatietypen, de verhouding tussen rozetaantal en biomassa per m^2 van L. vulgare en P. maritima.
4. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Enkele bodemeigenschappen in proefvlakken met verschillende dichtheden van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare.
5. Transekt 18; transekt 10; strandvlakte; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima langs de transekten in juli 1980. Gemiddelden en se van de bovengrondse biomassa van de totale vegetatie, van de rozetdichtheid, van de bloeistengeldichtheid, van de biomassa van de rozetten en van het rozetgewicht.
6. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima op drie verschillende tijdstippen in mono- en mengkultuur in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare.
7. Transekt 18, aangelegde proefvlakken (ongestoord). Enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima op twee verschillende tijdstippen in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare.
8. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Resultaten van de variantie-analyse en de Student-Newman-Keuls toets van enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima bij verschillende dichtheden in mono- en mengkultuur in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare op drie verschillende tijdstippen.
9. Transekt 18; transekt 10, aangelegde proefvlakken. Drooggewicht van de wortelstelsels van L. vulgare en P. maritima in het PL en het PL terminale fase.
10. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Frakties van ionen van het totaal gehalte aan gemeten ionen in de rozetten van L. vulgare, P. maritima en de bodem in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare op vier verschillende tijdstippen.

11. Transekt 18. Chemische samenstelling van zoutkristallen op de bladeren van L. vulgare in mei 1980.
12. Konkurrentieproef in de kas. N-, Na^+- en K^+-gehalten in verschillende plantenorganen van L. vulgare en P. maritima in mono- en mengkultuur bij verschillende zoutkonsentraties.
13. Groeiproef in de kas. Na^+/K^+ verhouding in de spruit en de wortel van L. vulgare en P. maritima in monokultuur bij drie verschillende zoutkonsentraties.
14. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Gehalten aan Na^+ en Cl^- in P. maritima bij toenemende aanwezigheid van L. vulgare in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare op drie verschillende tijdstippen.
15. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. De verhou- van L. vulgare en P. maritima, de bedekkingspercentages en de gemiddelde RRR_{LP} per jaar in enkele proefvlakken langs de transekten over de periode 1953 - 1979.
16. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. De RRR_{LP} per maand gedurende het groeiseizoen 1980 bij verschillende dichtheden in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare.
17. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Schatting van de konkurrentie-effekten tussen L. vulgare en P. maritima volgens het lineaire model.
18. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Idem volgens het hyperbolische model.
19. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Idem volgens het exponentiële model.
20. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Spearman rangkorrelatietoets. Onderlinge korrelaties van het lineaire, het hyperbolische en het exponentiële model.
21. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. De opbrengsten, de relatieve opbrengsten en de RYT van L. vulgare en P. maritima in mono- en mengkultuur op drie oogsttijdstippen in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare.
22. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Schatting van de konkurrentieeffekten tussen L. vulgare en P. maritima volgens het hyperbolische model op twee oogsttijdstippen.
23. Kiemingsproef in de kas op een waterpotentiaalgradiënt. Het kumulatief aantal gekiemde zaden van L. vulgare en P. maritima bij verschillende

konsentraties NaCl en polyethyleenglycol. Oriënterende proef.

24. Kiemingsproef in de kas op een waterpotentiaalgradiënt. Idem.
25. Kiemingsproef in de kas op een waterpotentiaalgradiënt. Het kumulatief aantal gekiemde zaden van P. maritima in afhankelijkheid van de NaCl-konsentratie en de temperatuur.
26. Kiemingsproef in de kas op een waterpotentiaalgradiënt. De halfwaardetijd van de kieming van L. vulgare in relatie tot de NaCl- en PEG- konsentratie.
27. Transekt 18, bemestingsproef. Enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima bij N- en P-bemesting in de sociatie met P. maritima en de sociatie met L. vulgare op twee oogsttijdstippen. Gemiddelden en se van de rozetdichtheid, het bovengrondse drooggewicht en het rozetgewicht.
28. Transekt 18, bemestingsproef. Het effekt van N- en P-bemesting op het bovengrondse drooggewicht van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima en de sociatie met L. vulgare op twee oogsttijdstippen.
29. Transekt 18, bevloeiingsproef. Enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare in september 1980. De rozetdichtheid, het bovengrondse drooggewicht en het rozetgewicht.
30. Groeiproef in de kas. Drooggewichten van spruit, wortel en hele plant en bladoppervlakten van L. vulgare en P. maritima bij verschillende zoutkonsentraties in september en december 1980.
31. Groeiproef in de kas. Enkele parameters (RGR, NAR, LAR) voor de groei van L. vulgare en P. maritima bij verschillende zoutkonsentraties in september en december 1980.
32. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. De RGR van rozetten van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare tijdens het groeiseizoen 1980.

Vegetatietypen langs transekt 18.

1. Oeverwal met Halimione portulacoides.
2. Sociatie met L. vulgare.
3. Plantagini-Limonietum (PL).
4. Sociatie met P. maritima.
5. Drempel met Festuca rubra ssp. litoralis en Juncus maritimus.
6. Sociatie met P. maritima.
7. Zone met J. maritimus.
8. Armerio-Festucetum (AF).
9. Gemeenschap van P. maritima en Juncus gerardii.
10. Zone met J. maritimus.
11. Gemeenschap van P. maritima en J. gerardii.
12. Zone met F. rubra ssp. litoralis en Elitrygia pungens.

Vegetatietypen langs transekt 10.

1. Armerio-Festucetum (AF).
2. Plantagini-Limonietum (met Aster tripolium).
3. Plantagini-Limonietum terminale fase (met Armeria maritima).
4. Sociatie met L. vulgare.
5. Gemeenschap van L. vulgare en H. portulacoides.
6. Sociatie met L. vulgare.
7. Plantagini-Limonietum (PL).
8. Artemisietum maritimae (Am).
9. Gemeenschap van L. vulgare en H. portulacoides.
10. Artemisietum maritimae (Am).
11. Gemeenschap van L. vulgare en H. portulacoides.
12. Open vegetatie met Puccinellia maritima, L. vulgare, Salicornia stricta en Suaeda maritima.

Vegetatietypen op de strandvlakte.

1. vegetatie van F. rubra ssp. litoralis en Parapholis strigosa.
2. vegetatie met Carex extensa.
3. vegetatie met Spergularia media.
4. vegetatie met C. extensa en S. media.

Tabel 1. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. De overstromingsfrekwentie (Of), de overstromingsduur (Od) per periode van 4 weken gedurende het seizoen 19/4 tot 2/10 1980, de hoogte boven NAP (in cm) en de sliblaagdikte (in cm) van de vegetatietypen langs het transekt.

vegetatietype	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
hoogte boven NAP	113.67 ± 1.94	111.04 ± 0.38	114.63 ± 0.31	117.02 ± 0.22	122.04 ± 1.15	120.72 ± 0.18	123.69 ± 0.51	130.17 ± 0.45	124.97 ± 1.44	121.54 ± 1.30	124.06 ± 0.27	135.19 ± 4.07
sliblaagdikte	12.44 ± 2.02	9.27 ± 0.23	7.90 ± 0.17	7.00 ± 0.45	6.00 ± 1.00	6.40 ± 0.43	6.71 ± 0.53	8.41 ± 0.28	8.67 ± 0.88	8.25 ± 0.25	7.50 ± 0.29	5.67 ± 0.73
Of. (aantal)												
19/4 - 16/5	5	6	5	5	5	5	5	3	5	5	5	3
17/5 - 12/6	7	12	7	4	2	2	1	0	1	2	1	0
13/6 - 10/7	28	32	27	24	15	18	11	6	9	15	10	3
11/7 - 7/8	25	27	23	21	12	15	8	1	6	12	6	1
8/8 - 4/9	26	30	25	20	15	16	14	9	14	15	14	2
5/9 - 2/10	18	19	17	16	12	13	10	7	10	12	10	3
Of. totaal	109	126	104	90	61	69	49	26	45	61	46	12
%	32.6	37.7	31.3	27.0	18.3	20.7	14.7	7.8	13.5	18.3	13.8	3.6
gem. 19/4 - 2/10	18.16 ± 4.09	21.00 ± 4.27	17.33 ± 3.84	15.00 ± 3.48	10.17 ± 2.21	11.50 ± 2.64	8.17 ± 1.89	4.33 ± 1.45	7.50 ± 1.84	10.17 ± 2.21	7.67 ± 1 87	2.00 ± 0.52
Od. in uren												
19/4 - 16/5	45.6	46.7	45.4	45.0	42.3	42.8	41.5	32.6	40.4	42.5	41.4	25.1
17/5 - 12/6	6.4	8.5	5.8	4.3	2.2	2.7	1.6	0	1.3	2.4	1.3	0
13/6 - 10/7	38.3	54.4	46.2	40.7	26.0	30.3	20.5	11.6	17.6	27.6	19.3	5.0
11/7 - 7/8	41.7	48.3	39.4	33.4	18.4	21.4	14.6	5.6	12.1	19.5	13.7	3.1
8/8 - 4/9	51.2	57.1	49.0	43.6	30.6	33.9	26.4	18.1	20.5	31.9	25.5	2.7
5/9 - 2/10	63.7	68.6	62.0	57.5	45.0	48.5	40.5	27.8	37.1	46.4	39.6	14.8
gem. 19/4 - 2/10	41.15 ± 7.84	47.27 ± 8.38	41.30 ± 7.73	37.42 ± 7.36	27.42 ± 6.48	29.93 ± 6.69	24.18 ± 6.29	15.95 ± 5.17	21.50 ± 6.09	28.38 ± 6.56	23.47 ± 6.30	8.45 ± 3.93

totaal aantal mogelijke overstromingen: 334

Tabel 2. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. De overstromingsfrekwentie (Of), de overstromingsduur (Od) per periode van 4 weken gedurende het seizoen 19/4 tot 2/10 1980, de hoogte boven NAP (in cm) en de sliblaagdikte (in cm) van de vegetatietypen langs het transekt.

vegetatietype	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
hoogte boven NAP	129.33 ± 0.93	120.22 ± 0.15	118.96 ± 0.54	113.18 ± 0.64	106.72 ± 0.60	109.47 ± 1.00	114.54 ± 0.89	116.57 ± 1.41	104.70 ± 0.69	114.49 ± 0.86	101.46 ± 0.67	92.43 ± 0.64
sliblaagdikte	10.61 ± 0.50	11.50 ± 0.00	11.00 ± 0.41	13.79 ± 0.41	13.27 ± 0.38	13.75 ± 0.25	13.17 ± 1.01	13.50 ± 0.56	17.32 ± 0.21	17.35 ± 0.26	15.54 ± 0.49	7.65 ± 0.34
Of. (aantal)												
19/4 - 16/5	3	3	3	5	6	5	5	5	6	5	7	15
17/5 - 12/6	0	2	2	2	5	4	2	2	9	2	12	28
13/6 - 10/7	6	10	11	18	22	21	16	14	22	17	23	40
11/7 - 7/8	2	5	5	14	20	18	11	7	20	11	22	36
8/8 - 4/9	4	10	11	16	23	20	15	13	24	15	27	37
5/9 - 2/10	8	8	8	17	23	20	15	13	24	16	27	38
Of. totaal	23	38	40	72	99	88	64	54	105	66	118	194
%	6.9	11.4	12.0	21.6	29.6	26.4	19.2	16.2	31.4	19.8	35.3	58.1
gem. 19/4 - 2/10	3.83 ± 1.17	6.33 ± 1.43	6.67 ± 1.61	12.00 ± 2.77	16.50 ± 3.51	14.67 ± 3.24	10.67 ± 2.40	9.00 ± 2.05	17.50 ± 3.24	11.00 ± 2.54	19.67 ± 3.38	32.33 ± 3.85
Od. in uren												
19/4 - 16/5	8.3	11.5	12.3	13.5	15.9	15.5	13.2	12.8	16.2	13.2	16.7	35.3
17/5 - 12/6	0	2.2	2.5	3.1	5.5	3.9	2.7	1.9	8.2	2.7	10.4	36.1
13/6 - 10/7	6.6	15.3	17.1	20.9	38.4	31.6	20.1	18.5	43.5	20.1	51.5	86.8
11/7 - 7/8	3.8	6.6	9.4	18.6	30.4	25.4	15.3	10.3	34.1	15.4	30.0	74.9
8/8 - 4/9	9.8	16.6	18.3	28.6	40.6	36.0	27.5	25.7	43.9	27.5	49.4	88.7
5/9 - 2/10	15.8	23.1	24.2	33.8	47.8	42.0	31.4	27.9	52.3	31.5	59.7	91.8
gem. 19/4 - 2/10	7.38 ± 2.20	12.55 ± 3.05	13.97 ± 3.10	19.75 ± 4.45	29.77 ± 6.58	25.73 ± 5.73	18.37 ± 4.23	16.18 ± 4.01	33.03 ± 7.07	18.40 ± 4.24	36.28 ± 8.26	68.93 ± 10.77

totaal aantal mogelijke overstromingen: 334

Tabel 3. Transekt 18; transekt 10, ongestoorde vegetatie. Spearman rangkorrelatietoets (Zijp, 1974). Onderlinge korrelaties van de overstromingsfrekwentie (Of.), -duur (Od.), de sliblaagdikte, de hoogte boven NAP van de vegetatietypen, de verhouding tussen rozetaantal en biomassa per m^2 van L. vulgare en P. maritima.

Transekt 18

	Of.	Od.	slibl.	hoogte	N_L/N_P	Y_L/Y_P
Of.		+ xxx	- x	- xxx	+ xxx	+ xxx
Od.			- x	- xxx	+ xxx	+ xxx
slibl.				- x	+ xx	NS
hoogte					- xx	- xxx
N_L/N_P						+ xxx
Y_L/Y_P						

Transekt 10

	Of.	Od.	slibl.	hoogte	N_L/N_P	Y_L/Y_P
Of.		+ xxx	NS	- xxx	+ xx	NS
Od.			NS	- xxx	+ xx	NS
slibl.				NS	NS	NS
hoogte					- xx	NS
N_L/N_P						+ xx
Y_L/Y_P						

x: $0.10 < P < 0.05$

xx: $0.05 < P < 0.01$

xxx: $0.01 < P < 0.001$

NS: niet signifikant

Tabel 4. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Enkele bodemeigenschappen in proefvlakken met verschillende dichtheden van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L). Het vochtpercentage en de ionenkonsentraties (gem. en se.) zijn uitgedrukt in mMol/l (Na^+, K^+, Cl^-) en in Mol/l (PO_4^{3-}, NH_4^+, NO_3^--NO_2^-) bodemvocht.

	Na^+ mei slib	Na^+ mei zand	Na^+ juli slib	Na^+ juli zand	Na^+ september slib	Na^+ september zand	Cl^- mei slib	Cl^- mei zand	Cl^- juli slib	Cl^- juli zand	Cl^- september slib	Cl^- september zand
H (n=5)	26.18 ± 0.75	0.84 ± 0.03	13.82 ± 0.41	1.20 ± 0.16	16.94 ± 0.55	1.24 ± 0.27	28.36 ± 0.91	0.76 ± 0.03	13.18 ± 0.45	1.18 ± 0.17	17.52 ± 0.95	1.54 ± 0.27
M (n=7)	28.47 ± 0.67	0.81 ± 0.08	15.20 ± 0.28	0.89 ± 0.06	14.30 ± 0.29	0.91 ± 0.11	30.60 ± 0.76	0.81 ± 0.09	14.60 ± 0.32	0.96 ± 0.07	15.10 ± 0.35	1.19 ± 0.13
L (n=5)	13.00 ± 0.49	1.20 ± 0.08	15.94 ± 0.57	1.10 ± 0.12	15.54 ± 0.31	0.96 ± 0.13	12.58 ± 0.53	1.36 ± 0.05	15.26 ± 0.57	1.20 ± 0.16	16.64 ± 0.38	1.18 ± 0.16
	K^+						PO_4^{3-}					
H (n=5)	0.94 ± 0.030	0.040 ± 0.003	0.58 ± 0.013	0.048 ± 0.002	0.67 ± 0.017	0.056 ± 0.004	36.00 ± 4.59	3.40 ± 0.85	19.10 ± 4.10	2.75 ± 0.74	32.15 ± 3.07	2.90 ± 0.58
M (n=7)	0.94 ± 0.018	0.040 ± 0.004	0.59 ± 0.004	0.043 ± 0.003	0.62 ± 0.014	0.041 ± 0.001	28.07 ± 4.21	2.21 ± 0.33	21.79 ± 1.78	1.57 ± 0.25	28.29 ± 3.29	1.36 ± 0.16
L (n=5)	0.58 ± 0.010	0.048 ± 0.002	0.62 ± 0.017	0.044 ± 0.004	0.65 ± 0.019	0.040 ± 0.003	77.70 ± 5.78	1.45 ± 0.17	34.20 ± 4.97	1.05 ± 0.33	34.90 ± 1.77	1.10 ± 0.20
	NH_4^+						NO_3^--NO_2^-					
H (n=5)	48.60 ± 1.24	0.15 ± 0.100	66.93 ± 25.72	0.20 ± 0.094	96.20 ± 27.35	1.70 ± 1.208	6.29 ± 0.51	1.97 ± 0.10	5.10 ± 0.13	2.42 ± 0.25	6.95 ± 1.10	2.66 ± 0.15
M (n=7)	47.11 ± 3.11	0.57 ± 0.429	51.29 ± 3.32	0.036 ± 0.036	126.96 ± 21.71	0.28 ± 0.096	6.77 ± 0.71	1.83 ± 0.17	6.85 ± 0.62	1.97 ± 0.07	10.84 ± 1.58	3.03 ± 0.19
L (n=5)	201.55 ± 20.91	1.55 ± 0.366	53.52 ± 3.37	0.10 ± 0.061	55.70 ± 0.57	0.65 ± 0.947	10.36 ± 2.22	1.87 ± 0.15	6.25 ± 0.32	2.19 ± 0.16	22.94 ± 1.99	6.10 ± 2.54
	vochtpercentage											
H (n=5)	63.61 ± 2.12	19.01 ± 0.14	69.47 ± 0.46	19.47 ± 0.05	70.23 ± 0.44	19.88 ± 0.23						
M (n=7)	64.70 ± 0.49	19.88 ± 0.37	68.48 ± 0.17	19.49 ± 0.15	67.59 ± 1.23	19.36 ± 0.17						
L (n=5)	69.85 ± 0.57	22.09 ± 0.86	67.62 ± 0.26	19.26 ± 0.08	68.94 ± 0.44	19.56 ± 0.25						

Tabel 5. Transekt 18; transekt 10; strandvlakte; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima langs de transekten in juli 1980. Gemiddelden en se van de bovengrondse biomassa van de totale vegetatie in g/m^2 (V), van het aantal rozetten per m^2 (R), van het aantal bloeistengels per m^2 (B), van de biomassa van de rozetten in g/m^2 (D) en van het gewicht per rozet in g/rozet (d).

veg. type	V	L. vulgare R	L. vulgare B	L. vulgare D	L. vulgare d	P. maritima R	P. maritima B	P. maritima D	P. maritima d
Transekt 18									
1	409.7 ± 27.4	2167 ± 202	27 ± 15	316.6 ± 25.2	0.146 ± 0.018	333 ± 200	0	10.7 ± 5.8	0.032 ± 0.006
2	301.0 ± 14.7	2026 ± 495	31 ± 10	180.3 ± 10.3	0.093 ± 0.005	2054 ± 271	137 ± 28	61.9 ± 8.9	0.032 ± 0.002
3	228.7 ± 26.2	1693 ± 154	13 ± 9	87.2 ± 12.8	0.053 ± 0.007	7167 ± 786	420 ± 103	114.3 ± 12.0	0.017 ± 0.002
4	268.9 ± 9.6	1253 ± 87	22 ± 9	108.0 ± 9.5	0.089 ± 0.006	9882 ± 620	426 ± 63	145.0 ± 6.8	0.016 ± 0.001
7	329.7 ± 41.2	627 ± 83	0	32.7 ± 6.5	0.052 ± 0.007	7653 ± 908	147 ± 50	200.9 ± 22.4	0.027 ± 0.003
8	458.9 ± 49.4	253 ± 65	0	37.3 ± 8.5	0.147 ± 0.046	2993 ± 828	333 ± 75	239.3 ± 44.1	0.093 ± 0.023
10	588.6 ± 69.8	393 ± 164	13 ± 9	89.1 ± 27.1	0.241 ± 0.059	2867 ± 585	320 ± 106	313.9 ± 57.8	0.124 ± 0.032
11	291.6 ± 20.3	353 ± 84	7 ± 7	37.1 ± 9.3	0.108 ± 0.017	4100 ± 453	160 ± 49	163.5 ± 20.6	0.042 ± 0.005
Transekt 10									
1	692.3 ± 53.1	340 ± 59	7 ± 7	185.8 ± 39.2	0.572 ± 0.071	493 ± 129	93 ± 37	78.0 ± 25.5	0.177 ± 0.026
2	395.5 ± 32.3	1140 ± 80	13 ± 9	163.4 ± 23.4	0.148 ± 0.017	5000 ± 475	120 ± 34	123.1 ± 11.3	0.026 ± 0.002
3	296.3 ± 11.4	1182 ± 105	14 ± 6	141.1 ± 12.2	0.087 ± 0.006	5090 ± 375	48 ± 24	114.5 ± 7.7	0.023 ± 0.001
4	338.9 ± 22.3	2407 ± 184	80 ± 20	25.2 ± 20.5	0.115 ± 0.008	933 ± 248	67 ± 37	93.1 ± 10.7	0.046 ± 0.004
5	391.3 ± 40.7	2947 ± 216	33 ± 16	317.5 ± 32.1	0.111 ± 0.007	500 ± 176	13 ± 9	10.3 ± 3.1	0.022 ± 0.004
8	649.9 ± 50.8	373 ± 73	27 ± 12	124.5 ± 24.7	0.377 ± 0.064	27 ± 21	0	1.1 ± 0.9	0.040 ± 0.003
12	357.2 ± 49.1	1213 ± 215	93 ± 27	240.7 ± 35.9	0.234 ± 0.028	0	0	0	- -
PK-gebied									
	351.8 ± 19.5	1393 ± 119	20 ± 9	155.8 ± 16.2	0.115 ± 0.008	5360 ± 379	183 ± 24	150.0 ± 12.0	0.029 ± 0.002
Strandvlakte									
1	157.4 ± 23.7	190 ± 92	0	37.9 ± 22.6	0.128 ± 0.062	1160 ± 262	40 ± 31	20.3 ± 5.2	0.020 ± 0.003
2	183.9 ± 12.9	633 ± 113	7 ± 7	66.7 ± 17.4	0.123 ± 0.030	2787 ± 402	187 ± 62	39.1 ± 5.3	0.016 ± 0.002
3	298.7 ± 57.0	473 ± 75	27 ± 21	100.5 ± 32.5	0.210 ± 0.064	1000 ± 127	247 ± 59	49.1 ± 10.6	0.066 ± 0.012
4	268.4 ± 26.4	393 ± 76	27 ± 15	111.8 ± 19.1	0.351 ± 0.082	1573 ± 303	140 ± 32	53.3 ± 10.6	0.051 ± 0.011

Tabel 6. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima op drie verschillende tijd stippen (mei, juli, september 1980) in mono- (bij hoge (h) en lage dichtheid (l)) en mengkultuur in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L).

	Rozetdichtheid (1/16 m²)			Drooggewicht rozetten in g/m²			Drooggewicht per roz			Bloeistengeldichtheid (1/16 m²)			Drooggewicht per bloeistengel (g/blst.)		
	mei	juli	september	mei	juli	september	mei	juli	september	mei	juli	september	mei	juli	september
L. vulgare										mei	juli	september	mei	juli	september
Hh	58.8 ± 2.3	55.3 ± 2.9	57.8 ± 8.1	1.39 ± 0.14	2.17 ± 0.38	2.53 ± 0.43	0.023 ± 0.001	0.040 ± 0.009	0.044 ± 0.005	0	0.3 ± 0.3	0.5 ± 0.3	0	0.01 ± 0.01	0.06 ± 0.04
Mh	40.3 ± 4.8	51.5 ± 5.6	57.5 ± 4.0	1.47 ± 0.18	3.61 ± 0.41	3.46 ± 0.61	0.037 ± 0.001	0.070 ± 0.001	0.059 ± 0.008	0	0.3 ± 0.3	0	0	0.04 ± 0.04	0
Lh	52.3 ± 1.6	49.0 ± 3.5	54.5 ± 3.3	4.12 ± 0.48	5.14 ± 0.94	5.25 ± 0.90	0.078 ± 0.007	0.103 ± 0.013	0.098 ± 0.018	0.8 ± 0.3	1.5 ± 0.7	0.5 ± 0.3	0.01 ± 0.00	0.27 ± 0.16	0.12 ± 0.08
Hl	19.5 ± 2.4	20.0 ± 1.4	21.5 ± 1.3	0.44 ± 0.03	1.00 ± 0.30	1.14 ± 0.38	0.029 ± 0.006	0.048 ± 0.014	0.052 ± 0.017	0	0	0.3 ± 0.3	0	0	0.01 ± 0.01
Ml	22.8 ± 2.5	20.3 ± 2.3	24.3 ± 1.7	0.90 ± 0.10	1.93 ± 0.32	3.30 ± 0.41	0.040 ± 0.002	0.094 ± 0.011	0.140 ± 0.025	0	0.8 ± 0.5	1.5 ± 0.5	0	0.12 ± 0.07	0.40 ± 0.08
Ll	18.0 ± 2.2	24.0 ± 1.4	23.8 ± 1.3	2.18 ± 0.23	2.68 ± 0.55	2.73 ± 0.54	0.124 ± 0.011	0.109 ± 0.017	0.114 ± 0.019	1.0 ± 0.7	0	0.8 ± 0.8	0.08 ± 0.08	0	0.21 ± 0.21
P. maritima															
Hh	372.0 ± 32.4	213.0 ± 25.6	199.8 ± 21.0	4.18 ± 0.36	2.83 ± 0.36	3.54 ± 0.36	0.011 ± 0.000	0.013 ± 0.001	0.018 ± 0.001	0	14.5 ± 1.3	23.8 ± 2.2	0	0.16 ± 0.02	0.31 ± 0.05
Mh	111.5 ± 14.0	98.0 ± 14.4	70.5 ± 6.0	1.40 ± 0.10	1.78 ± 0.32	1.22 ± 0.05	0.013 ± 0.002	0.018 ± 0.003	0.018 ± 0.001	0	12.5 ± 3.5	8.0 ± 1.8	0	0.19 ± 0.05	0.14 ± 0.02
Lh	116.3 ± 17.2	128.8 ± 20.4	98.8 ± 9.8	1.77 ± 0.19	2.15 ± 0.33	2.05 ± 0.11	0.016 ± 0.003	0.017 ± 0.002	0.021 ± 0.001	1.8 ± 1.1	11.3 ± 1.0	13.8 ± 1.6	0.01 ± 0.00	0.14 ± 0.03	0.25 ± 0.05
Hl	16.3 ± 1.0	19.3 ± 0.9	21.0 ± 1.2	0.33 ± 0.04	0.57 ± 0.08	0.71 ± 0.14	0.020 ± 0.001	0.030 ± 0.004	0.033 ± 0.006	0	5.8 ± 1.3	7.8 ± 1.5	0	0.07 ± 0.02	0.15 ± 0.04
Ml	15.5 ± 2.7	12.5 ± 1.3	10.5 ± 1.9	0.29 ± 0.03	0.34 ± 0.04	0.32 ± 0.07	0.020 ± 0.002	0.027 ± 0.002	0.031 ± 0.009	0	4.3 ± 1.6	2.5 ± 1.0	0	0.05 ± 0.02	0.07 ± 0.03
Ll	18.0 ± 2.1	14.5 ± 1.9	17.8 ± 1.4	0.49 ± 0.08	0.35 ± 0.01	0.51 ± 0.04	0.027 ± 0.003	0.026 ± 0.004	0.029 ± 0.004	0.5 ± 0.3	5.8 ± 1.6	4.5 ± 0.9	0.01 ± 0.00	0.06 ± 0.02	0.11 ± 0.03
L. vulgare/P. maritima															
L. vulgare															
H(50-50)	52.0 ± 2.0	57.3 ± 5.3	61.3 ± 4.4	1.27 ± 0.16	1.82 ± 0.23	2.28 ± 0.52	0.025 ± 0.004	0.032 ± 0.003	0.037 ± 0.009	0	0.3 ± 0.3	0.5 ± 0.3	0	0.01 ± 0.01	0.04 ± 0.03
M(25-75)	22.0 ± 1.2	25.5 ± 2.8	30.8 ± 2.6	0.68 ± 0.03	1.80 ± 0.38	2.53 ± 0.26	0.031 ± 0.001	0.069 ± 0.008	0.084 ± 0.011	0	0.8 ± 0.3	2.3 ± 0.9	0	0.09 ± 0.04	0.25 ± 0.10
M(50-50)	43.5 ± 1.6	49.3 ± 5.3	47.3 ± 3.6	1.19 ± 0.12	2.78 ± 0.32	3.44 ± 0.49	0.028 ± 0.003	0.058 ± 0.007	0.073 ± 0.010	0	0.5 ± 0.5	0.8 ± 0.5	0	0.05 ± 0.05	0.07 ± 0.04
M(75-25)	93.0 ± 5.4	84.0 ± 1.8	97.3 ± 10.3	2.18 ± 0.25	4.61 ± 0.52	5.18 ± 0.59	0.023 ± 0.002	0.055 ± 0.006	0.054 ± 0.005	0	1.0 ± 0.7	0.8 ± 0.5	0	0.07 ± 0.05	0.18 ± 0.14
L(50-50)	45.8 ± 5.3	48.0 ± 2.6	36.8 ± 7.2	3.55 ± 0.43	5.05 ± 0.54	3.17 ± 0.71	0.078 ± 0.008	0.107 ± 0.015	0.085 ± 0.009	2.0 ± 0.4	1.0 ± 0.4	0.8 ± 0.5	0.19 ± 0.06	0.19 ± 0.10	0.07 ± 0.04
P. maritima															
H(50-50)	340.0 ± 13.6	237.8 ± 6.7	186.0 ± 21.0	3.73 ± 0.04	4.16 ± 0.19	4.15 ± 0.25	0.011 ± 0.000	0.018 ± 0.001	0.023 ± 0.003	0	19.3 ± 3.5	22.8 ± 2.8	0	0.25 ± 0.08	0.50 ± 0.09
M(25-75)	149.0 ± 2.9	116.3 ± 8.7	90.0 ± 7.0	1.40 ± 0.10	2.20 ± 0.30	1.61 ± 0.25	0.009 ± 0.001	0.019 ± 0.002	0.018 ± 0.001	0	13.0 ± 3.7	6.0 ± 1.5	0	0.15 ± 0.04	0.11 ± 0.02
M(50-50)	150.5 ± 6.1	139.5 ± 15.9	96.8 ± 9.3	1.37 ± 0.13	2.14 ± 0.32	2.04 ± 0.36	0.009 ± 0.001	0.015 ± 0.004	0.021 ± 0.002	0	14.0 ± 4.9	15.8 ± 3.3	0	0.16 ± 0.06	0.27 ± 0.06
M(75-25)	126.3 ± 14.5	82.0 ± 10.9	76.8 ± 7.8	1.28 ± 0.12	1.86 ± 0.18	1.93 ± 0.14	0.010 ± 0.000	0.023 ± 0.001	0.026 ± 0.002	0	11.5 ± 0.9	10.3 ± 0.5	0	0.14 ± 0.03	0.18 ± 0.03
L(50-50)	205.5 ± 46.7	111.3 ± 7.1	107.3 ± 9.0	3.37 ± 0.64	2.69 ± 0.56	1.84 ± 0.30	0.017 ± 0.001	0.024 ± 0.004	0.017 ± 0.002	4.0 ± 1.5	14.0 ± 6.2	12.3 ± 2.8	0.03 ± 0.01	0.21 ± 0.09	0.23 ± 0.04

H(50-50): mengkultuur van L. vulgare en P. maritima met een verhouding van 1 : 1 in de sociatie met P. maritima.
M(25-75): mengkultuur van L. vulgare en P. maritima met een verhouding van 1 : 3 in het PL.
M(50-50): mengkultuur van L. vulgare en P. maritima met een verhouding van 1 : 1 in het PL.
M(75-25): mengkultuur van L. vulgare en P. maritima met een verhouding van 3 : 1 in het PL.
L(50-50): mengkultuur van L. vulgare en P. maritima met een verhouding van 1 : 1 in de sociatie met L. vulgare.

Tabel 7. Transekt 18, aangelegde proefvlakken (ongestoord). Enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima op twee verschillende tijdstippen (juli, september 1980) in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L).

	Rozetdichtheid (1/8 m²)		Drooggewicht roz. (g/1/8 m²)		Drooggewicht per roz. (g/roz.)	
	juli	september	juli	september	juli	september
L. vulgare						
H	109.5 ± 8.5	100.0 ± 5.0	4.71 ± 0.23	6.54 ± 0.07	0.043 ± 0.006	0.066 ± 0.004
M	127.5 ± 15.5	170.0 ± 0.0	7.56 ± 0.65	10.06 ± 0.90	0.060 ± 0.002	0.059 ± 0.005
L	193.5 ± 4.5	282.0 ± 15.0	14.87 ± 0.46	27.53 ± 4.44	0.077 ± 0.001	0.099 ± 0.021
P. maritima						
H	1174.5 ± 70.5	1262.5 ± 32.5	20.57 ± 1.67	27.83 ± 0.93	0.018 ± 0.003	0.022 ± 0.000
M	1109.5 ± 157.5	985.5 ± 287.5	14.35 ± 0.49	17.43 ± 3.40	0.013 ± 0.002	0.018 ± 0.002
L	133.5 ± 67.5	229.5 ± 45.5	3.70 ± 1.86	5.62 ± 0.80	0.028 ± 0.000	0.025 ± 0.001

Tabel 8. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Resultaten van de variantie-analyse en de Student-Newman-Keuls toets (SNK) (Zijp, 1974) van enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima bij verschillende dichtheden in mono- en mengkultuur in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) op drie verschillende tijdstippen (mei (1), juli (2), september (3) 1980).

L. vulgare	Geoogste roz./1/16 m^2	P	Drooggewicht roz.	P	Aant. bloeist./1/16 m^2	P	Drooggew. bloeist.	P	Drooggewicht per roz.	P	Tot. drooggew. per roz.	P
eigenschappen												
hoofdeffekten												
hoogte (h)	H > M > L	1-2.5	H < M < L	≤0.1	H = M < L	0.1-1	H < M < L	≤0.1	H < M < L	≤0.1	H < M < L	≤0.1
tijd (t)		>25	1 < 2 > 3	≤0.1		>25		10-25	1 < 2 > 3	≤0.1	1 < 2 > 3	≤0.1
mono-meng (m)	mo > me	2.5-5	mo > me	5-10		10-25		>25		> 25		>25
interakties												
h x t		>25		2.5-5		5-10		10-25		10-25		10-25
h x m		10-25		>25		>25		> 25		>25		>25
t x m		>25		>25		>25		>25		>25		>25
h x t x m		10-25		>25		10-25		>25		>25		> 25
SNK-toets												
hoogte	H > M	5	H < M	1	H = M	1	H < M	>10	H < M	1	H < M	1
	M > L	>10	M < L	1	M < L	1	M < L	1	M < L	1	M < L	1
	H > L	5	H < L	1	H < L	>25	H < L	1	H < L	1	H < L	1
tijd			1 < 2	1					1 < 2	1	1 < 2	1
			1 < 3	1					1 < 3	1	1 < 3	1
			2 > 3	>10					2 > 3	>10	2 > 3	>10
P. maritima												
eigenschappen												
hoofdeffekten												
hoogte (h)	H > M < L	≤0.1	H > M < L	≤0.1		10-25		>25		10-25		10-25
tijd (t)	1 > 2 > 3	≤0.1	1 > 2 > 3	5-10	1 < 2 < 3	≤0.1	1 < 2 < 3	≤0.1	1 < 2 < 3	0.1-1	1 < 2 < 3	≤0.1
mono-meng (m)	mo < me	1-2.5	mo < me	≤0.1	mo < me	5-10	mo < me	0.1-1		10-25		10-25
interakties												
h x t		1-2.5		10-25		5-10		5-10		10-25		>25
h x m		2.5-5		>25		>25		10-25		10-25		10-25
t x m		>25		>25		>25		5-10		5-10		5-10
h x t x m		0.1-1		0.1-1		10-25		5-10		2.5-5		1-2.5
SNK-toets												
hoogte	H > L	1	H > L	1								
	H > M	1	H > M	1								
	M > L	>10	M < L	5								
tijd	1 > 2	1	1 > 2	>10	1 < 2	1	1 < 2	1	1 < 2	5	1 < 2	1
	1 > 3	1	1 > 3	10	1 < 3	1	1 < 3	1	1 < 3	1	1 < 3	1
	2 > 3	10	2 > 3	>10	2 < 3	>10	2 < 3	1	2 < 3	>10	2 < 3	>10

Tabel 9. Transekt 18; transekt 10, aangelegde proefvlakken. Drooggewicht in g van de wortelstelsels van L. vulgare en P. maritima in het PL (transekt 18) en het PL terminale fase (transekt 10). De sliblaagdikte is in cm.

	L. vulgare		P. maritima		
	slib	zand	slib	zand	sliblaag
Transekt 18					
wortelstokken	1.56 ± 0.21	0.37 ± 0.08	1.38 ± 0.24	0.12 ± 0.04	6.80 ± 0.09
wortels	0.48 ± 0.11	0.33 ± 0.07	0.19 ± 0.02	0.24 ± 0.03	
haarwortels	2.61 ± 0.32	1.35 ± 0.48	2.77 ± 0.47	1.00 ± 0.20	
Transekt 10					
wortelstokken	3.74 ± 1.08	0.02 ± 0.02	0.72 ± 0.14	0.01 ± 0.01	11.00 ± 0.41
wortels	0.88 ± 0.21	0.27 ± 0.09	0.18 ± 0.04	0.06 ± 0.01	
haarwortels	7.84 ± 1.90	0.29 ± 0.06	5.47 ± 0.87	0.26 ± 0.08	

Tabel 10. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Frakties van ionen van het totaal gehalte aan gemeten ionen (g/kg ds.) in de rozetten van L. vulgare, P. maritima en de bodem in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) op vier verschillende tijdstippen (april, mei, juli, september 1980).

	april					mei					juli					september				
	K^+	Na^+	Cl^-	N	P	K^+	Na^+	Cl^-	N	P	K^+	Na^+	Cl^-	N	P	K^+	Na^+	Cl^-	N	P
L. vulgare																				
H	0.073	0.165	0.402	0.179	0.024	0.046	0.162	0.357	0.270	0.017	0.122	0.363	-	0.260	0.013	-	-	-	-	-
M	0.058	0.201	0.418	0.153	0.021	0.063	0.199	0.394	0.153	0.022	0.172	0.368	-	0.228	-	0.049	0.272	0.427	0.120	0.011
L	0.083	0.192	0.428	0.136	0.016	0.184	0.291	-	0.256	0.018	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. maritima																				
H	0.096	0.462	-	0.198	0.025	0.038	0.270	0.384	0.135	0.0095	0.126	0.573	-	0.111	0.0094	-	-	-	-	-
M	0.066	0.566	-	0.136	-	0.035	0.247	0.423	0.076	0.0092	0.133	0.598	-	0.085	-	0.041	0.273	0.424	0.131	0.013
L	0.066	0.555	-	0.146	0.019	0.087	0.567	-	0.144	0.0186	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bodem																				
H						0.017	0.471	0.510	0.00099	0.00018	0.021	0.499	0.476	0.00275	0.00023	-	-	-	-	-
M						0.016	0.474	0.509	0.00090	0.00016	0.020	0.500	0.477	0.00199	0.00024	0.021	0.471	0.502	0.00445	0.00034
L						0.022	0.492	0.476	0.00801	0.00098	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabel 11. Transekt 18. Chemische samenstelling van zoutkristallen (mg/l) op de bladeren van L. vulgare in mei 1980.

N	K^+	Na^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Cl^-	P
84.75 ± 6.61	26.65 ± 8.13	332.50 ± 53.40	30.13 ± 4.01	5.09 ± 0.83	493.13 ± 91.62	0.53 ± 0.05

Tabel 12. Konkurrentieproef in de kas. N-, Na^+- en K^+-gehalten (g/kg ds.) in verschillende plantenorganen van L. vulgare en P. maritima in mono- en mengkultuur bij verschillende zoutkonsentraties (0, 200, 400 mMol NaCl/l) (naar H. Relou, 1980).

	L. vulgare									P. maritima								
	monokultuur									monokultuur								
	0 mMol/l			200 mMol/l			400 mMol/l			0 mMol/l			200 mMol/l			400 mMol/l		
oogst	N	Na^+	K^+	N	Na^+	K^+	N	Na^+	K^+	N	Na^+	K^+	N	Na^+	K^+	N	Na^+	K^+
1 blad + wortel	37.15	1.46	12.08	34.70	46.36	4.84				49.24	3.68	14.33	30.58	139.94	3.46			
2 blad	35.76	5.05	17.06	32.74	57.93	5.74	36.36	91.83	5.53	23.34	13.90	11.11	26.08	135.48	3.47	23.19	166.86	3.76
wortel	22.75	1.75	5.95	25.57	17.81	6.80	24.52	55.80	6.71	15.64	7.05	5.03	21.91	56.65	6.89	18.20	57.02	5.95
wortelstok	26.95	1.44	9.07	23.01	17.19	6.70	21.97	17.49	6.22									
	mengkultuur									mengkultuur								
1 blad + wortel	37.38	1.31	12.94	37.36	31.92	6.69				45.62	3.95	13.37	30.36	81.79	3.08			
2 blad	28.59	10.60	14.99	36.35	68.24	6.46	33.49	59.25	5.38	23.87	15.90	10.34	29.06	113.95	3.89	24.29	148.17	4.36
wortel	10.23	1.49	3.89	11.72	9.39	3.08	13.72	13.03	2.96	7.04	5.58	3.28	10.06	9.85	3.12	10.18	13.31	2.62
wortelstok	27.88	4.38	6.86	21.82	17.38	5.53	23.25	16.36	6.78									

Tabel 13. Groeiproef in de kas. Na^+/K^+ verhouding in de spruit en de wortel van L. vulgare en P. maritima in monokultuur bij drie verschillende zoutkonsentraties (0, 200, 400 mMol NaCl/l) (naar H. Relou, 1980).

	L. vulgare			P. maritima		
	0 mMol/l	200 mMol/l	400 mMol/l	0 mMol/l	200 mMol/l	400 mMol/l
spruit	0.30	10.09	16.61	1.25	39.00	44.40
wortel	0.29	2.62	8.32	1.40	8.22	9.58

Tabel 14. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Gehalten aan Na^+ en Cl^- (g/kg ds.) in P. maritima bij toenemende aanwezigheid van L. vulgare in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) op drie verschillende tijdstippen (mei, juli, september 1980).

	mei		juli		september	
	Na^+	Cl^-	Na^+	Cl^-	Na^+	Cl^-
H(0-100)	100.10	209.80	136.30	-	-	-
H(50-50)	94.20	66.40	140.70	-	-	-
M(0-100)	124.80	245.20	146.20	-	-	-
M(25-75)	91.10	152.90	-	-	51.60	81.20
M(50-50)	102.70	210.30	133.70	-	46.60	71.50
M(75-25)	69.60	137.50	127.00	-	-	-
L(0-100)	100.00	-	-	-	-	-
L(50-50)	120.30	-	-	-	-	-

Tabel 16. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. De RRR_{LP} per maand gedurende het groeiseizoen 1980 bij verschillende dichtheden in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L).

	mei/juli	juli/sept	mei/sept
H(50-50)	1.17	1.15	1.16
M(25-75)	1.33	1.35	1.34
M(50-50)	1.23	1.20	1.22
M(75-25)	1.25	1.04	1.14
L(50-50)	1.40	1.00	1.18

Tabel 15. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. De bedekkingspercentages, de verhouding van L. vulgare en P. maritima en de gemiddelde RRR_{LP} per jaar in enkele proefvlakken langs de transekten over de periode 1953-1979

Transekt 18

niveau	laag				midden laag				midden hoog				hoog			
jaar	% Lv	% Pm	Y_L/Y_P	RRR_{LP}	% Lv	% Pm	Y_L/Y_P	RRR_{LP}	% Lv	% Pm	Y_L/Y_P	RRR_{LP}	% Lv	% Pm	Y_L/Y_P	RRR_{LP}
1953	5	2.5	2.00		5	2.5	2.00		5	10	0.50		3.75	10	0.38	
																0.962
1960												0.973	10	35	0.29	
				1.065												1.000
1961									20	50	0.40		10	35	0.29	
								1.000								1.044
1964	10	2.5	4.00										20	60	0.33	
												1.109				1.000
1965				1.118									20	60	0.33	
																0.576
1966	12.5	2.5	5.00		30	15	2.00		40	60	0.67		11.25	60	0.19	
								0.750				1.060				0.842
1967				1.005	30	20	1.50		42.5	60	0.71		11.25	70	0.16	
								1.073				1.022				1.100
1979	80	15	5.33		70	20	3.50		55	60	0.92		30	60	0.50	

Transekt 10

	L. vulgare + Art. maritima				L. vulgare + H. portulacoides				L. vulgare + H. portulacoides				L. vulgare + F. rubra			
1953	10	85	0.12		20	80	0.25		20	10	2.00		5	90	0.06	
								1.920								
1954					30	62.5	0.48					1.500				
								0.271								
1955					10	80	0.13		22.5	5	4.50					
								0.920				0.966				
1957					10	91.25	0.11		26.25	6.25	4.20					
												0.571				
1958				1.155					30	12.5	2.40					1.137
								1.263				1.443				
1960									37.5	7.5	5.00					
1961					20	72.5	0.28					1.000				
1965								1.215	50	10	5.00					
1967	45	50	0.90		45	50	0.90					1.071	25	90	0.36	
				1.278				1.200								1.186
1979	85	5	17.00		80	10	8.00		85	7.5	11.33		70	25	2.80	

PK-gebied

	Y_L	Y_P	Y_L/Y_P	RRR_{LP}
1968	77.54	210.39	0.369	
				1.352
1969	51.51	103.22	0.499	
				0.858
1970	108.17	252.69	0.428	
				1.093
1980	155.80	150.00	1.039	

N.B. Transekt 18, 10: Y_L, Y_P zijn de bedekkingspercentages van L. vulgare en P. maritima in juli (verondersteld is dat het bedekkingspercentage evenredig is met de biomassa van de soorten).
PK-gebied: Y_L, Y_P zijn de biomassa (g/m^2) van L. vulgare en P. maritima in september, overgenomen uit Ketner (1972), tabel 14.

Tabel 17. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Schatting van de konkurrentie-effekten tussen L. vulgare en P. maritima volgens het lineaire model. b_1 is de (max. biomassa (opp.)$^{-1}$)$^{-1}$ voor L. vulgare, b_2 voor P. maritima (gezien vanuit L. vulgare). b_1' is de (max. biomassa (opp.)$^{-1}$)$^{-1}$ voor P. maritima, b_2' voor L. vulgare (gezien vanuit P. maritima). W_0 is het rozetgewicht (g/rozet). Juli 1980.

$$\text{gewogen } \bar{b} = \frac{1}{\sum_{i=1}^{n} \frac{1}{\text{var } b_i}} \left(\frac{b_1}{\text{var } b_1} + \ldots\ldots + \frac{b_n}{\text{var } b_n} \right)$$

	L. vulgare						P. maritima								
							Transekt 18								
veg. type	W_0	se	b_1(x1000)	se(x1000)	b_2(x1000)	se(x1000)	W_0	se	b_1'(x1000)	se(x1000)	b_2'(x1000)	se(x1000)	b_1/b_2	b_2'/b_1'	$(b_1/b_2)x(b_2'/b_1')$
1	0.309	0.0496	- 4.74	2.00	- 2.35	2.00	-	-	-	-	-	-	2.017	-	-
2	0.163	0.016	- 3.00	0.60	- 0.60	0.30	0.0512	0.00822	-0.203	0.136	- 0.211	0.279	5.000	1.040	5.20
3	0.0739	0.0379	- 0.445	1.60	- 0.263	0.254	0.0286	0.0105	-0.134	0.0702	- 0.00367	0.442	1.692	0.0274	0.0464
4	0.142	0.0279	- 1.400	1.13	- 0.40	0.18	0.0277	0.00261	-0.086	0.015	- 0.17	0.105	3.500	1.976	6.916
7	0.0399	0.0399	- 0.093	2.95	0.0337	0.279	0.0183	0.0103	-0.0615	0.0721	1.46	0.763	-2.760	-23.810	65.716
8	0.446	0.0849	- 8.700	14.10	- 3.74	1.11	0.284	0.0862	-2.57	1.17	13.5	13.4	2.326	- 5.263	- 12.242
10	0.525	0.237	-15.500	11.20	- 4.86	3.02	0.37	0.177	6.85	3.09	-29.2	30.7	3.189	- 4.255	13.569
11	0.118	0.909	- 2.050	9.49	1.04	1.32	0.0766	0.0191	-0.653	0.291	- 2.16	2.03	-1.971	3.311	- 1.680
gewogen $\bar{b}$			- 2.532		- 0.3638				-0.0899		- 0.1455		6.960	1.619	11.265
							Transekt 10								
1	0.616	0.382	16.4	31.7	- 3.26	16.7	0.266	0.149	0.833	6.27	-24.9	14.2	-5.031	-29.892	150.386
2	0.254	0.111	- 0.599	6.39	- 1.99	0.98	0.0342	0.0136	-0.142	0.12	0.0172	0.705	0.301	- 0.1211	- 0.0365
3	0.251	0.0392	- 4.51	1.23	- 1.41	0.358	0.0388	0.00992	-0.215	0.0905	- 0.115	0.316	3.199	0.535	1.711
4	0.206	0.0355	- 3.91	1.73	- 0.759	0.912	0.0419	0.026	0.624	0.554	0.00017	1.17	5.152	0.000272	0.00140
5	0.127	0.0290	- 0.0262	0.958	- 2.10	1.01	0.0372	0.043	-1.35	1.51	0.167	1.79	0.0125	- 0.124	- 0.00155
8	0.388	0.226	4.53	26.6	62.7	90.7	-	-	-	-	-	-	0.0723	-	-
12	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
gewogen $\bar{b}$			- 2.040		- 1.455				-0.178		- 0.0942		1.402	0.529	0.742
							PK-gebied								
	0.247	0.0388	- 3.18	1.35	- 1.34	0.422	0.0369	0.00885	-0.142	0.0963	0.271	0.309	2.373	- 1.909	- 4.529

Tabel 18. Transekt 18; transekt 10, PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Schatting van de konkurrentie-effekten tussen L. vulgare en P. maritima volgens het hyperbolische model. b's en W_0 hetzelfde als in tabel 17.

	L. vulgare						P. maritima								
						Transekt 18									
veg. type	$1/W_0$	se	b_1	se	b_2	se	$1/W_0$	se	b_1'	se	b_2'	se	b_1/b_2	b_2'/b_1'	$(b_1/b_2)x(b_2'/b_1')$
1	1.460	1.88	0.195	0.0736	0.112	0.0755	-	-	-	-	-	-	1.741	-	-
2	4.210	1.89	0.304	0.0650	0.077	0.330	33.6	7.24	0.081	0.119	-0.117	0.246	3.948	- 1.444	- 5.701
3	21.80	43.40	0.291	1.830	0.181	0.290	52.1	29.9	0.371	0.200	-0.497	1.26	1.608	- 1.340	- 2.155
4	10.30	4.98	0.019	0.203	0.044	0.031	29.3	8.42	0.303	0.0483	0.353	0.340	0.432	1.165	0.503
7	14.20	25.30	-0.583	1.870	0.239	0.177	53.4	21.7	0.0893	0.152	-1.760	1.60	-2.439	-19.709	48.070
8	- 5.22	12.90	-0.027	2.150	0.144	0.169	5.94	8.54	0.260	0.116	-0.641	1.33	-0.188	- 2.465	0.463
10	0.505	37.30	0.162	1.760	0.385	0.476	6.21	6.37	0.186	0.111	0.222	1.11	0.421	1.194	0.503
11	15.60	14.40	-0.102	1.510	-0.0854	0.209	14.2	7.39	0.211	0.113	0.473	0.785	1.194	2.242	2.677
gewogen $\bar{b}$			0.242		0.067				0.249		0.024		3.612	0.0964	0.348
						Transekt 10									
1	3.97	3.80	-0.437	0.315	-0.141	0.166	9.78	5.16	-0.325	0.217	1.57	0.489	3.099	- 4.831	-14.971
2	2.42	7.27	-0.0718	0.420	0.111	0.0645	29.8	18.3	0.135	0.162	0.00876	1.06	-0.647	0.0649	- 0.042
3	-0.254	7.33	0.318	0.230	0.142	0.0669	30.7	12.2	0.255	0.112	0.129	0.389	2.239	0.506	1.133
4	3.23	2.38	0.247	0.116	0.0588	0.0612	35.8	19.8	-0.575	0.422	-0.227	0.894	4.201	0.395	1.659
5	8.42	2.52	-0.00717	0.0832	0.191	0.0876	8.91	97.3	1.97	3.42	0.669	4.05	-0.0375	0.340	- 0.0128
8	4.97	3.83	-0.315	0.450	-1.11	1.54	-	-	-	-	-	-	0.284	-	-
12	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
gewogen $\bar{b}$			0.067		0.104				0.107		1.114		0.644	10.411	6.705
						PK-gebied									
	-0.449	4.28	0.277	0.149	0.111	0.0465	38.4	11.5	0.0862	0.125	-0.589	0.401	2.496	- 6.833	-17.055

Tabel 19. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Schatting van de konkurrentie-effekten tussen L. vulgare en P. maritima volgens het exponentiële model. b's en W_0 hetzelfde als in tabel 17.

	L. vulgare						P. maritima								
veg. type	e^{W_0}	se	b_1	se	b_2	se	e^{W_0}	se	b_1'	se	b_2'	se	b_1/b_2	b_2'/b_1'	$(b_1/b_2)x(b_2'/b_1')$
Transekt 18															
1	24.30	37.20	0.874	1.46	-1.20	1.50	-	-	-	-	-	-	- 0.728	-	-
2	8.72	5.76	0.953	0.199	-0.081	0.101	2.74	5.41	0.335	0.0892	- 0.166	0.184	-11.765	- 0.496	5.835
3	0.709	2.31	0.132	0.0972	-0.00737	0.0154	- 1.17	2.50	0.0383	0.0167	0.111	0.105	-17.910	2.898	51.903
4	0.850	2.81	0.346	0.114	-0.013	0.0176	2.11	1.94	0.0444	0.0111	- 0.0828	0.0783	-26.615	- 1.865	49.637
7	0.916	0.25	0.103	0.0185	-0.00211	0.00175	- 8.86	12.6	0.199	0.0879	- 0.0317	0.931	-48.815	- 0.159	7.762
8	2.13	0.264	0.0508	0.0439	-0.0133	0.00345	344	168	-2.79	2.27	37.8	26.0	- 3.820	-13.548	51.753
10	4.03	8.68	0.270	0.408	-0.106	0.111	933	601	9.29	10.5	-13.4	10.4	- 2.547	- 1.442	3.673
11	0.965	0.536	0.204	0.0559	-0.00366	0.00777	6.51	7.07	0.176	0.108	- 0.709	0.751	-55.738	- 4.028	224.513
gewogen $\bar{b}$			0.116		-0.0045				0.0482		- 0.0335		-25.778	- 0.695	17.916
Transekt 10															
1	- 52.8	114	18.7	9.44	-2.91	4.99	- 2.29	9.31	2.25	0.391	- 1.29	0.881	- 6.426	- 0.573	3.682
2	6.03	10.7	0.875	0.617	-0.205	0.0947	- 1.99	2.55	0.0897	0.0226	0.142	0.147	- 4.268	1.583	6.756
3	22.7	9.59	- 0.0946	0.301	-0.208	0.0875	3.02	2.38	0.0454	0.0217	- 0.103	0.0758	0.455	- 2.269	- 1.032
4	6.07	17.9	0.640	0.872	-0.534	0.459	1.51	0.658	0.0984	0.0141	- 0.026	0.0298	- 1.199	- 0.264	0.317
5	-147	63.2	8.17	2.09	-2.62	2.20	1.10	0.110	0.0122	0.00388	0.00107	0.00460	- 3.118	0.0877	- 0.274
8	11.8	11.5	1.73	1.35	-2.48	4.61	-	-	-	-	-	-	- 0.698	-	-
12	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
gewogen $\bar{b}$			0.325		-0.216				0.0211		0.00017(		- 1.505	0.00806	- 0.0121
PK-gebied															
	14.4	6.24	0.579	0.218	-0.233	0.0679	- 9.09	6.68	0.296	0.0726	0.0856	0.233	- 2.485	0.289	- 0.719

Tabel 20. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Spearman rangkorrelatietoets (Zijp, 1974). Onderlinge korrelaties van het lineaire, het hyperbolische en het exponentiële model voor b_1/b_2 en b_2'/b_1' bij eenzijdige toetsing met = 0.10.

b_1/b_2

	lin	hyp	exp
lin	-	NS	NS
hyp		-	NS
exp			-

b_2'/b_1'

	lin	hyp	exp
lin	-	x	NS
hyp		-	x
exp			-

x: P = 0.10

Tabel 21. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. De opbrengsten (O) in g/m^2, de relatieve opbrengsten (r) en de RYT van L. vulgare en P. maritima in mono- en mengkultuur op drie oogsttijdstippen (mei, juli, september 1980) in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare.

	sociatie met P. maritima					Plantagini-Limonietum					sociatie met L. vulgare				
mei	O_L	O_P	r_L	r_P	RYT	O_L	O_P	r_L	r_P	RYT	O_L	O_P	r_L	r_P	RYT
H (100-0)	19.68	0	1.00	0	1.00	30.40	0	1.00	0	1.00	65.12	0	1.00	0	1.00
H (75-25)						14.56	6.56	0.48	0.22	0.70					
H (50-50)	10.24	23.36	0.52	0.57	1.09	11.52	11.84	0.38	0.40	0.78	30.72	21.28	0.47	0.51	0.98
H (25-75)						6.40	18.08	0.21	0.61	0.82					
H (0-100)	0	41.28	0	1.00	1.00	0	29.44	0	1.00	1.00	0	41.76	0	1.00	1.00
juli															
M (100-0)	33.44	0	1.00	0	1.00	47.52	0	1.00	0	1.00	85.44	0	1.00	0	1.00
M (75-25)						33.76	13.60	0.71	0.30	1.01					
M (50-50)	13.28	34.56	0.40	0.66	1.06	23.84	20.32	0.50	0.45	0.95	44.64	30.08	0.52	0.69	1.21
M (25-75)						13.60	33.60	0.29	0.75	1.04					
M (0-100)	0	52.48	0	1.00	1.00	0	45.12	0	1.00	1.00	0	43.84	0	1.00	1.00
september															
L (100-0)	35.68	0	1.00	0	1.00	49.12	0	1.00	0	1.00	81.92	0	1.00	0	1.00
L (75-25)						33.44	16.48	0.68	0.37	1.05					
L (50-50)	15.36	48.32	0.43	0.71	1.14	30.40	26.24	0.62	0.58	1.20	35.52	21.60	0.43	0.40	0.83
L (25-75)						17.44	33.76	0.36	0.75	1.11					
L (0-100)	0	67.84	0	1.00	1.00	0	45.12	0	1.00	1.00	0	54.08	0	1.00	1.00

Tabel 22. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Schatting van de konkurrentie-effekten tussen L. vulgare en P. maritima volgens het hyperbolische model (β-Ω-model) op twee oogsttijdstippen (mei, juli 1980). b_1 is de (max. biomassa (opp.)$^{-1}$)$^{-1}$ voor L. vulgare in m^2/g, b_2 voor P. maritima (gezien vanuit L. vulgare). b_1' is de (max. biomassa (opp.)$^{-1}$)$^{-1}$ voor P. maritima, b_2' voor L. vulgare (gezien vanuit P. maritima). b_0 is uitgedrukt in rozet/g.

	L. vulgare				P. maritima			
	mei		juli		mei		juli	
	x	se	x	se	x	se	x	se
b_1	0.0111	0.000386	0.00465	0.000607	0.0413	0.000315	0.0194	0.00787
b_2	0.00347	0.000163	0.00132	0.000239	0.00666	0.000149	- 0.00287	0.00544
b_0	19.9	0.432	10.4	0.693	5.59	0.677	22.2	15.1
β_L	90.2	3.14	215	28.1	24.2	0.185	51.4	20.8
Ω_L	0.00056	0.00002	0.00045	0.00007	0.00740	0.00090	0.00087	0.00069
Ω_P	0.00017	0.00001	0.00013	0.00002	0.00119	0.00015	- 0.00013	0.00026
% verklaard		99.9		97.8		100		87.9

Tabel 23. Kiemingsproef in de kas op een waterpotentiaalgradiënt. Het kumulatief aantal gekiemde zaden van L. vulgare en P. maritima bij verschillende konsentraties NaCl en polyethyleenglycol (PEG). Oriënterende proef.

	L. vulgare											P. maritima										
dagen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
NaCl																						
0	9	26	34	37	41		42									4	5					
50	2	11	26	29	34		37							1	2	5		11				
100	3	11	24	27	31				33						2			3		4		
150	2	6	18	21	24		28								1	2		3				
200	1	4	13	18	21		24		26									1		3		
300	1	4	7	10	15		18		21													1
PEG																						
0	7	13	22	27	33				34		35					5		6				7
50	5	14	26	29	33				35		36		1	2	3	10		11		16		
100	4	10	22	31	34		37		38		41			2	3	8		11				
150	2	10	21	29	36		38		41		43				1	3		10		13		
200	1	3	13	28	36		41		42		44					3		6		9		
300	2	9	15	28	32		35		36							3		8		10		

Tabel 24. Kiemingsproef in de kas op een waterpotentiaalgradiënt. Het kumulatief aantal gekiemde zaden van L. vulgare en P. maritima bij verschillende konsentraties NaCl en polyethyleenglycol (PEG).

	L. vulgare													P. maritima												
dagen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
NaCl																										
0	3	7	28	34		35	36	37				38										1		3		6
	3	9	28	34		37	38							1			3		4		7	8		9		10
100	2	4	16	22	33	34	35															1				
	1	5	26	33	35	36	37															2				
200		4	22	32		35	36	37																		
		3	23	28				30	32													1				
400	1		4	10	20	24	26																			
		1	7	11	15	18		20																		
600						8	11	13	15	16		17														
	1				5	8		11																		
800							2		3	5		6														
								1																		
1000	1																									
1500	2																									
2000																										
PEG																										
1000			13	20	22	26	30	35		36	37	38	39													
			6	14	20	23	26	27	29													1				
2000																										

Tabel 25. Kiemingsproef in de kas op een waterpotentiaalgradiënt. Het kumulatief aantal gekiemde zaden van P. maritima in afhankelijkheid van de NaCl-konsentraties en de temperatuur. Proef in duplo (I en II)

	18 °C				12 °C			
	I	II	_	%	I	II	_	%
NaCl								
0	11	28	39	52.0	12	14	26	34.7
100	11	20	31	41.3	7	5	12	16.0
200	3	7	10	13.3	3	4	7	9.3
400	0	0	0	0	2	0	2	2.7
600	0	0	0	0	0	0	0	0
800	0	0	0	0	0	0	0	0
1000	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabel 26. Kiemingsproef in de kas op een waterpotentiaalgradiënt. De halfwaardetijd ($t\frac{1}{2}$) in dagen van de kieming van L. vulgare in relatie tot de NaCl- en PEG-konsentratie.

NaCl	$t\frac{1}{2}$	PEG	$t\frac{1}{2}$
0	3.00	0	4.60
50	4.60	50	4.00
100	4.40	100	4.40
150	6.60	150	4.20
200	4.80	200	4.80
300		300	4.80
400	6.00	1000	4.50
600		2000	
800			
1000			
1500			
2000			

Tabel 27. Transekt 18, bemestingsproef. Enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima bij N- en P-bemesting in de sociatie met P. maritima (H) en de sociatie met L. vulgare (L) op twee oogsttijdstippen (juli, september 1980). Gemiddelden en se van het aantal rozetten (R) per 1/8 m^2, het bovengrondse drooggewicht (D) in g/1/8 m^2 en het drooggewicht per rozet (d) in g/rozet.

n=2	L. vulgare									P. maritima								
	geen bemesting			N-bemesting			P-bemesting			geen bemesting			N-bemesting			P-bemesting		
	R	D	d	R	D	d	R	D	d	R	D	d	R	D	d	R	D	d
juli																		
H	121 ± 31	5.07 ± 1.18	0.042 ± 0.001	133 ± 8	5.29 ± 0.45	0.040 ± 0.006	95 ± 24	4.30 ± 1.42	0.044 ± 0.004	1497 ± 57	20.38 ± 1.72	0.014 ± 0.002	2098 ± 106	35.20 ± 4.56	0.017 ± 0.001	1623 ± 178	25.38 ± 2.53	0.016 ± 0.000
L	259 ± 23	29.39 ± 1.11	0.138 ± 0.035	173 ± 32	33.91 ± 3.45	0.123 ± 0.009	155 ± 29	30.23 ± 7.00	0.250 ± 0.002	282 ± 70	16.82 ± 1.37	0.076 ± 0.032	370 ± 165	18.01 ± 5.95	0.052 ± 0.007	288 ± 63	12.63 ± 1.32	0.045 ± 0.005
september																		
H	129 ± 19	5.69 ± 1.10	0.047 ± 0.015	132 ± 15	7.92 ± 0.32	0.061 ± 0.004	102 ± 11	5.76 ± 0.57	0.058 ± 0.012	1120 ± 16	14.60 ± 0.60	0.013 ± 0.000	1222 ± 118	25.54 ± 1.34	0.021 ± 0.003	1260 ± 117	22.59 ± 4.50	0.018 ± 0.002
L	132 ± 48	24.07 ± 2.58	0.218 ± 0.099	208 ± 10	33.62 ± 8.95	0.160 ± 0.036	162 ± 10	20.69 ± 0.44	0.128 ± 0.011	108 ± 28	4.97 ± 0.28	0.049 ± 0.010	139 ± 25	7.49 ± 2.51	0.052 ± 0.009	282 ± 42	9.67 ± 1.09	0.036 ± 0.009

Tabel 28. Transekt 18, bemestingsproef. Het effekt van N- en P-bemesting op het bovengrondse drooggewicht van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima (H) en de sociatie met L. vulgare (L) op twee oogsttijdstippen (juli, september 1980).

n=2		geen bemesting	N-bemesting	P-bemesting		geen bemesting	N-bemesting	P-bemesting
		juli				juli		
H	L. vulgare	5.07 ± 1.18	5.29 ± 0.45	4.30 ± 1.42	L	29.39 ± 1.11	33.91 ± 3.45	30.23 ± 7.00
	P. maritima	20.38 ± 1.72	35.20 ± 4.56	25.38 ± 2.53		16.82 ± 1.39	18.01 ± 5.95	12.63 ± 1.32
		25.45	40.49	29.68		46.21	51.92	42.86
		100%	159%	116%		100%	112%	93%
		september				september		
	L. vulgare	5.69 ± 1.10	7.92 ± 0.32	5.76 ± 0.57		24.07 ± 2.58	33.62 ± 8.95	20.69 ± 0.44
	P. maritima	14.60 ± 0.60	25.54 ± 1.34	22.59 ± 4.50		4.97 ± 0.28	7.49 ± 2.51	9.67 ± 1.09
		20.29	33.46	28.35		29.04	41.11	30.36
		100%	165%	140%		100%	142%	105%

Tabel 29. Transekt 18, bevloeiingsproef. Enkele eigenschappen van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) in september 1980. Het aantal rozetten (R) per 1/8 m^2, het bovengrondse drooggewicht (D) in g/1/8 m^2 en het drooggewicht per rozet (d) in g/rozet.

	L. vulgare						P. maritima					
	niet behandeld			behandeld			niet behandeld			behandeld		
	R	D	d	R	D	d	R	D	d	R	D	d
H	130	4.32	0.033	195	3.65	0.019	1134	19.44	0.017	854	16.24	0.019
M	258	8.68	0.034	118	8.09	0.069	639	15.66	0.025	448	11.08	0.025
L	141	22.39	0.159	104	14.77	0.142	192	6.06	0.032	272	7.52	0.032

Tabel 30. Groeiproef in de kas. Drooggewichten van spruit (S), wortel (W) en hele plant (P) in mg en bladoppervlakten (O) in cm^2 van L. vulgare en P. maritima bij verschillende zoutkonsentraties (0, 200, 400, 600, 800 mMol NaCl/l) in september (H. Relou, 1980) en december 1980.

	september			december														
	0	200	400	0					600					800				
oogst	P	P	P	N	S	W	P	O	N	S	W	P	O	N	S	W	P	O
L. vulgare																		
1	9.5	7.5	7.5	5	10.9	5.2	16.1	3.39	5	6.8	2.9	9.8	1.31	5	6.6	3.0	9.6	1.41
2	13.2	9.1	8.2	5	11.9	5.7	17.6	3.99	5	7.1	4.4	11.5	1.55	5	8.1	3.9	12.0	1.45
3	17.0	14.5	15.5	4	22.4	10.2	36.2	6.70	5	8.4	5.2	13.6	1.66	4	10.4	5.3	15.7	1.79
4	25.3	19.5	16.5	4	48.9	24.2	73.0	17.00	4	13.2	7.5	20.6	2.92	4	9.0	5.0	13.9	1.60
5	36.0	24.5	21.5	5	44.4	24.4	68.8	13.89	5	9.5	8.1	17.5	2.21	4	9.0	7.3	20.3	1.62
P. maritima																		
1	41.0	36.0	30.5	5	35.5	5.5	41.1	5.55	5	17.0	3.6	20.6	1.98	5	16.8	3.3	20.1	1.74
2	80.7	50.0	33.3	5	39.9	5.9	45.7	7.96	5	20.1	4.2	24.3	2.35	5	18.7	3.9	22.6	1.92
3	113.0	67.0	46.7	5	149.9	18.4	168.3	26.55	4	30.8	4.8	35.6	2.65	5	14.6	2.3	16.8	1.05
4	168.0	120.0	59.0	5	139.8	19.6	159.4	24.86	5	24.0	4.4	35.5	1.90	5	19.2	3.4	28.2	1.44
5	310.0	179.0	96.0	5	169.6	25.7	195.3	29.04	5	30.9	5.7	36.7	3.10	5	32.3	4.4	36.8	2.47

Tabel 31. Groeiproef in de kas. Enkele parameters (RGR in g/g/dag, NAR in g/cm^2/dag, LAR in cm^2/g) voor de groei van L. vulgare en P. maritima bij verschillende zoutkonsentraties (0, 200, 400, 600, 800 mMol NaCl/l) in september (H. Relou, 1980) en decem ber 1980.

L. vulgare

september												december									
NaCl	RGR	% red RGR	NAR	% red NAR	FSR	% red FSR	S/R	% red S/R	NaCl	RGR	% red RGR	NAR	% red NAR	FSR	% red FSR	LAR	% red LAR	S/R	% red S/R
0	0.094	-	0.0204	-	4.6	-	2.01	-	0	0.039	-	0.1913	-	6.67	-	0.2052	-	1.820	-
200	0.089	5.3	0.0201	1.5	4.8	+ 3.5	1.77	11.94	600	0.016	59.0	0.1209	36.8	3.09	53.7	0.1296	36.8	1.173	35.5
400	0.081	13.8	0.0190	6.9	4.4	4.4	1.67	16.92	800	0.020	48.7	0.1912	0.01	1.78	73.3	0.1059	48.4	1.233	32.2
P. maritima																			
0	0.137	-	0.0120	-	11.6	-	5.18	-	0	0.042	-	0.2936	-	12.32	-	0.1435	-	6.599	-
200	0.113	17.5	0.0115	4.7	10.4	10.4	4.09	21.04	600	0.016	61.9	0.1742	40.7	6.40	48.0	0.0896	37.6	5.421	17.2
400	0.082	40.1	0.0091	24.2	9.3	19.8	3.59	30.69	800	0.016	61.9	0.1518	46.1	4.71	61.8	0.0755	47.4	7.341	11.2

Tabel 32. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. De RGR (g/g/dag) van rozetten van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) tijdens het groeiseizoen 1980.

	mei-juli	juli-sept	mei-juli	juli-sept
H	0.0098	0.0017	0.0030	0.0058
M	0.0114	-0.0031	0.0058	0.0000
L	0.0050	-0.0090	0.0011	0.0038

LIJST VAN FIGUREN

1. Terschelling. Ligging van de transekten.
2. Transekt 10. Hoogte boven NAP, sliblaagdikte en vegetatietypen langs het transekt.
3. Transekt 18. Idem.
4. Strandvlakte. Idem.
5. Transekt 18. Verloop van de bedekkingspercentages van L. vulgare en P. maritima van 1953 - 1979.
6. Transekt 10. Idem.
7. Transekt 18. De overstromingsfrekwentie, de sliblaagdikte en de hoogte boven NAP van de vegetatietypen langs het transekt.
8. Transekt 18. De overstromingsfrekwentie en -duur per vegetatietype van 19/4 tot 2/10 1980.
9. Transekt 10. De overstromingsfrekwentie, de sliblaagdikte en de hoogte boven NAP van de vegetatietypen langs het transekt.
10. Transekt 10. De overstromingsfrekwentie en -duur per vegetatietype van 19/4 tot 2/10 1980.
11. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Gehalten aan voedingsionen in de slib- en zandlaag in de sociatie met P. maritima, hetPL en de sociatie met L. vulgare.
12. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het gemiddeld aantal rozetten van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).
13. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde drooggewicht van L. vulgare, P. maritima en de totale vegetatie langs het transekt (juli 1980).
14. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Het gemiddelde drooggewicht en rozetgewicht van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare gemeten in monokultuur.
15. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het gemiddeld rozetgewicht van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).
16. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het verloop van het rozetgewicht (vegetatief) van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare tijdens het groeiseizoen 1980.
17. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Idem in mengkultuur.
18. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. De gemiddelde bloeistengeldichtheid van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).
19. Transekt 18, aangelegde proefvlakken; transekt 10, ongestoorde vegetatie. Wortelprofielen van L. vulgare en P. maritima (juli 1980).

20. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het verloop van het aantal individuen en het drooggewicht van de overige soorten langs het transekt (juli 1980).
21. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. De gemiddelde rozetdichtheid van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).
22. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde drooggewicht van L. vulgare, P. maritima en de totale vegetatie langs het transekt (juli 1980).
23. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde rozetgewicht van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).
24. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. De gemiddelde bloeistengeldichtheid van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).
25. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Het verloop van het aantal individuen per m^2 en het drooggewicht van de overige soorten langs het transekt (juli 1980).
26. Strandvlakte, ongestoorde vegetatie. De gemiddelde rozetdichtheid van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).
27. Strandvlakte, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde drooggewicht van L. vulgare, P. maritimaen de totale vegetatie langs het transekt (juli 1980).
28. Strandvlakte, ongestoorde vegetatie. Het gemiddeld rozetgewicht van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).
29. Strandvlakte, ongestoorde vegetatie. De gemiddelde bloeistengeldichtheid van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).
30. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Voedingselementen in L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima, hetPL en de sociatie met L. vulgare in april 1980.
31. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Gemiddelde frakties van ionen van het totaal gehalte aan gemeten ionen in L. vulgare en P. maritima en de in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare in mei, juli en september 1980.
32. Kasproeven. Na^+- en K^+-gehalte van spruit en wortel van L. vulgare en P. maritima.
33. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Het verloop van het N-gehalte van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima en het PL tijdens het groeiseizoen 1980.
34. Kasproeven. De verdeling van N over de plantenorganen van L. vulgare en P. maritima in mono- en mengkultuur.

35. Transekt 18. Het verloop van de verhouding van bedekkingspercentages van L. vulgare en P. maritima van 1953 - 1979.
36. Transekt 10. Idem.
37. Transekt 18; transekt 10. De RRR_{LP} per jaar van 1953 - 1979.
38. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Ratiodiagram voor de sociatie met L. vulgare tijdens het groeiseizoen 1980.
39. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Idem voor het PL.
40. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Idem voor de sociatie met P. maritima.
41. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Idem voor het PL terminale fase.
42. PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Idem voor het PL.
43. Transekt 18. Ligging van de geoogste proefvlakjes van 10 x 10 cm langs het transekt.
44. Transekt 10. Idem.
45. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Ratiodiagrammen voor het PL tijdens het groeiseizoen 1980.
46. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Vervangingsdiagrammen voor de sociatie met L. vulgare, de sociatie met P. maritima, het PL terminale fase en het PL volgens het lineaire model.
47. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. De reaktie van L. vulgare en P. maritima op konkurrentie en bodemvruchtbaarheidsniveau in de sociatie met L. vulgare (juli 1980).
48. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Idem in de sociatie met P. maritima.
49. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Idem in het PL terminale fase.
50. PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Idem in het PL.
51. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Vervangingsdiagrammen volgens het hyperbolische model voor de sociatie met L. vulgare, de sociatie met P. maritima, het PL terminale fase en het PL.
52. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Idem volgens het exponentiële model.
53. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Vervangingsdiagrammen voor de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare op drie verschillende tijdstippen volgens het hyperbolische model.
54. Kasproeven, kiemingsproef. Het kumulatief kiemingspercentage van L. vulgare en P. maritima bij verschillen NaCl- en polyethyleenglycolkonsentraties.
55. Kasproeven, kiemingsproef. Idem.
56. Kasproeven, kiemingsproef. De halfwaardetijd van de kiemingssnelheid van L. vulgare in relatie tot de zoutkonsentratie.

57. Kasproeven, groeiproef. De RGR van L. vulgare bij verschillende zoutkonsentraties in september en december 1980.
58. Kasproeven, groeiproef. Idem voor P. maritima.
59. Kasproeven, konkurrentieproef. Vervangingsdiagrammen van L. vulgare en P. maritima bij verschillende zoutkonsentraties op twee oogsttijdstippen in september 1980.
60. Kasproeven, konkurrentieproef. Vervangingsdiagrammen voor opgenomen N van L. vulgare en P. maritima bij verschillende zoutkonsentraties.
61. Verspreidingskaart van L. vulgare in Nederland in 1935.
62. Idem in 1950.
63. Verspreidingskaart van L. vulgare en van ondersoorten en variëteiten van P. maritima over het noordelijk halfrond.
64. Verspreidingskaart van P. maritima in Nederland in 1935.
65. Idem in 1950.

TERSCHELLING; ligging van de transekten.

Fig. 1

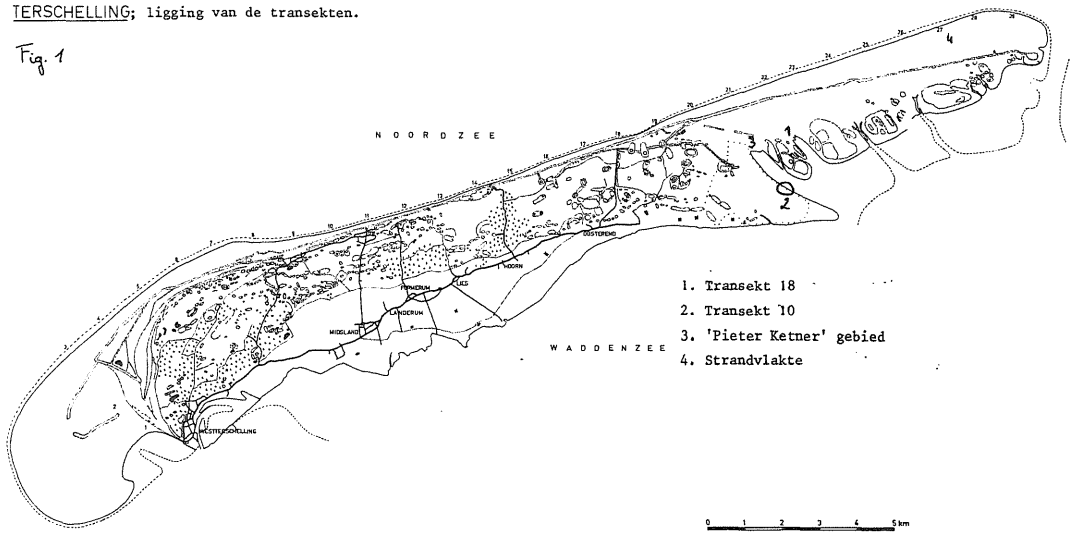


Fig. 2. Transekt 10. Hoogte boven NAP (in cm), sliblaagdikte (cm) en vegetatietypen langs het transekt.

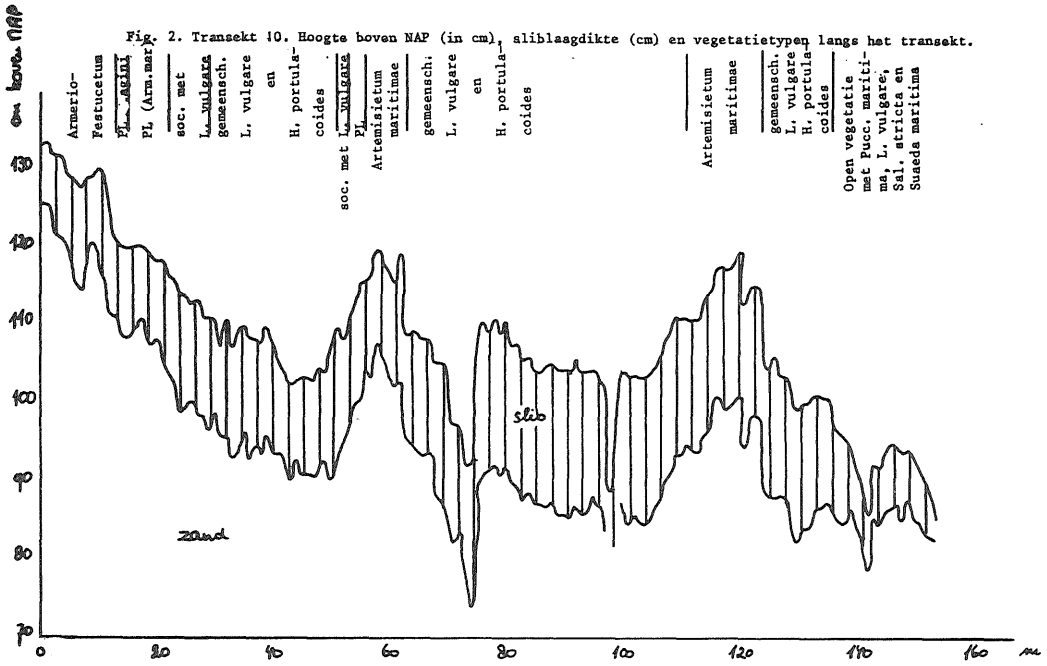


Fig. 3. Transekt 18. Hoogte boven NAP (in cm), sliblaagdikte (cm) en vegetatietypen langs het transekt.

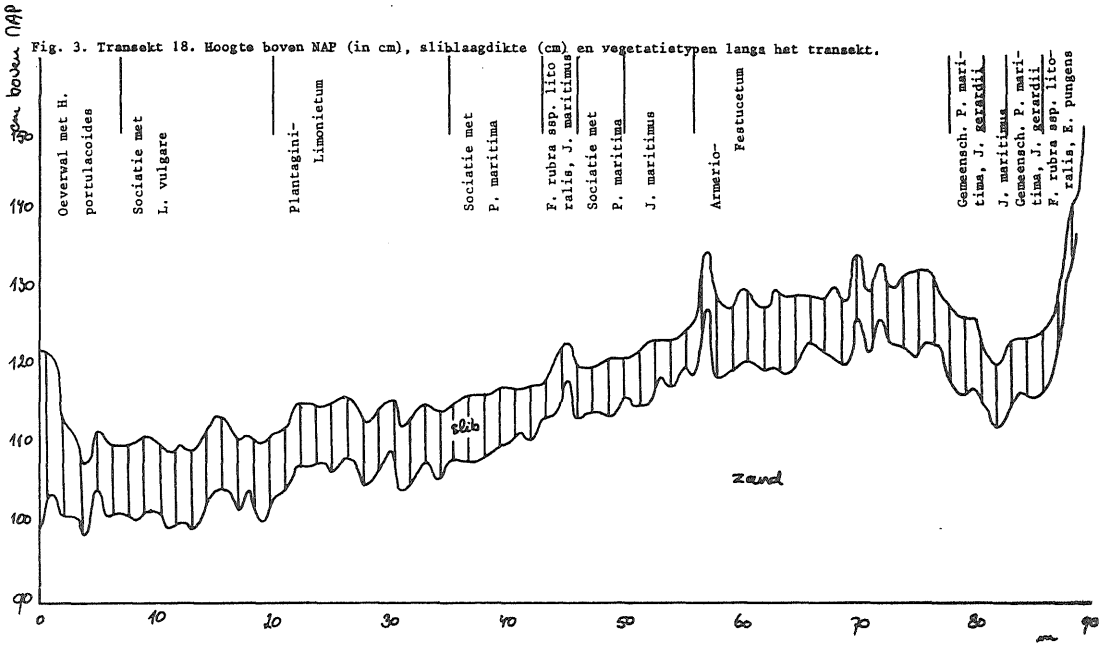


Fig. 4. Strandvlakte. Hoogte boven NAP (in cm), sliblaagdikte (cm) en vegetatietypen langs het transekt.

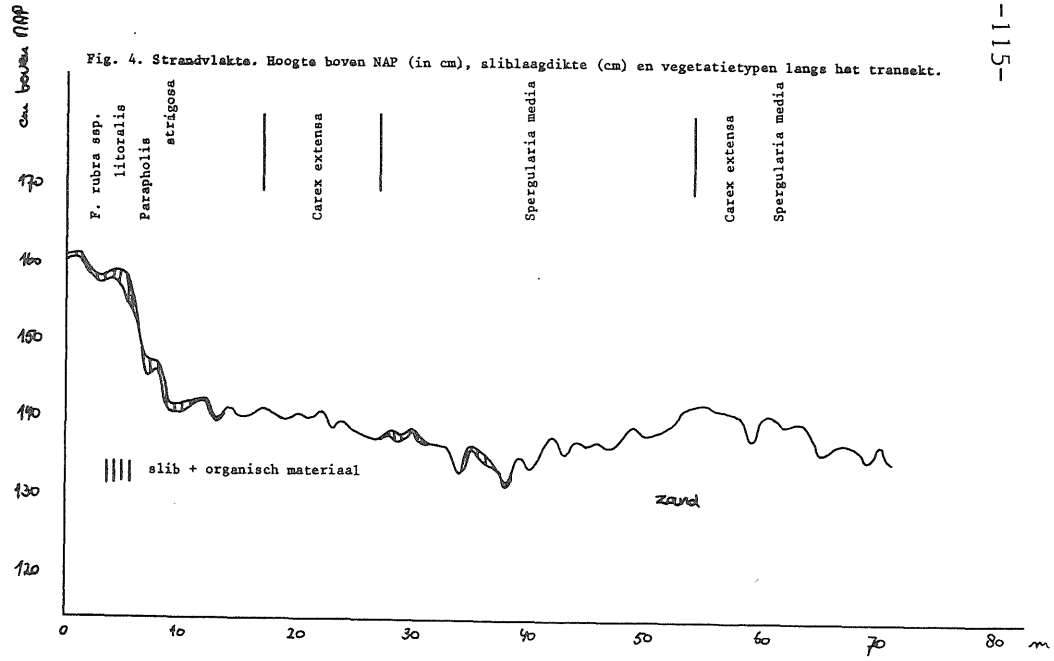


Fig. 5. Transekt 18. Verloop van de bedekkingspercentages van L. vulgare en P. maritima van 1953 tot 1979.

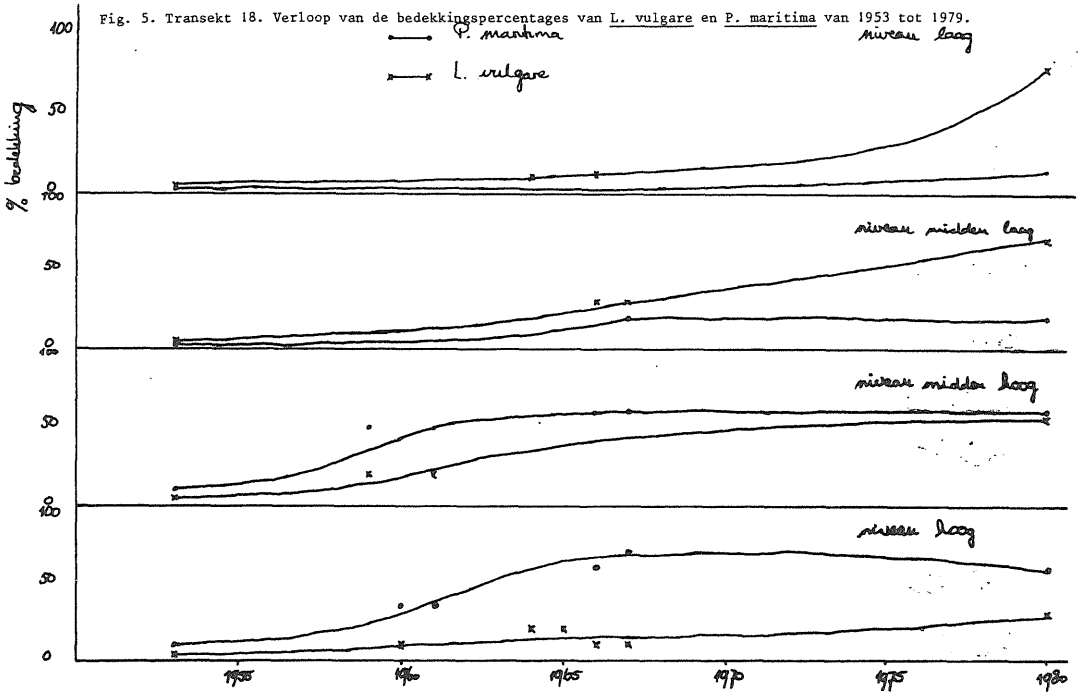


Fig. 6. Transekt 10. Verloop van de bedekkingspercentages van L. vulgare en P. maritima van 1953 tot 1979.

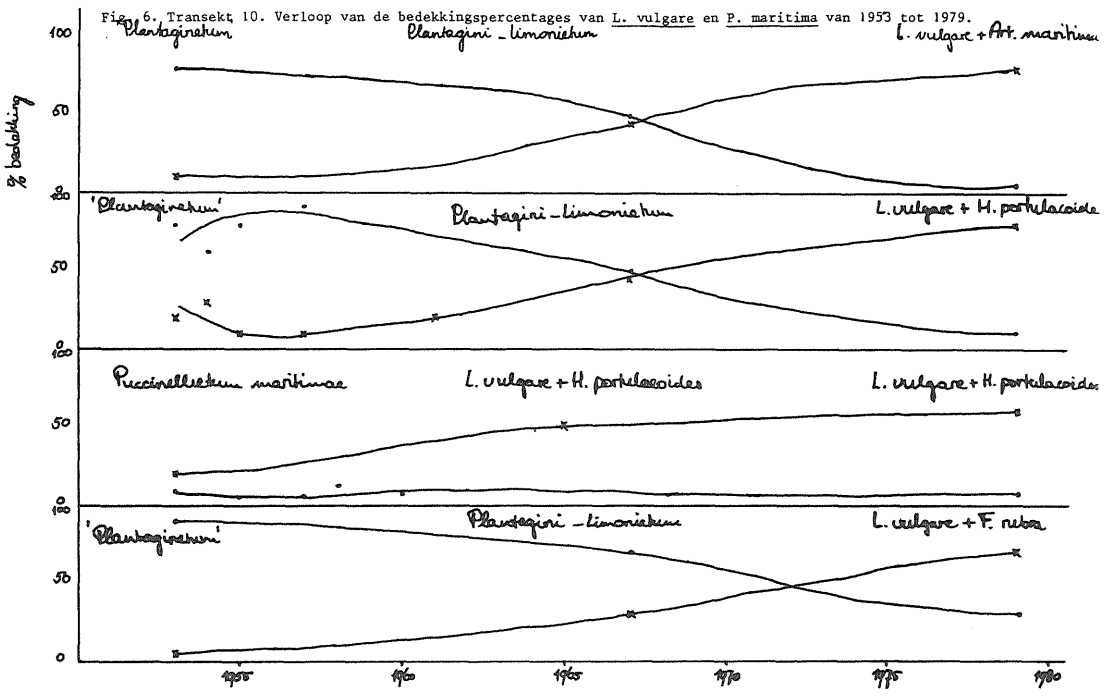


Fig. 7. Transekt 18. De overstromingsfrekwentie, de sliblaagdikte en de hoogte boven NAP van de vegetatietypen langs het transekt.

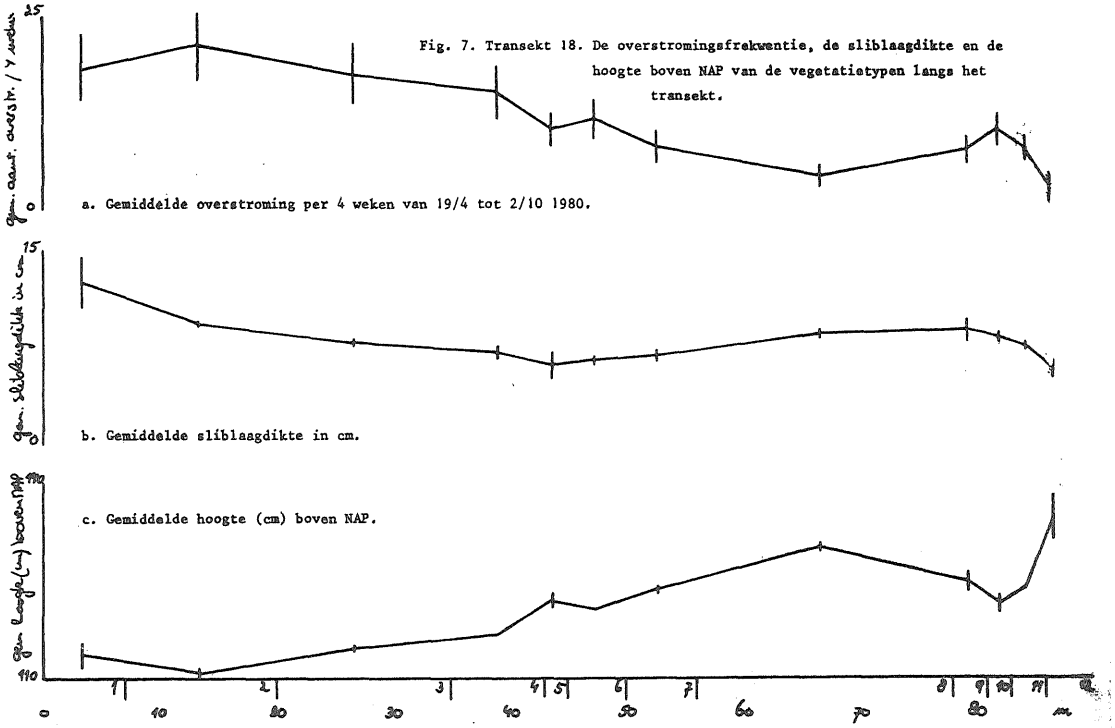


Fig. 8. Transekt 18. De overstromingsfrekwentie en -duur per vegetatietype van 19/4 tot 2/10 1980.

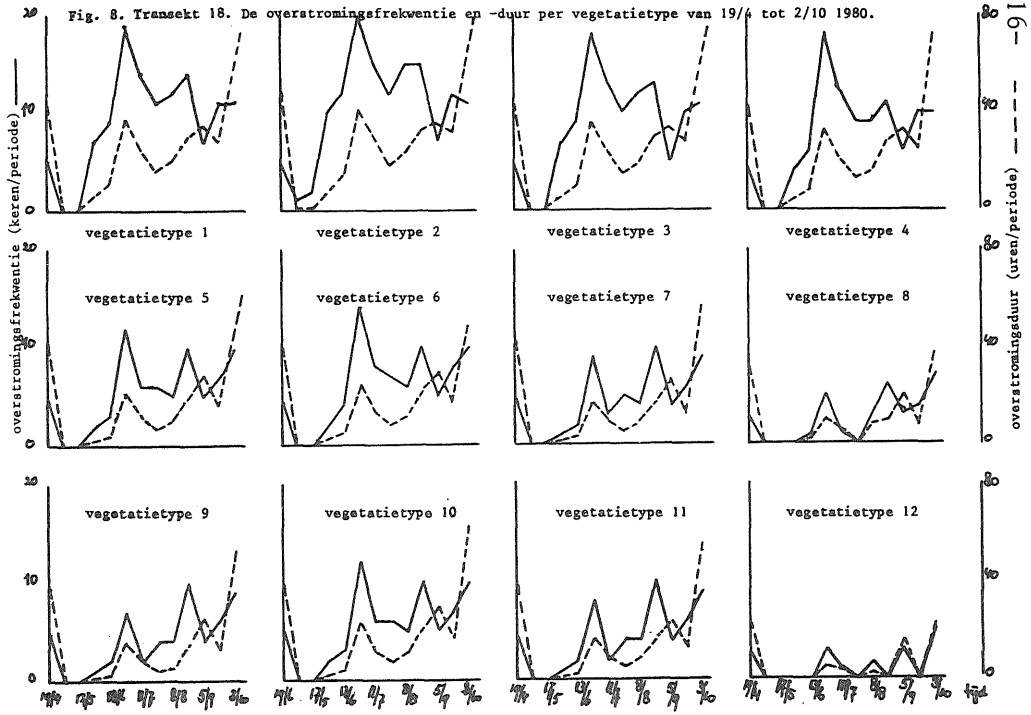


Fig. 9. Transekt 10. De overstromingsfrekwentie, de sliblaagdikte en de hoogte boven NAP van de vegetatietypen langs het transekt.

a. Gemiddelde overstroming per 4 weken van 19/4 tot 2/10 1980.

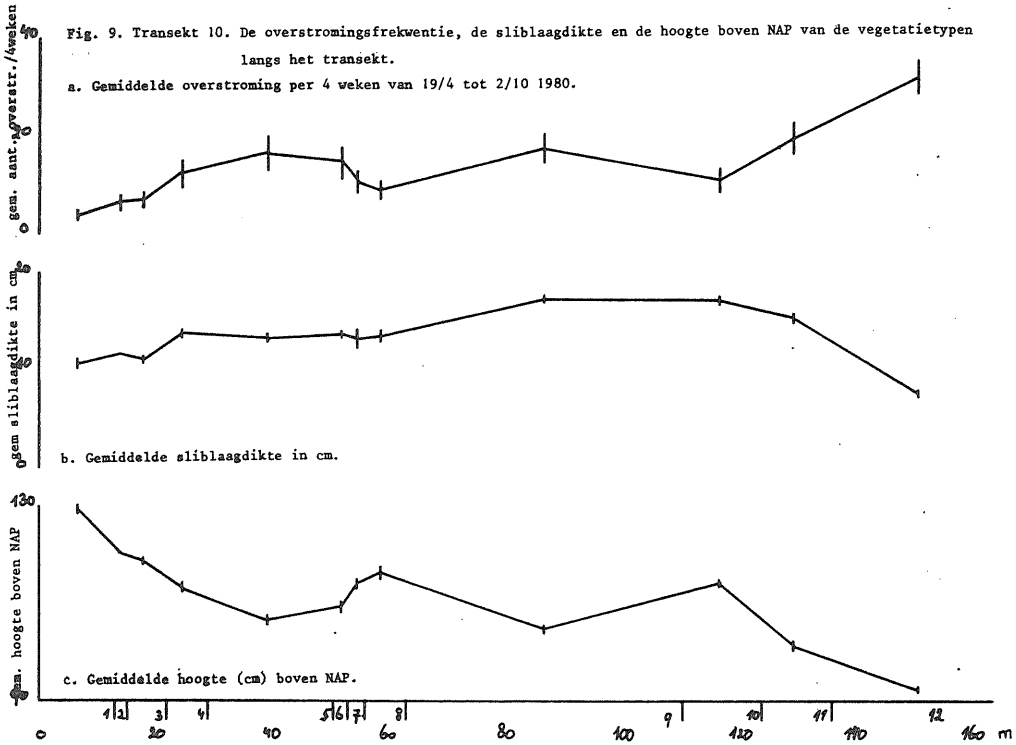


Fig. 10. Transekt 10. De overstromingsfrekwentie en -duur per vegetatietype van 19/4 tot 2/10 1980.

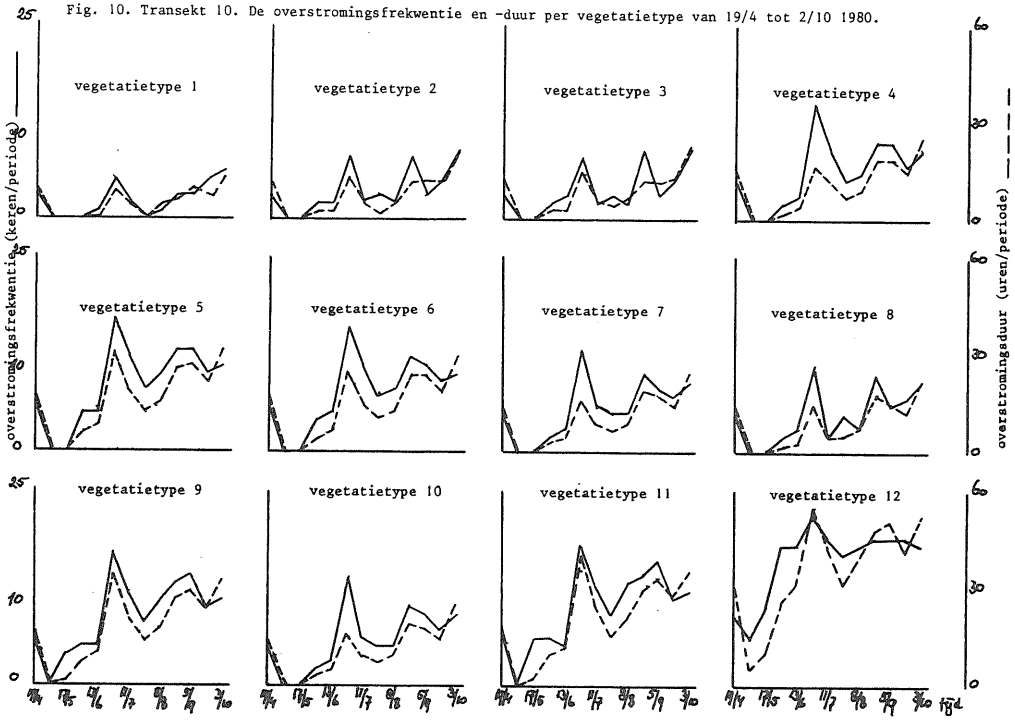


Fig. 11. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Gehalten aan voedingsionen (in mMol/l, µMol/l) in de slib- en zandlaag in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L).

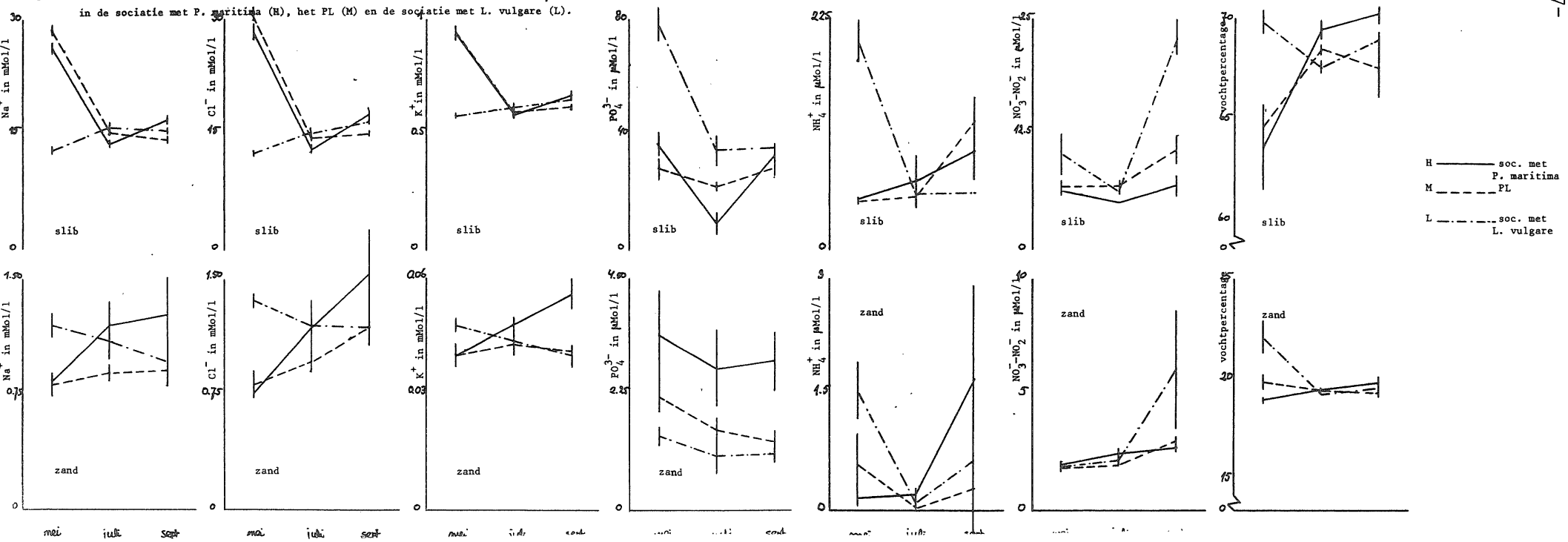


Fig. 12. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het gemiddeld aantal rozetten per m^2 van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).

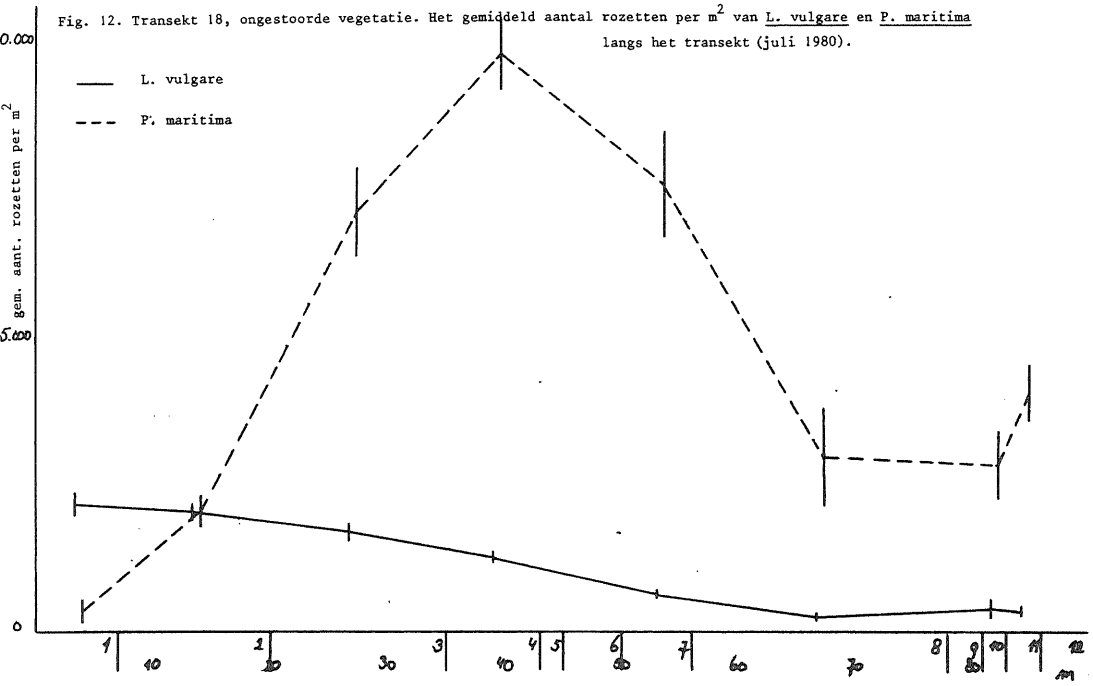


Fig. 13. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde drooggewicht in g/m^2 van L. vulgare, P. maritima en de totale vegetatie langs het transekt (juli 1980).

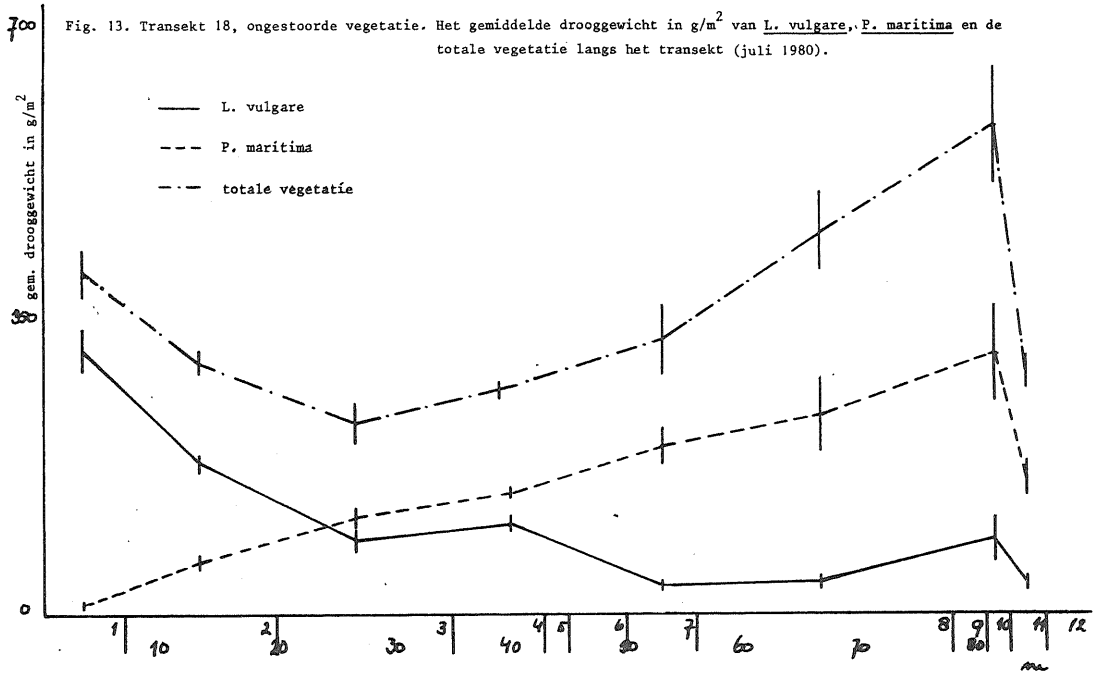


Fig. 14. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Het gemiddelde drooggewicht in g/m^2 en het gemiddelde rozetgewicht in g/rozet van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) gemeten in monokultuur.

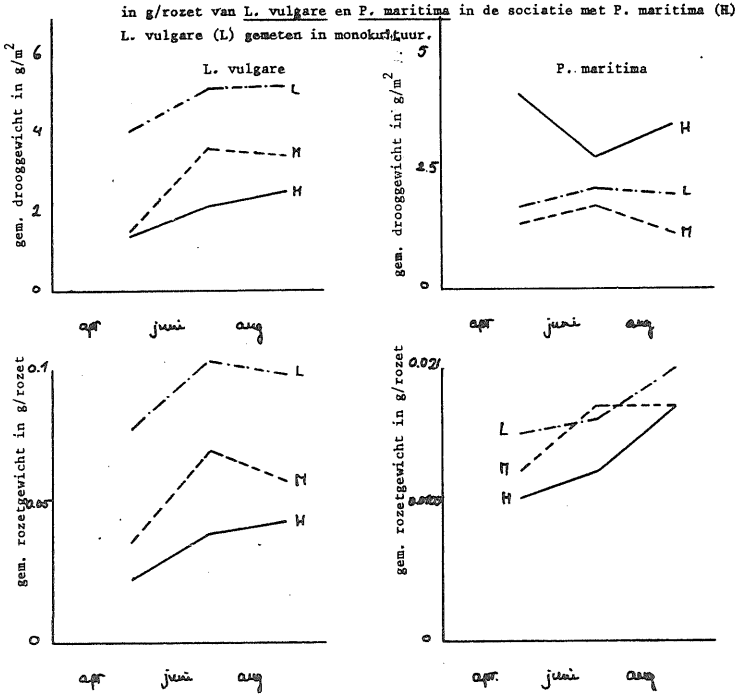


Fig. 15. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het gemiddeld drooggewicht per rozet in g/rozet van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).

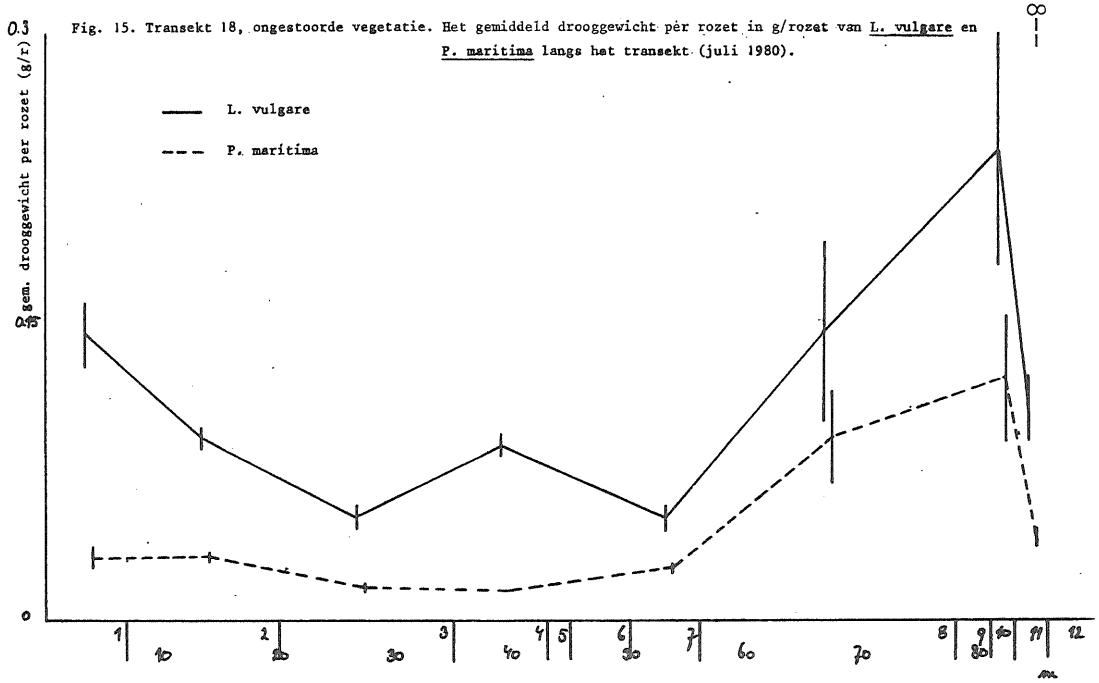


Fig. 16. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het verloop van het drooggewicht per rozet (vegetatief) in g/rozet van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) tijdens het groeiseizoen 1980.

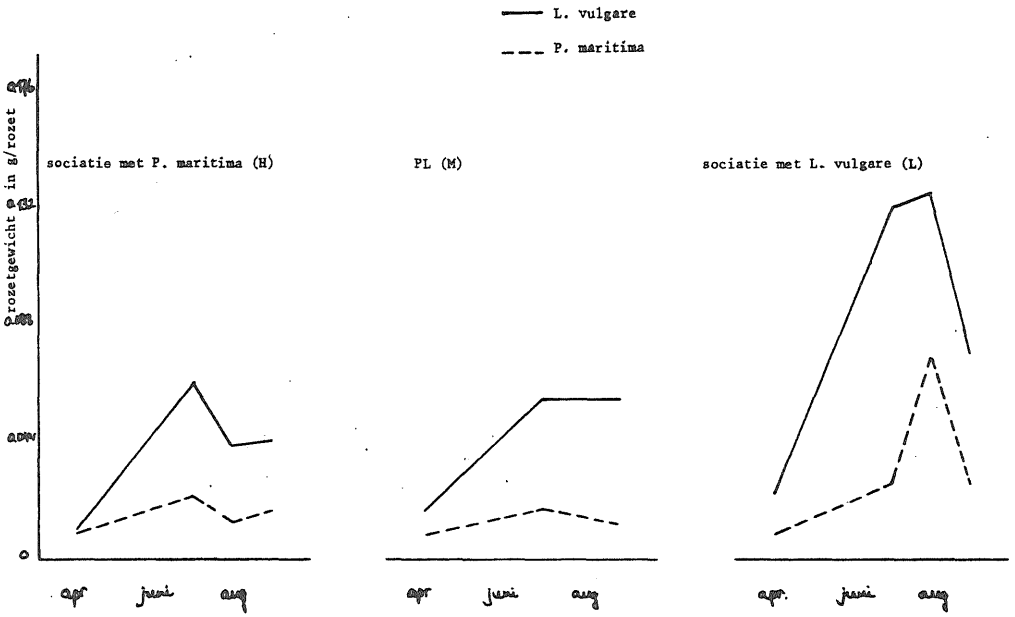


Fig. 17. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Het verloop van het drooggewicht per rozet (vegetatief) in g/rozet van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima(H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) gemeten in mengkultuur tijdens het groeiseizoen 1980.

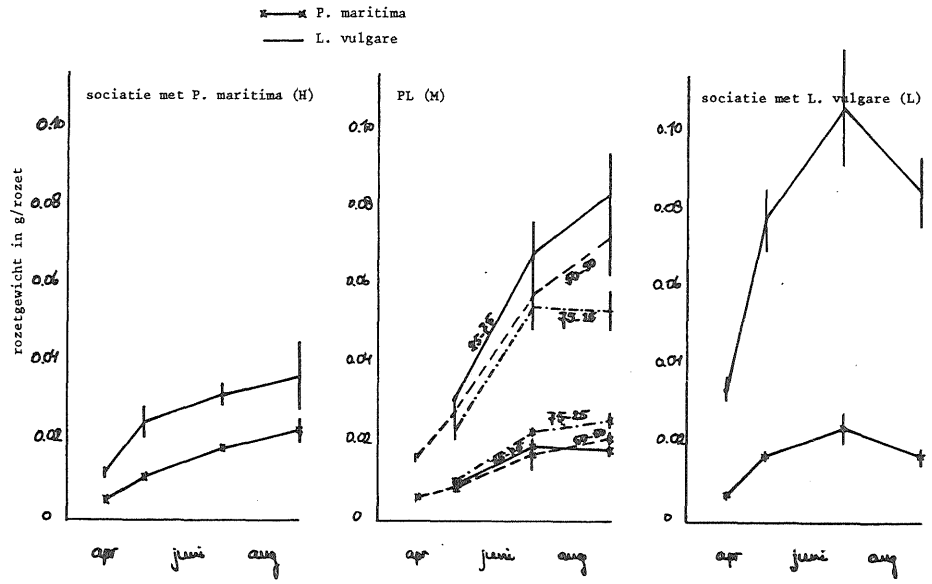


Fig. 18. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde aantal bloeistengels per m^2 van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).

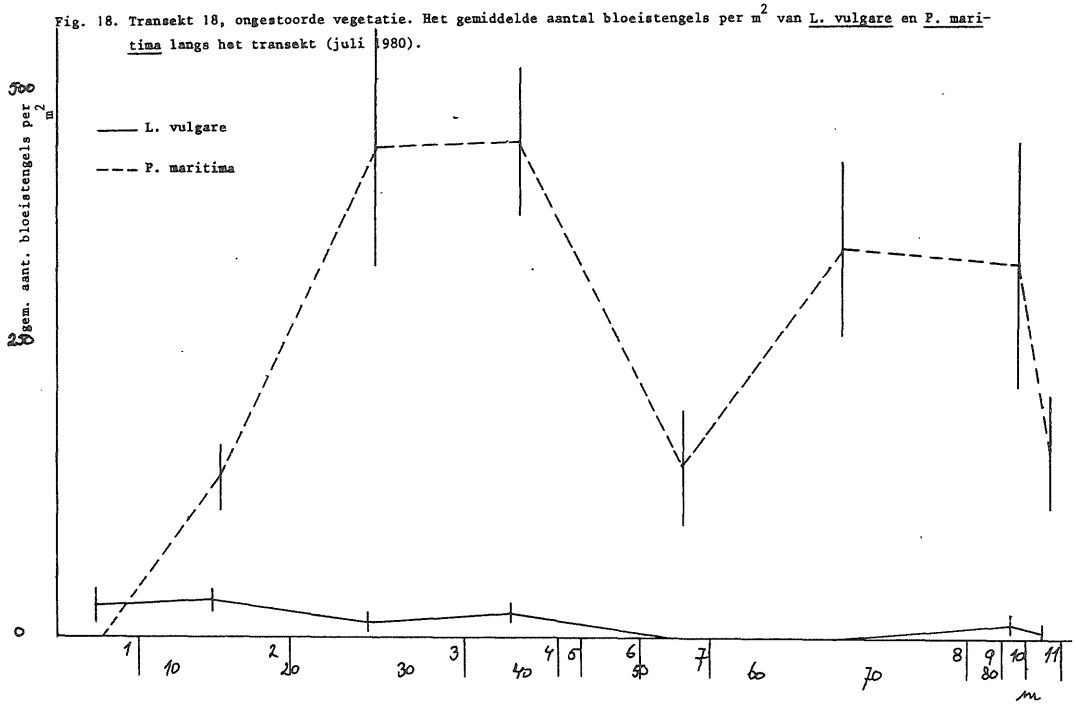


Fig. 19. Transekt 18, aangelegde proefvlakken; transekt 10, ongestoorde vegetatie. Wortelprofielen (drooggewicht wortels in g per 800 cm^3 grond) van L. vulgare en P. maritima (juli 1980).

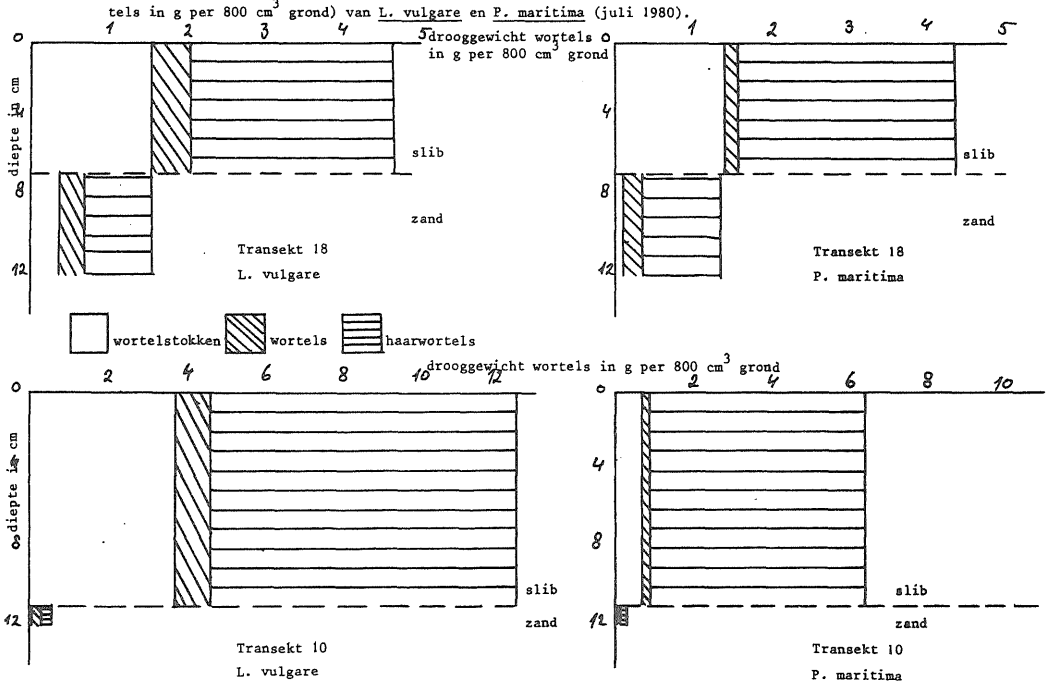


Fig. 20. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Het verloop van het aantal individuen en het drooggewicht in g/m^2 van de overige soorten langs het transekt (juli 1980).

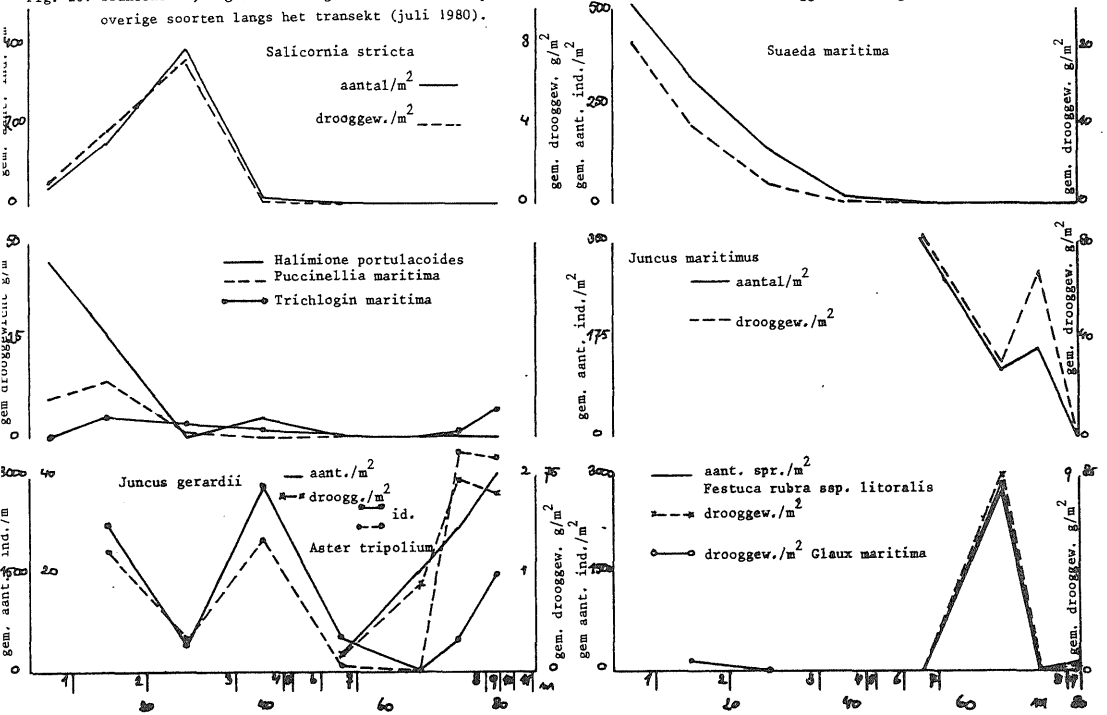


Fig. 21. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Het gemiddeld aantal rozetten per m^2 van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).

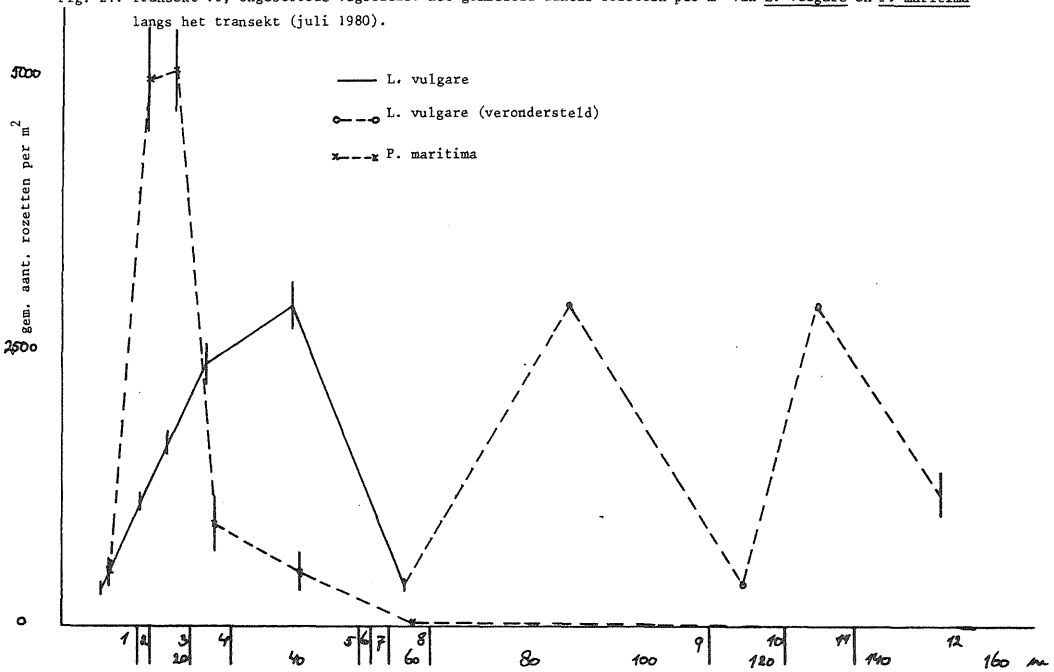


Fig. 22. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde drooggewicht in g/m^2 van L. vulgare, P. maritima en de totale vegetatie langs het transekt (juli 1980).

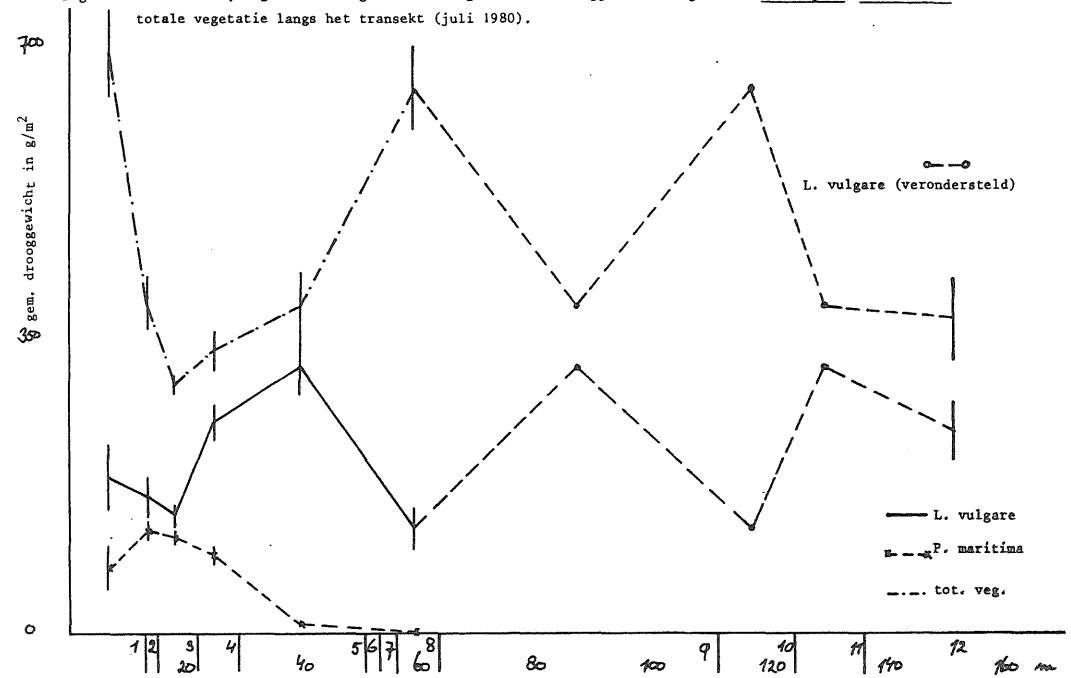


Fig. 23. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde drooggewicht per rozet in g/rozet van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).

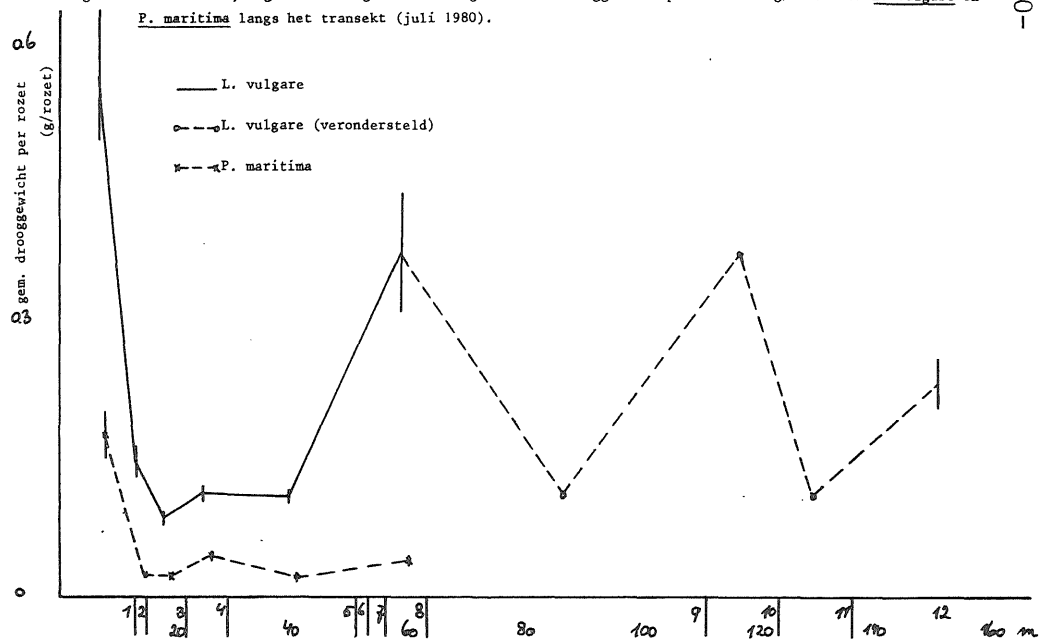


Fig. 24. Transekt 10, ongestoorde vegetaties. Het gemiddelde aantal bloeistengels per m^2 van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).

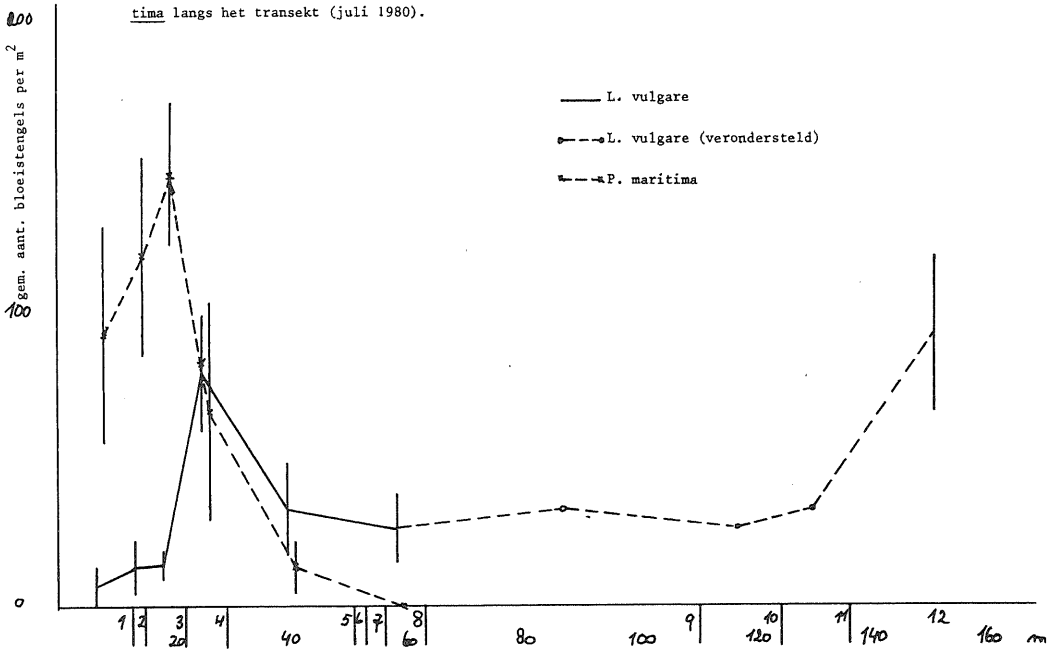


Fig. 25. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Het verloop van het aantal individuen per m^2 en het drooggewicht in g/m^2 van de overige soorten langs het transekt (juli 1980).

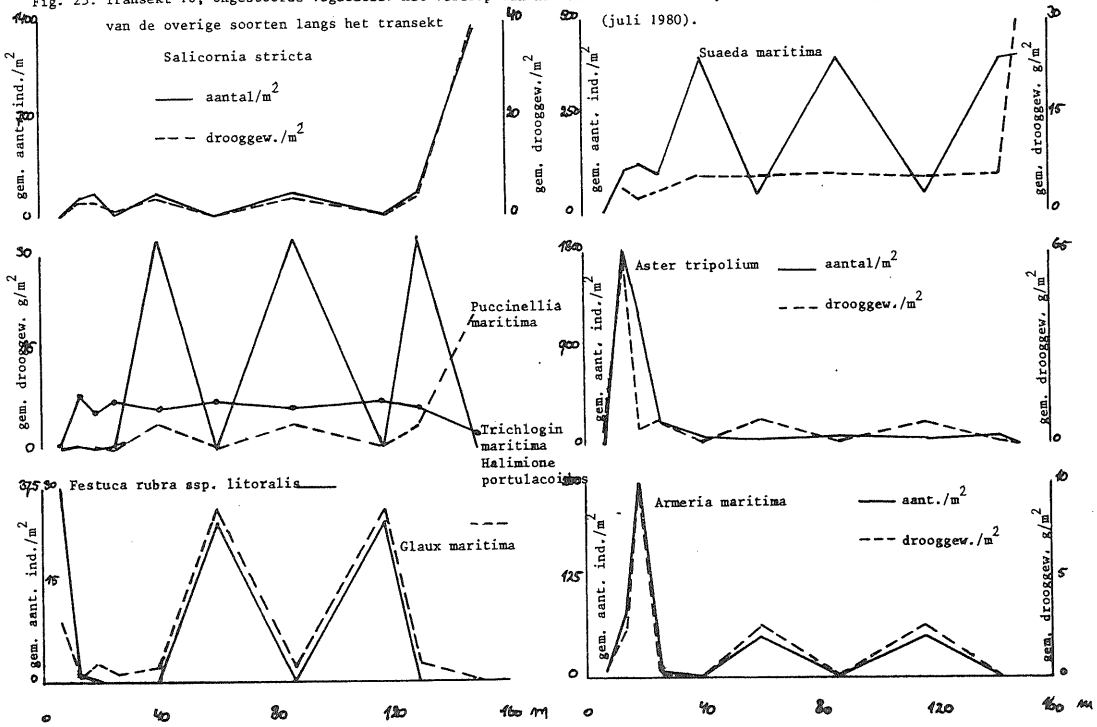


Fig. 26. Strandvlakte, ongestoorde vegetatie. Het gemiddeld aantal rozetten per m^2 van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).

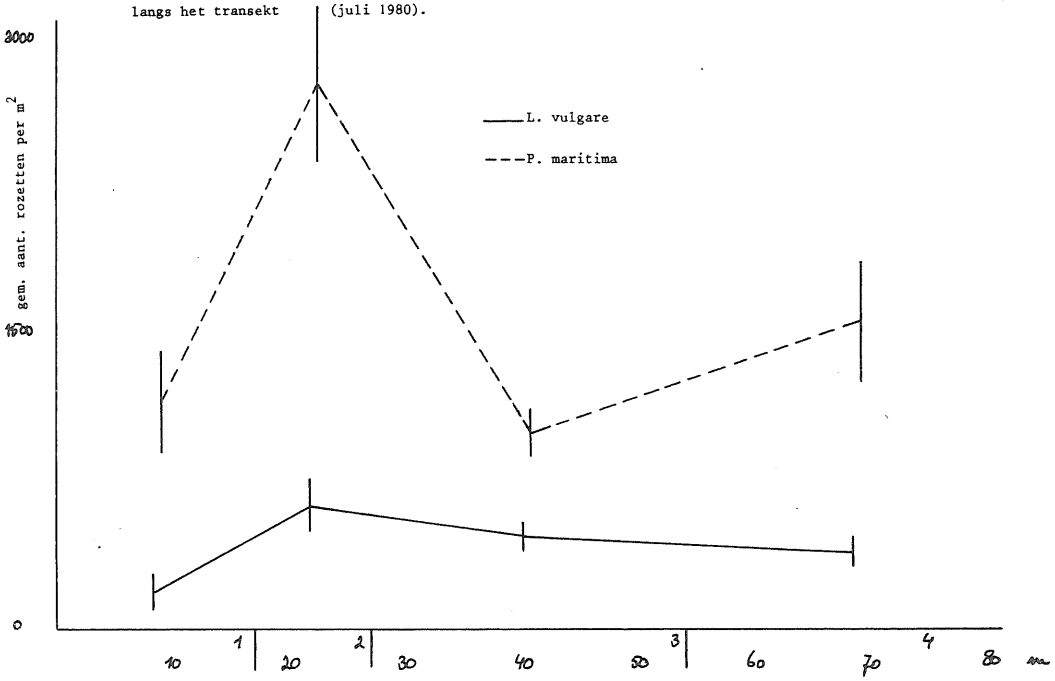


Fig. 27. Strandvlakte, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde drooggewicht in g/m^2 van L. vulgare, P. maritima en de totale vegetatie langs het transekt (juli 1980).

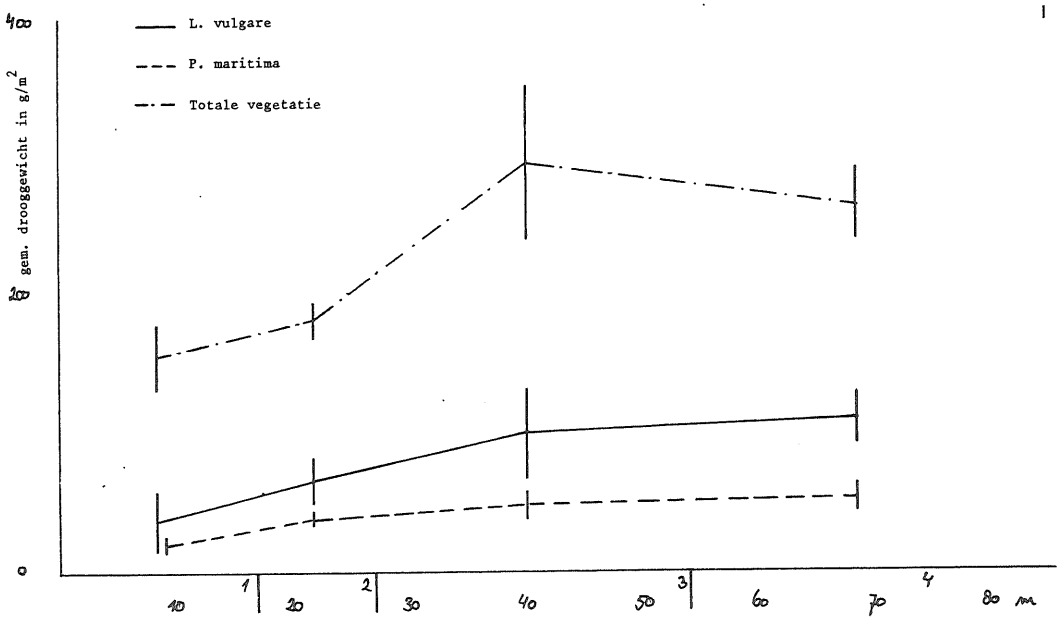


Fig. 28. Strandvlakte, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde drooggewicht per rozet in g/rozet van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).

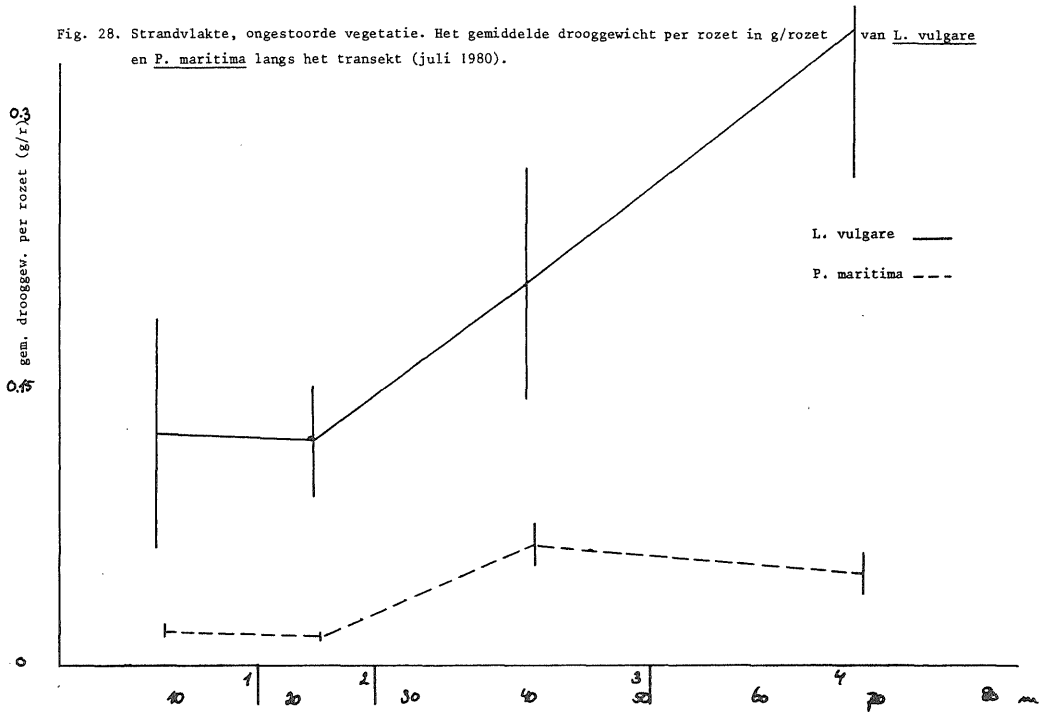


Fig. 29. Strandvlakte, ongestoorde vegetatie. Het gemiddelde aantal bloeistengels per m^2 van L. vulgare en P. maritima langs het transekt (juli 1980).

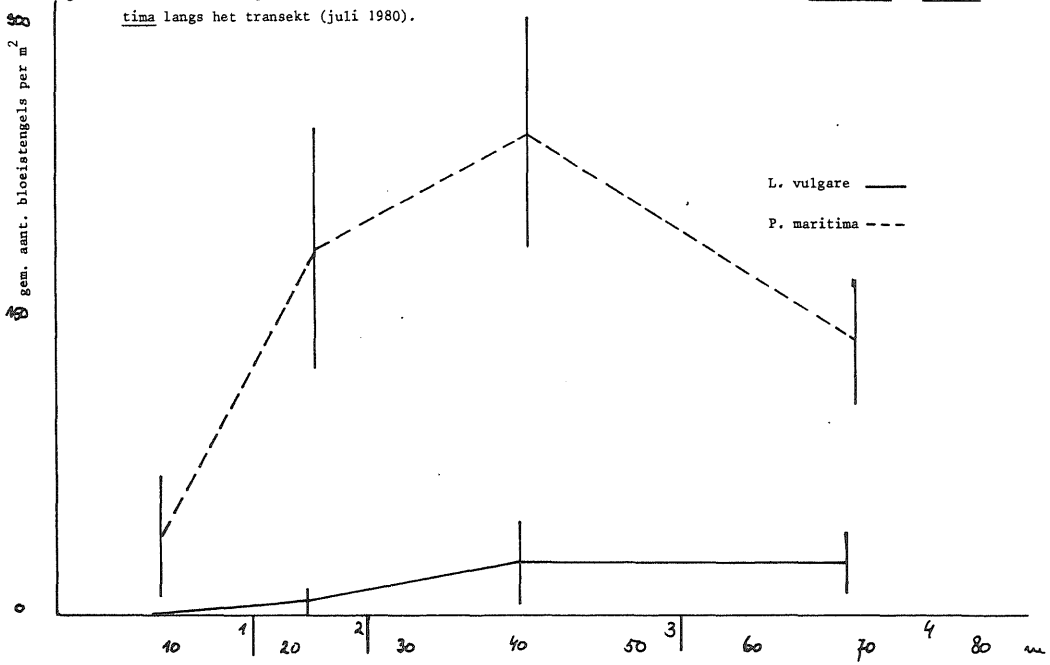


Fig. 30. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Voedingselementen (g/kg ds) in L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) in april 1980.

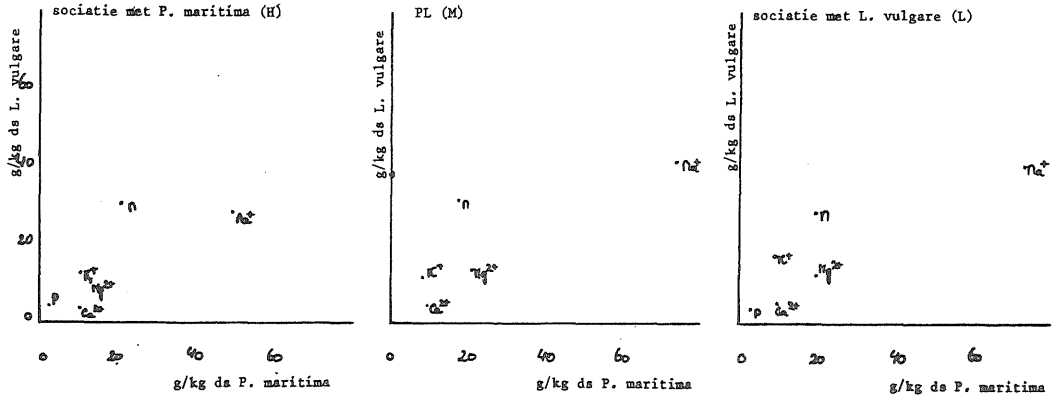
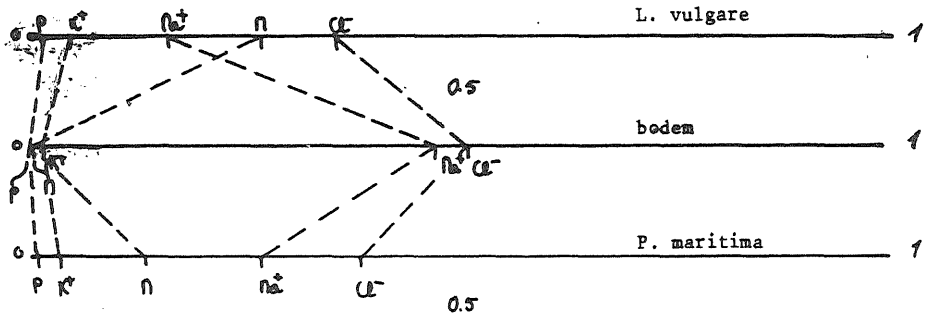
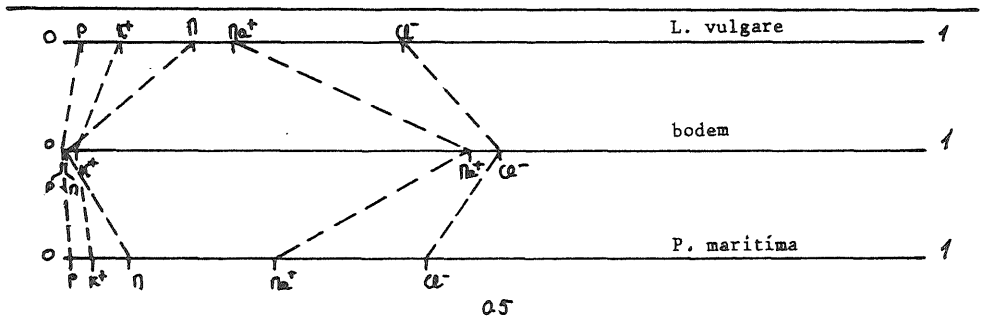


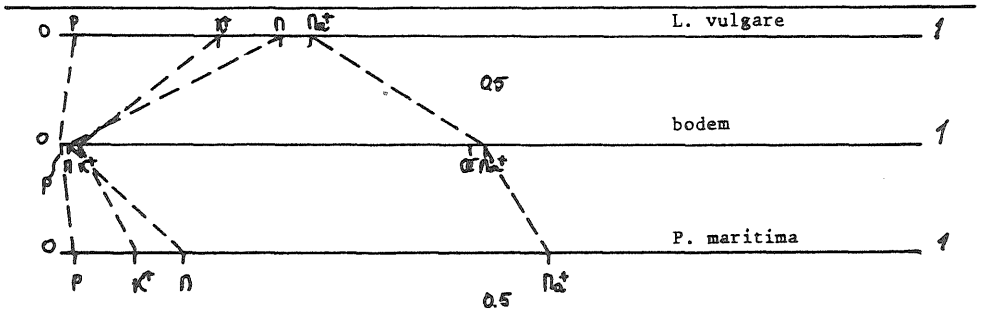
Fig. 31. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Gemiddelde frakties van ionen van het totaal gehalte aan gemeten ionen in L. vulgare en P. maritima en de bodem in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) in mei, juli en september 1980.



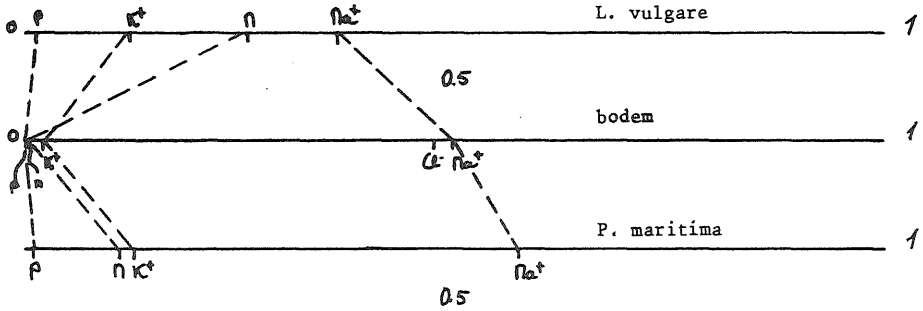
mei sociatie met P. maritima (H)



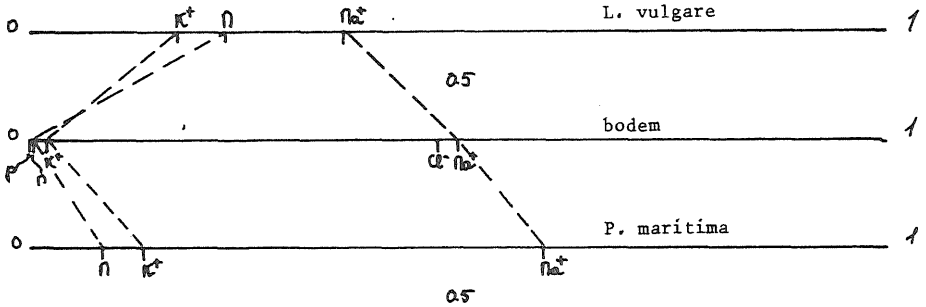
mei PL (M)



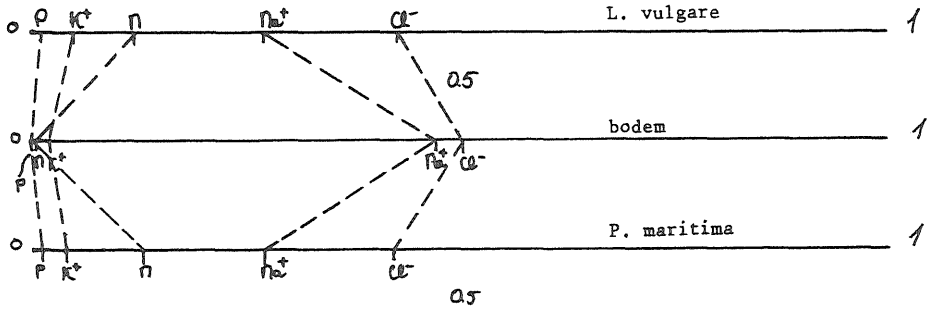
mei sociatie met L. vulgare (L)



juli sociatie met P. maritima (H)



juli PL (M)



september PL (M)

Fig. 32. Kasproeven. Na^+- en K^+-gehalte van spruit en wortel van L. vulgare en P. maritima (naar H. Relou, 1980).

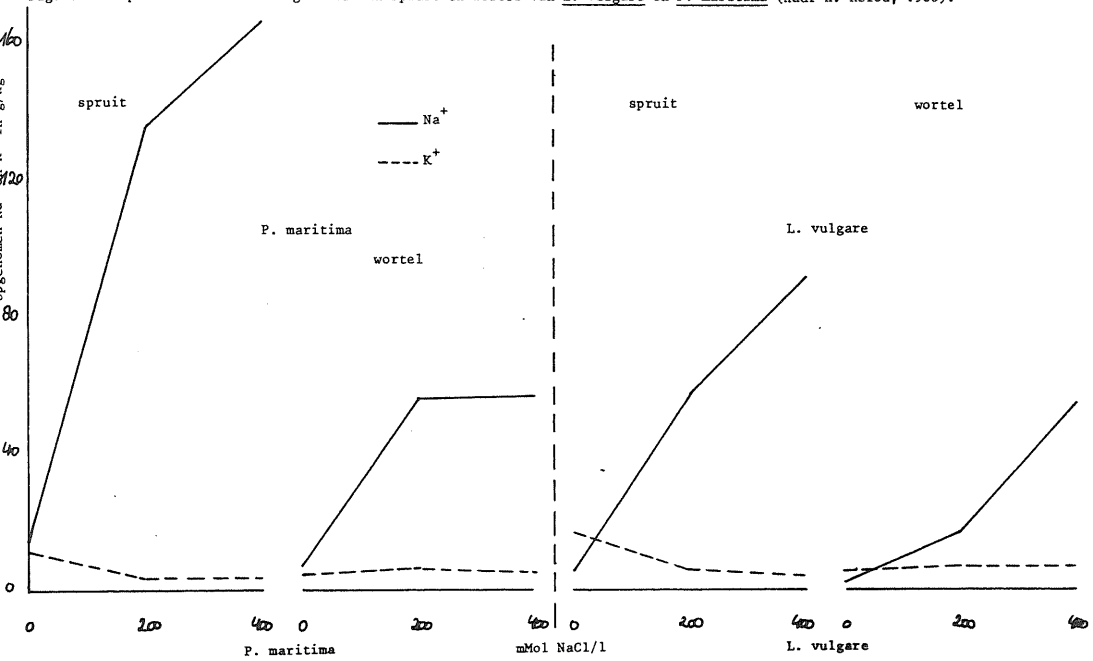


Fig. 33. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Het verloop van het N-gehalte (g/kg) van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima (H) en het PL (M) tijdens het groeiseizoen 1980.

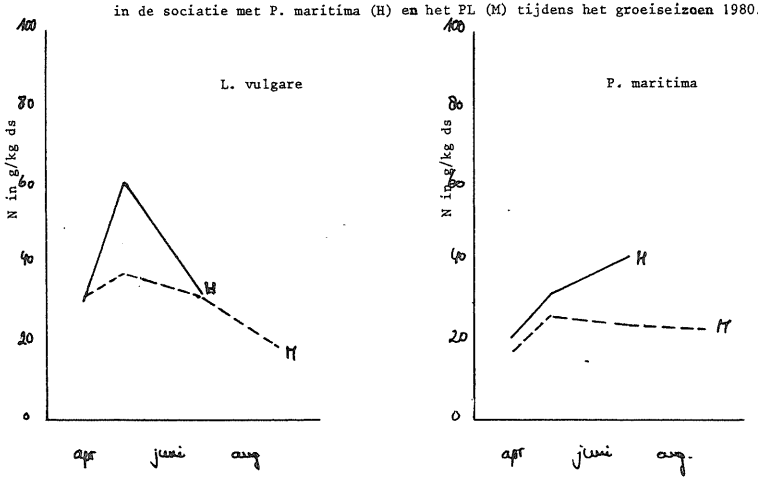


Fig. 34. Kasproeven. De verdeling van N over de plantenorganen van L. vulgare en P. maritima in mono- en mengkultuur (naar H. Relou, 1980).

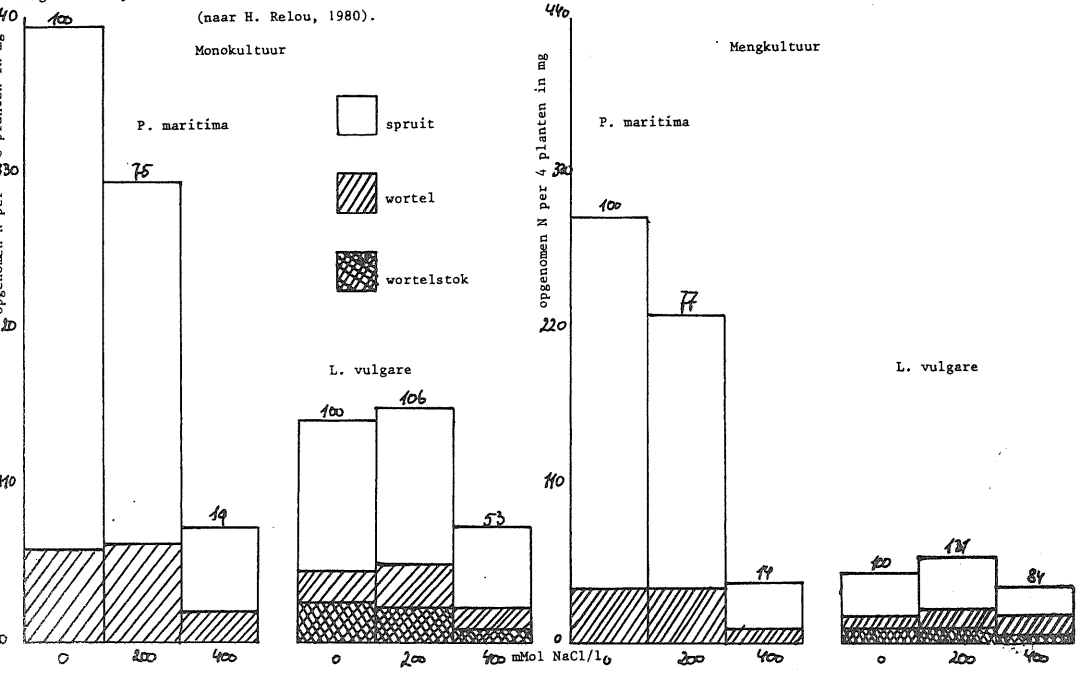


Fig. 35. Transekt 18. Het verloop van de verhouding van bedekkingspercentages van L. vulgare en P. maritima van 1953 tot 1979.

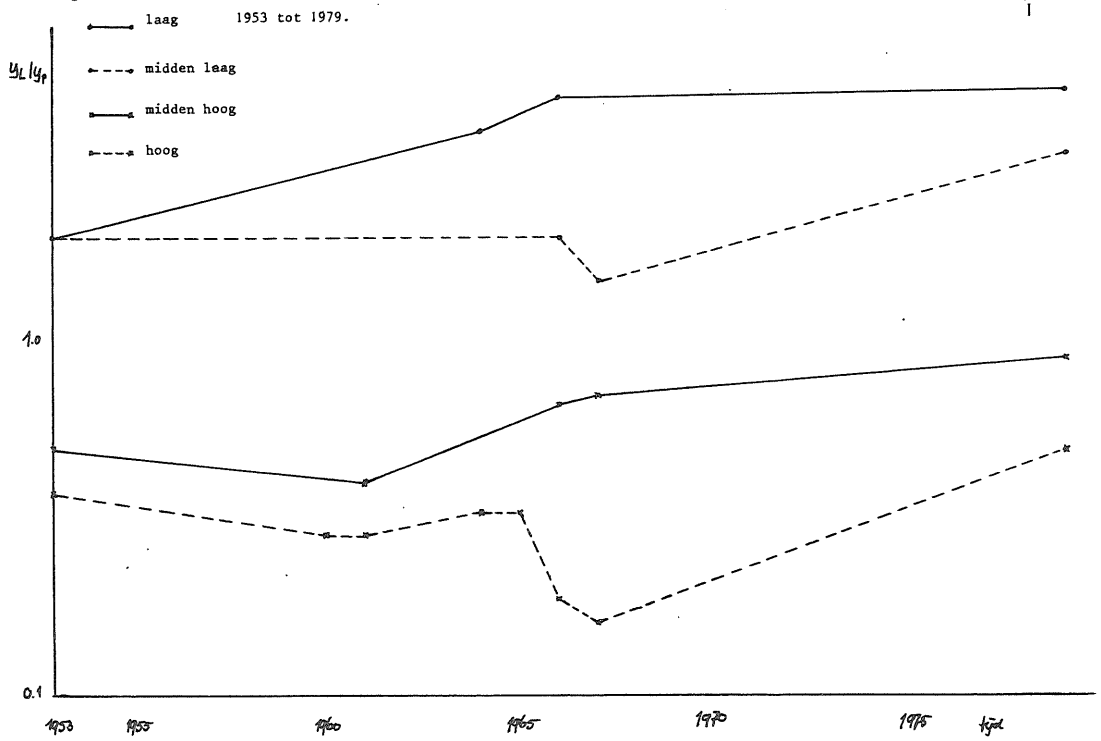


Fig. 36. Transekt 10. Het verloop van de verhouding van bedekkingspercentages van L. vulgare en P. maritima van 1953 tot 1979.

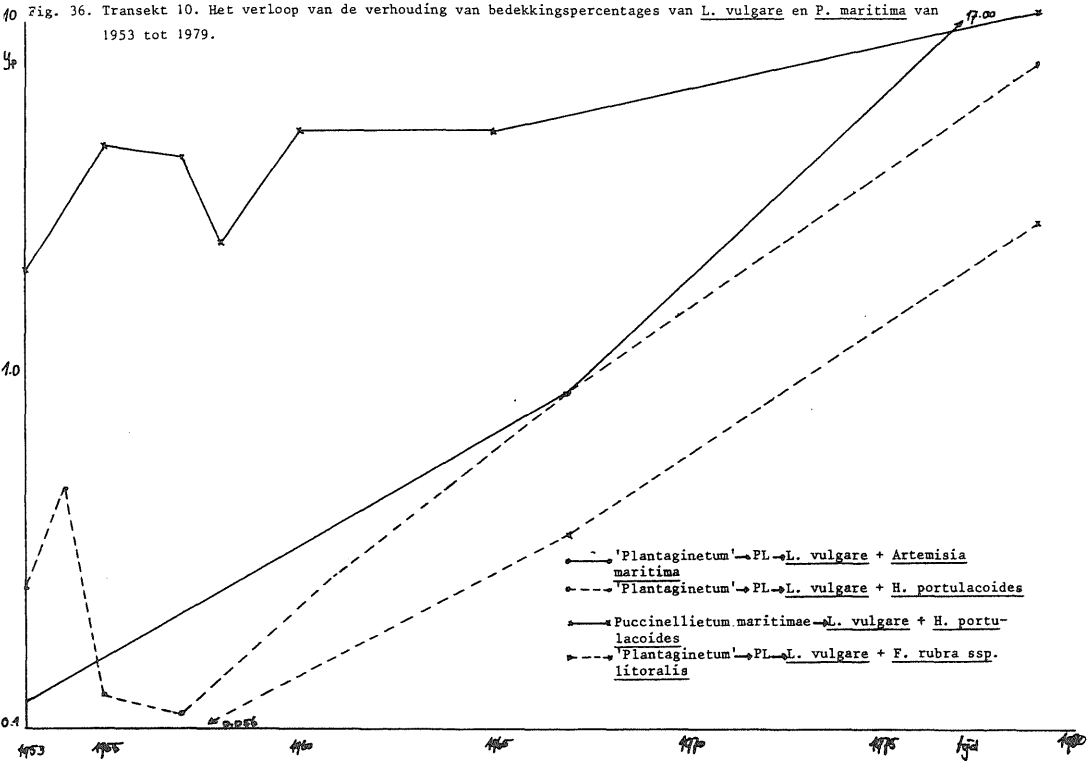


Fig. 37. Transekt 18; transekt 10. De RRR_{LP} per jaar van 1953 tot 1979.

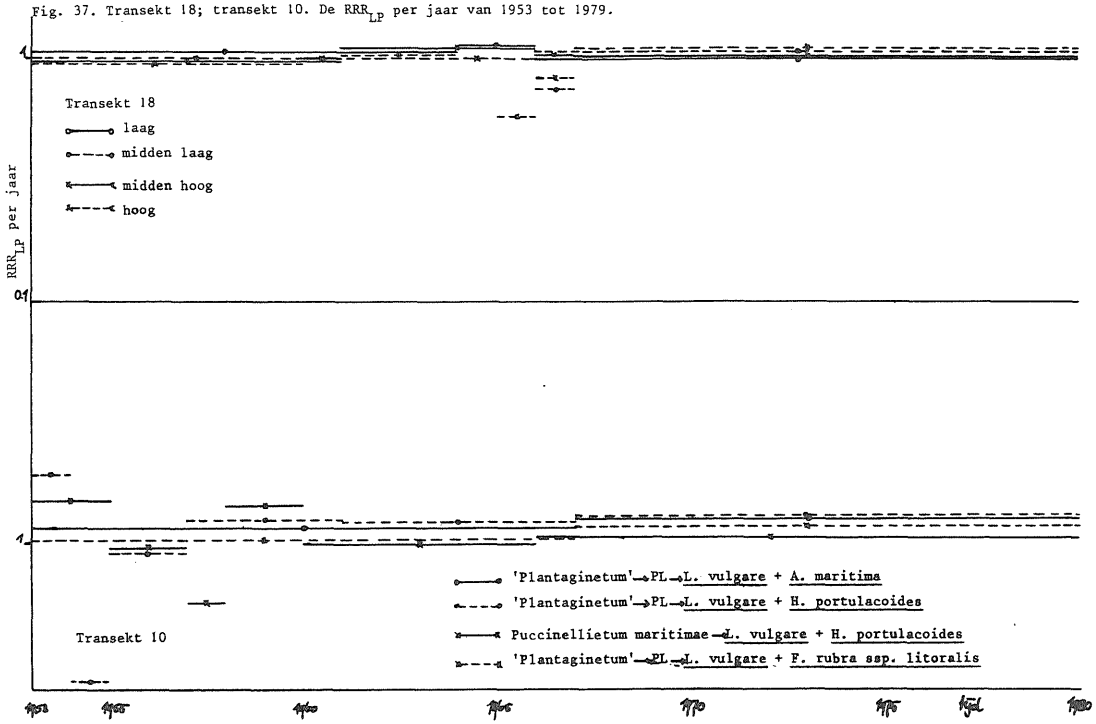


Fig. 38. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Ratiodiagram voor de sociatie met L. vulgare (L) tijdens het groeiseizoen 1980.

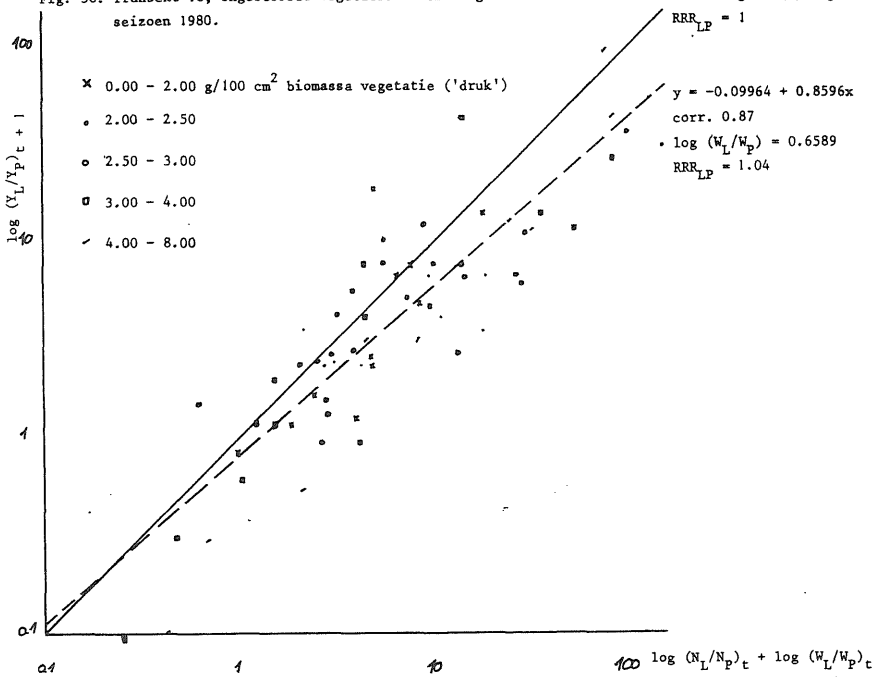


Fig. 39. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Ratiodiagram voor het PL (M) tijdens het groeiseizoen 1980.

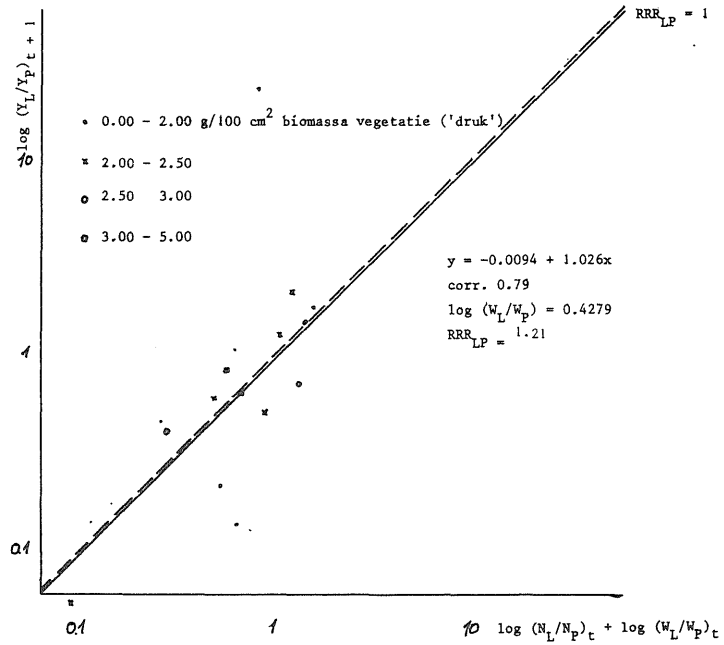


Fig. 40. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. Ratiodiagram voor de sociatie met P. maritima (H) tijdens het groeiseizoen 1980.

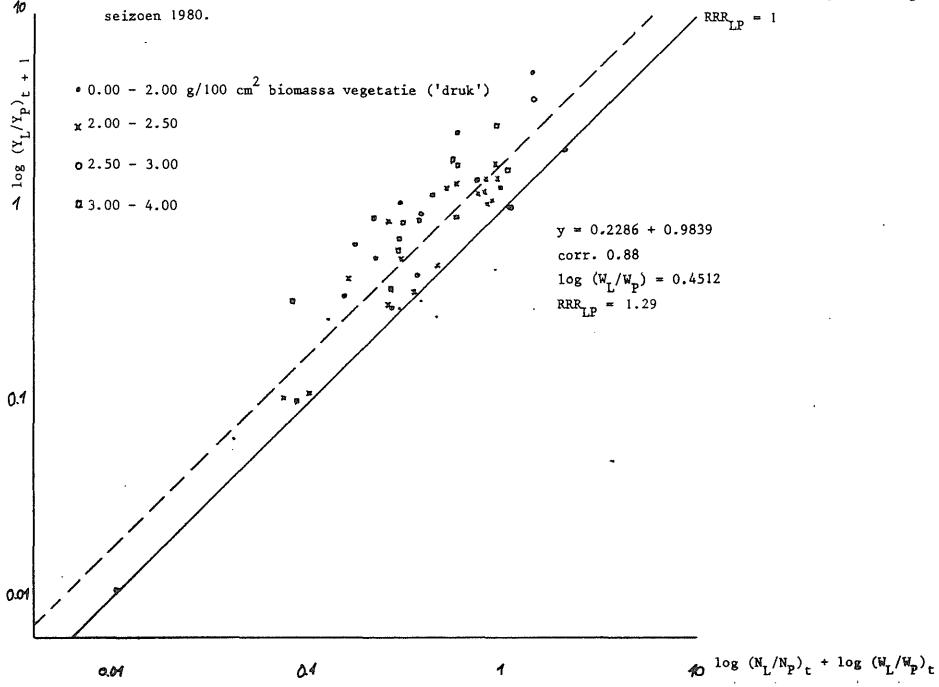


Fig. 41. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. Ratiodiagram voor het PL terminale fase tijdens het groeiseizoen 1980.

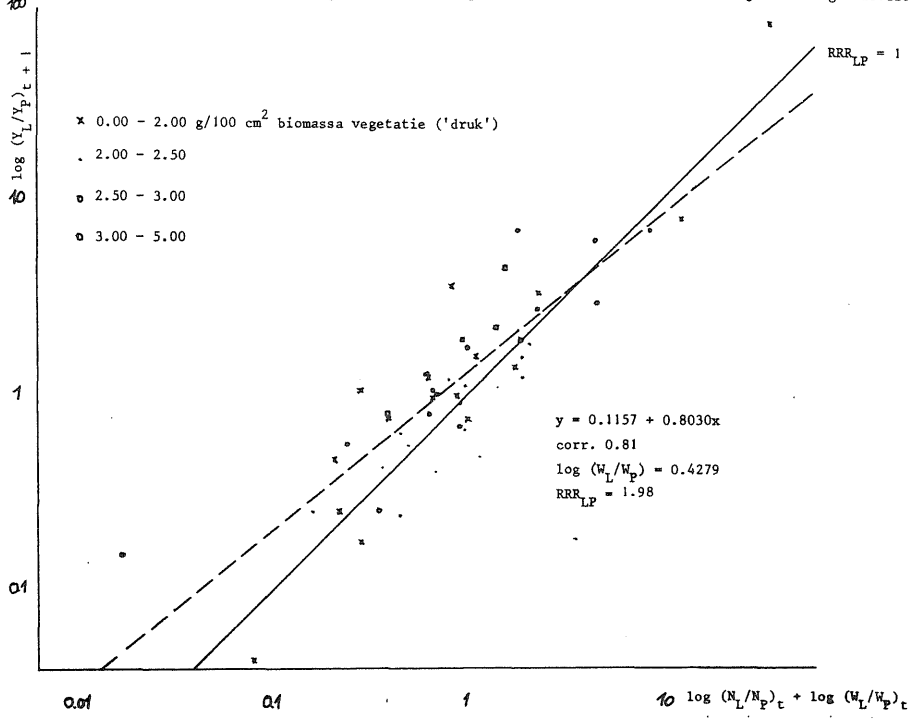


Fig. 42. PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Ratiodiagram voor het PL tijdens het groeiseizoen 1980.

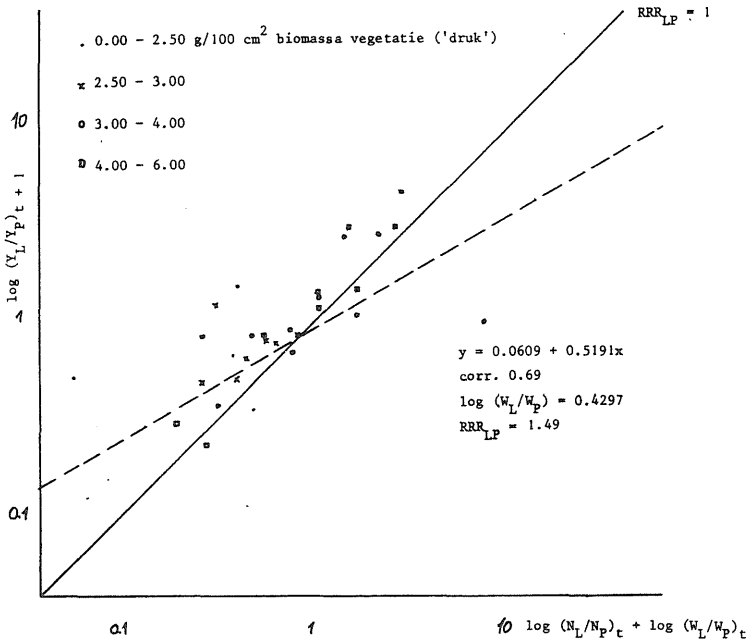


Fig. 43. Transekt 18. Ligging van de geoogste proefvlakjes van 10 x 10 cm langs het transekt.

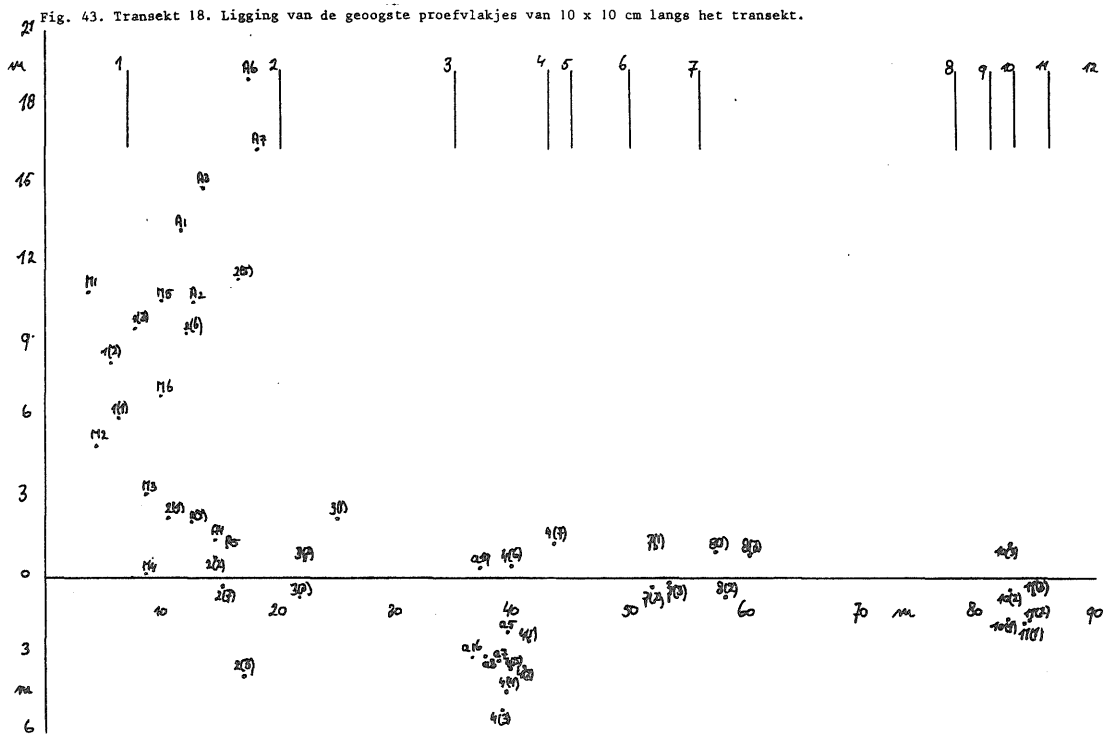


Fig. 44. Transekt 10. Ligging van de geoogste proefvlakjes van 10 x 10 cm langs het transekt.

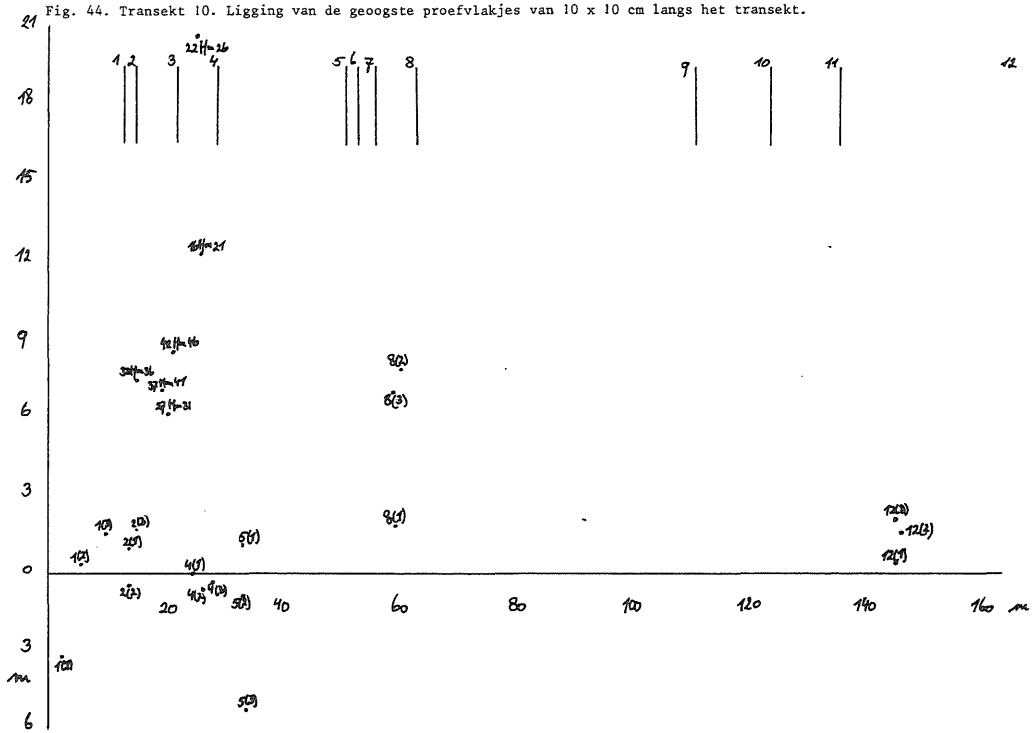


Fig. 45. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Ratiodiagrammen voor het PL (M) tijdens het groeiseizoen 1980.

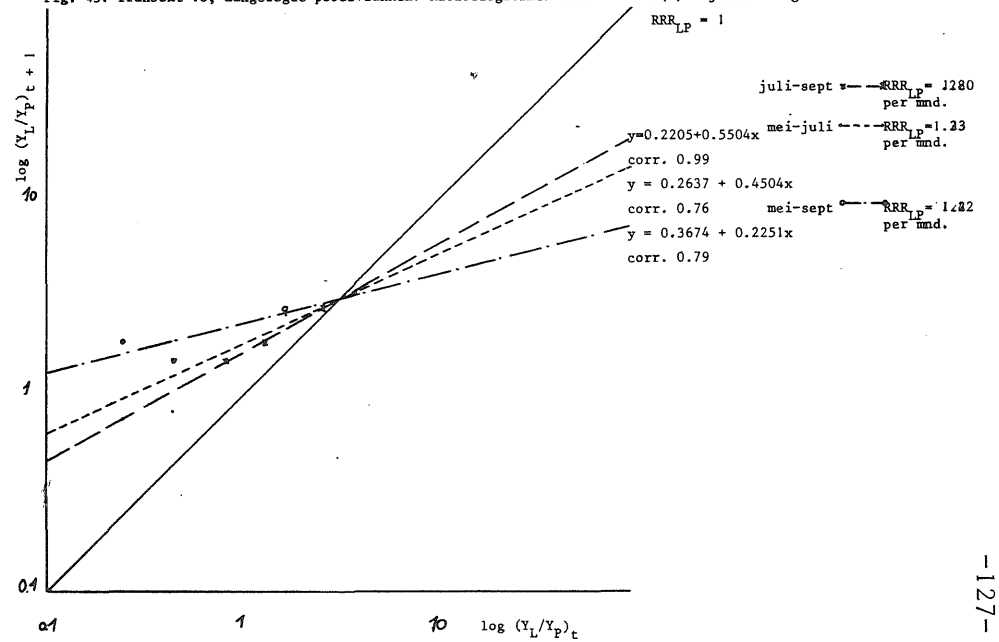


Fig. 46. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Vervangingsdiagrammen voor a. de sociatie met L. vulgare. b. de sociatie met P. maritima. c. het PL terminale fase. d. het PL.,volgens het lineaire model.

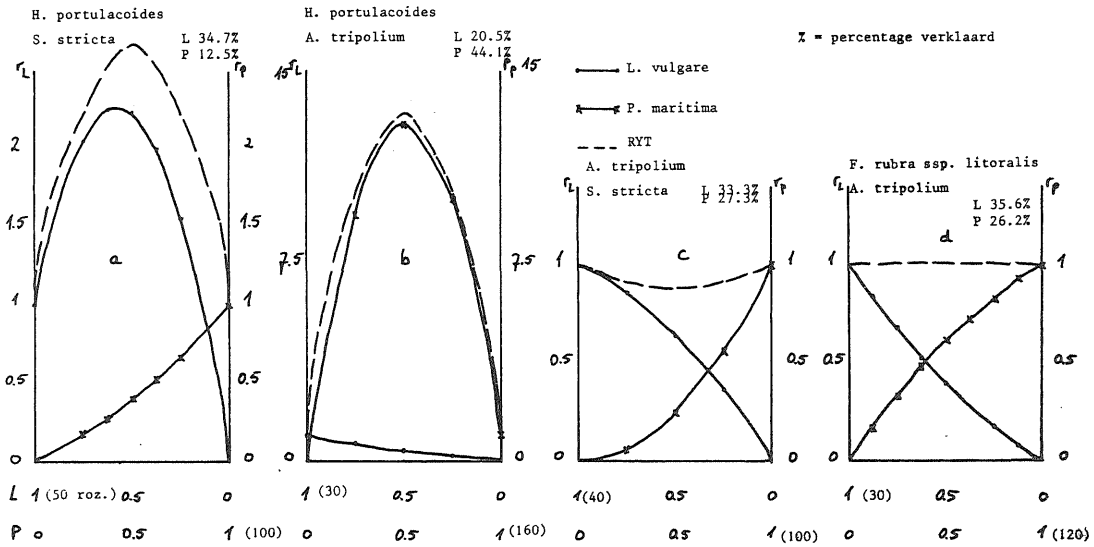


Fig. 47. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. De reaktie van L. vulgare en P. maritima op konkurrentie en bodemvruchtbaarheidsniveau in de sociatie met L. vulgare (juli 1980).

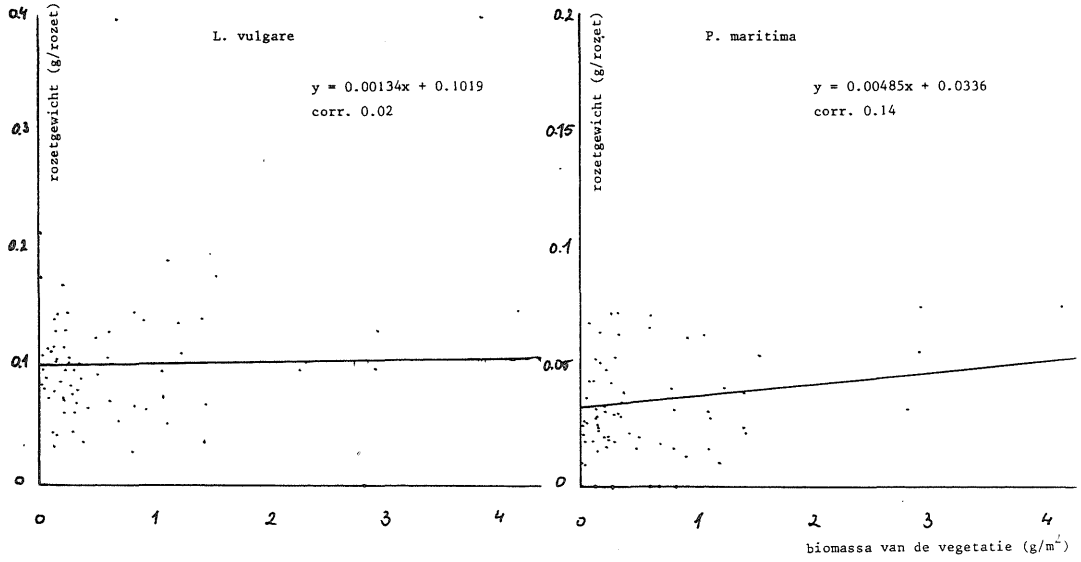


Fig. 48. Transekt 18, ongestoorde vegetatie. De reaktie van L. vulgare en P. maritima op konkurrentie en bodemvruchtbaarheidsniveau in de sociatie met P. maritima (juli 1980).

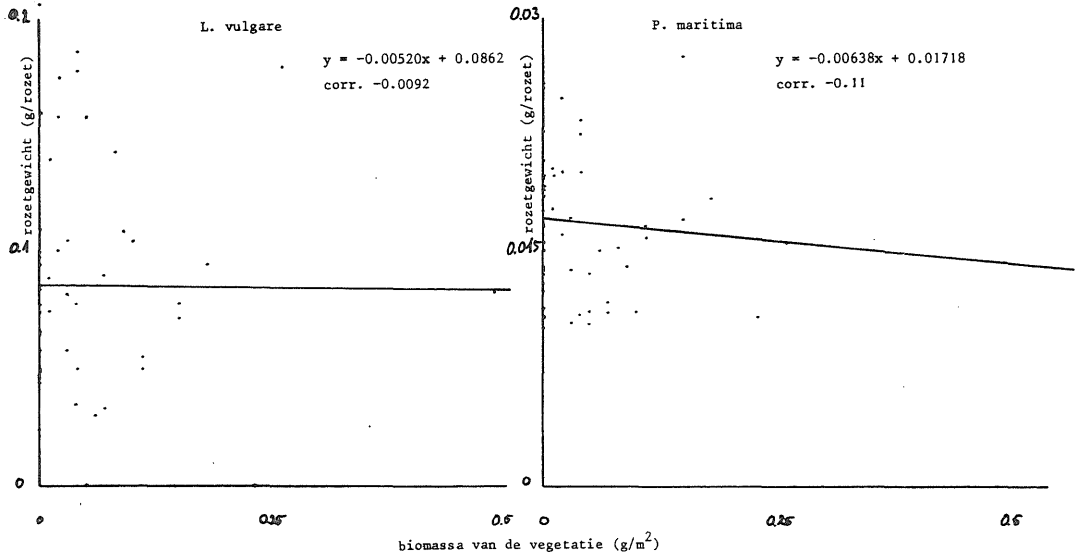


Fig. 49. Transekt 10, ongestoorde vegetatie. De reaktie van L. vulgare en P. maritima op konkurrentie en bodemvruchtbaarheidsniveau in het PL terminale fase (juli 1980).

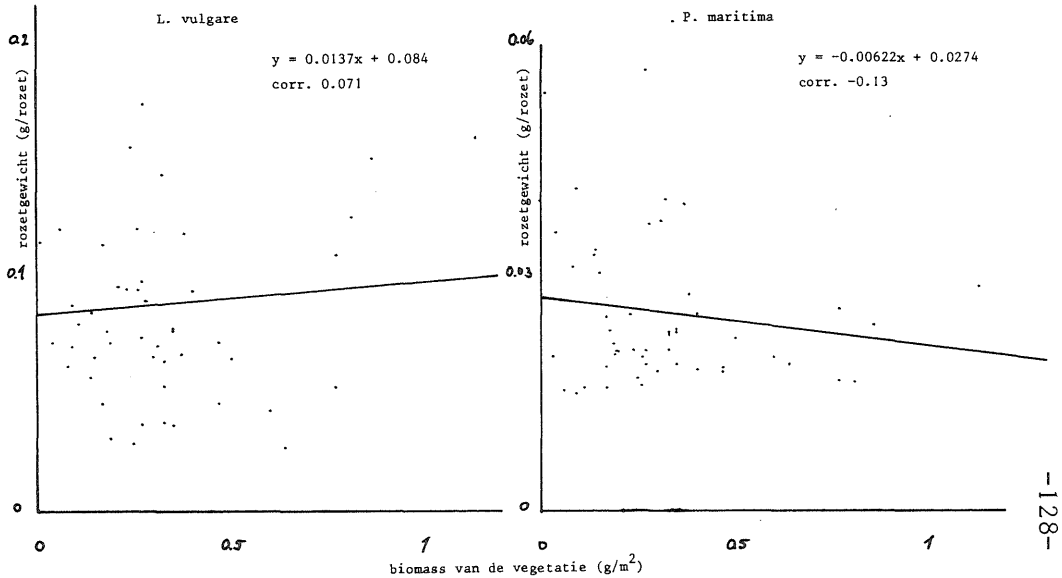


Fig. 50. PK-gebied, ongestoorde vegetatie. De reaktie van L. vulgare en P. maritima op konkurrentie en bodemvruchtbaarheidsniveau in het PL (juli 1980).

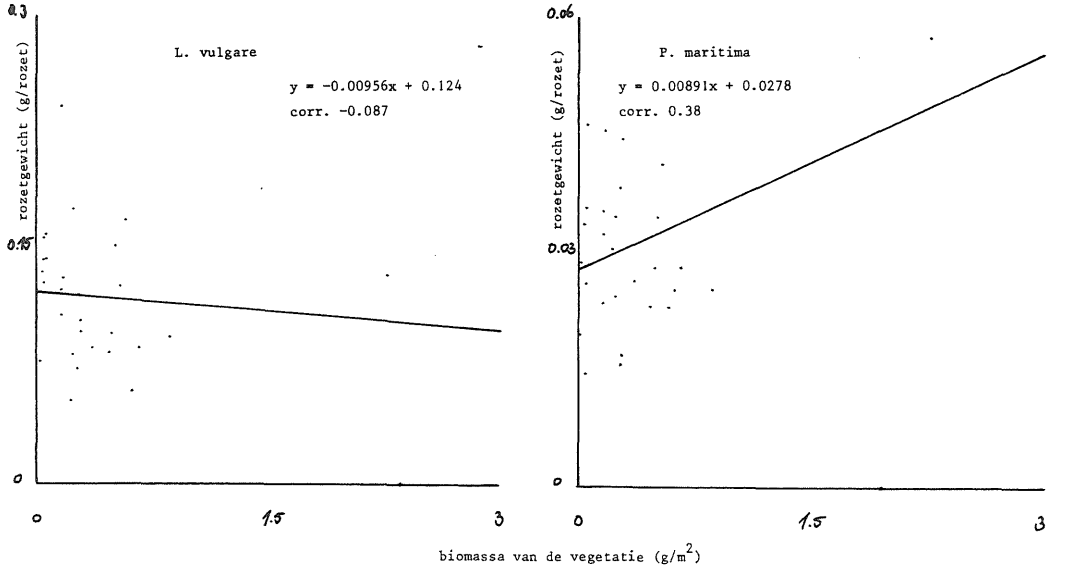


Fig. 51. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Vervangingsdiagrammen volgens het hyperbolische model voor a. de sociatie met L. vulgare. b. de sociatie met P. maritima. c. het PL terminale fase. d. het PL.

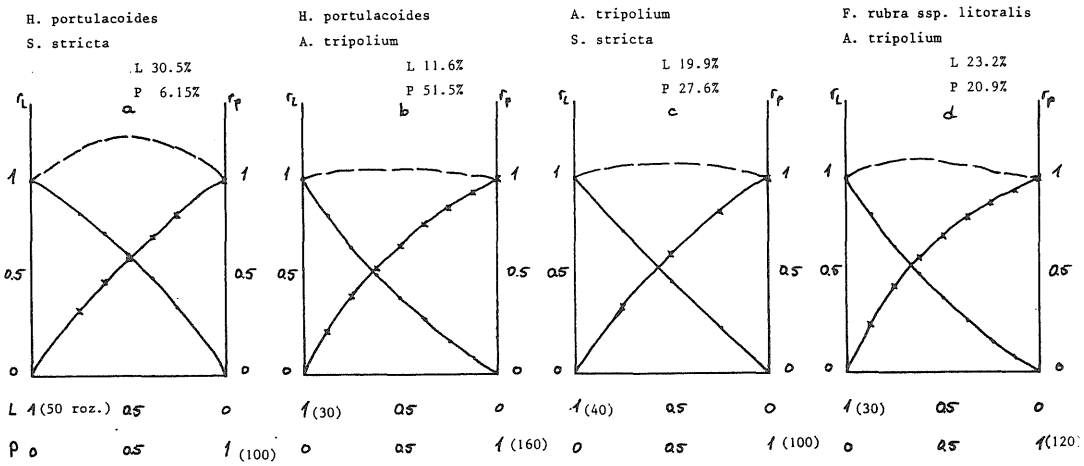


Fig. 52. Transekt 18; transekt 10; PK-gebied, ongestoorde vegetatie. Vervangingsdiagrammen volgens het exponentiële model voor a. de sociatie met L. vulgare. b. de sociatie met P. maritima. c. het PL terminale fase. d. het PL.

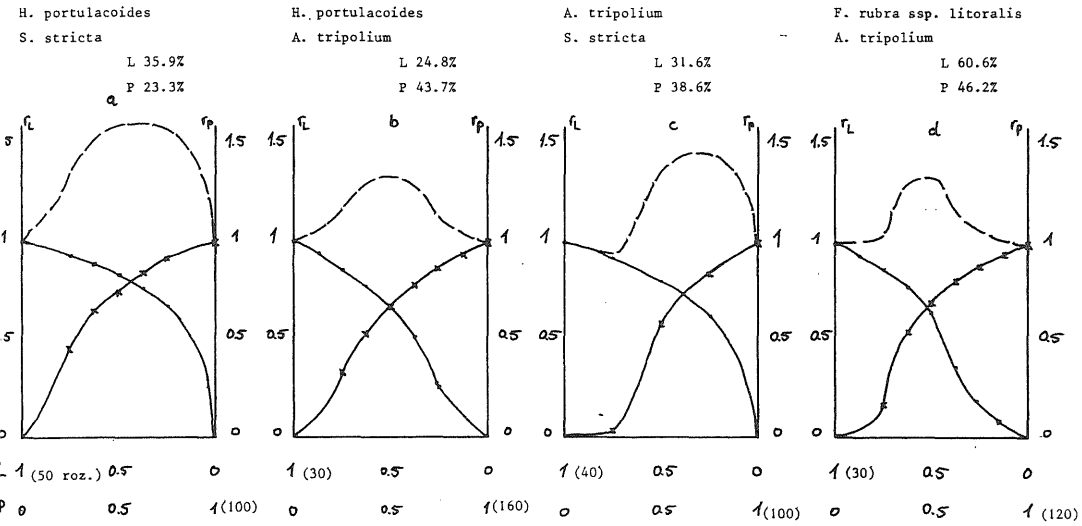


Fig. 53. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Vervangingsdiagrammen voor de sociatie met P. maritima (H), het PL (H) en de sociatie met L. vulgare (L) op drie verschillende tijdstippen (mei, juli, september 1980) volgens het hyperbolische model.

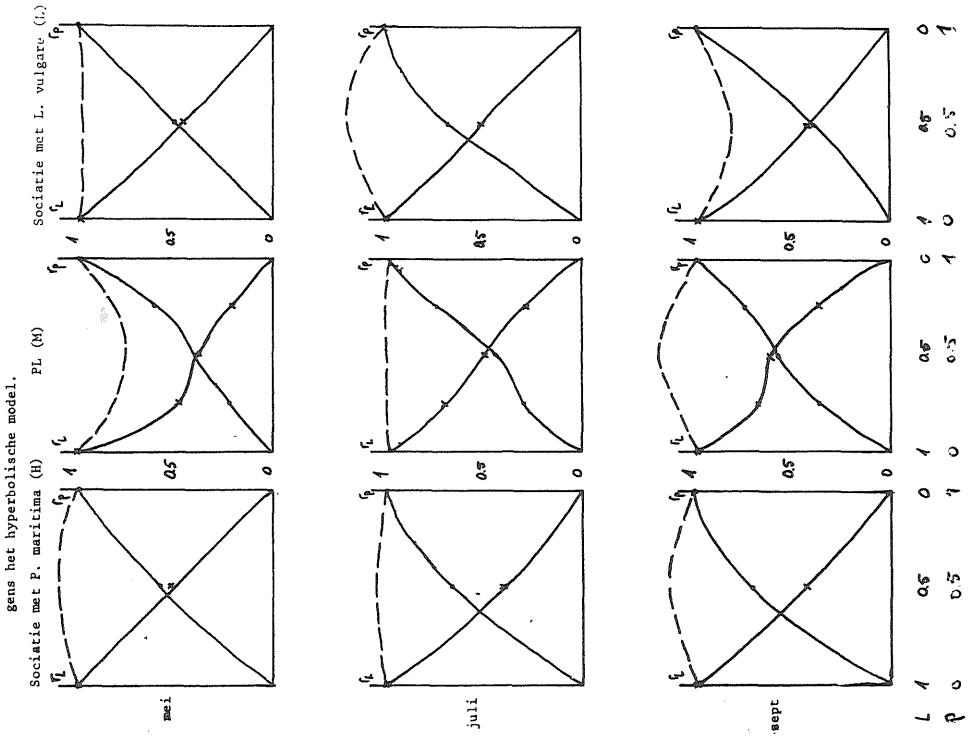


Fig. 54. Kasproeven, kiemingsproef. Het kumulatief kiemingspercentage van L. vulgare en P. maritima bij verschillende NaCl- en polyethyleenglycol(PEG)-konsentraties.

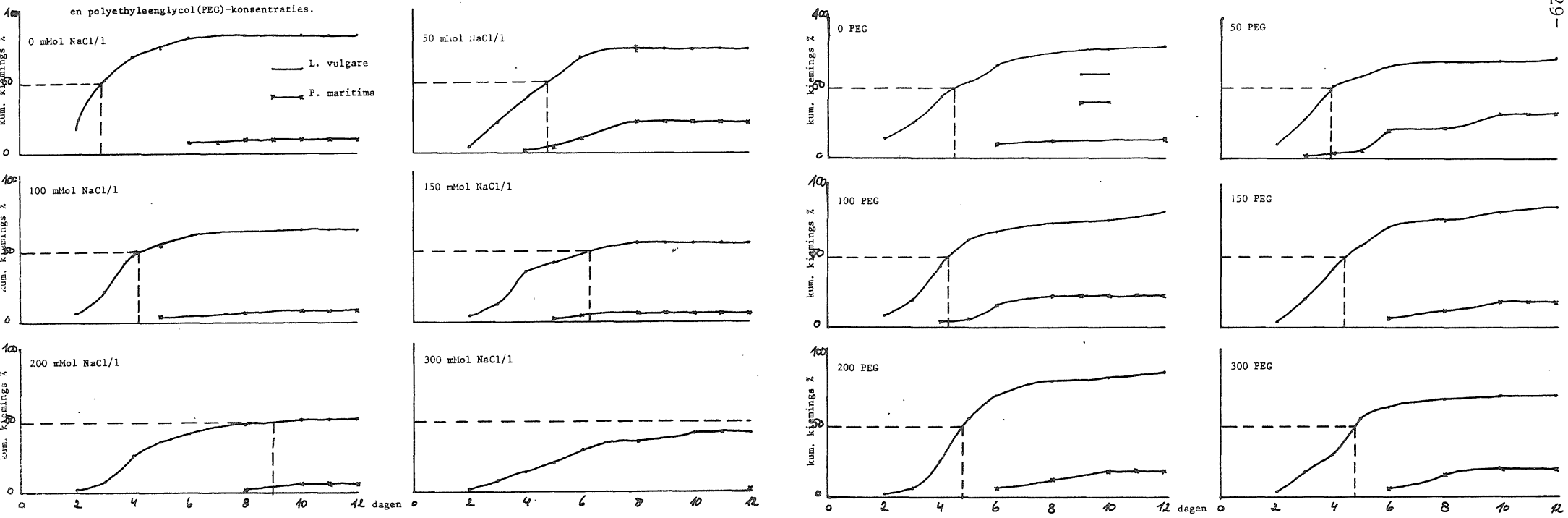


Fig. 55. Kasproeven, kiemingsproef. Het kumulatief kiemingspercentage van L. vulgare en P. maritima bij verschillende NaCl- en polyethyleenglycol(PEG)-ko-sentraties.

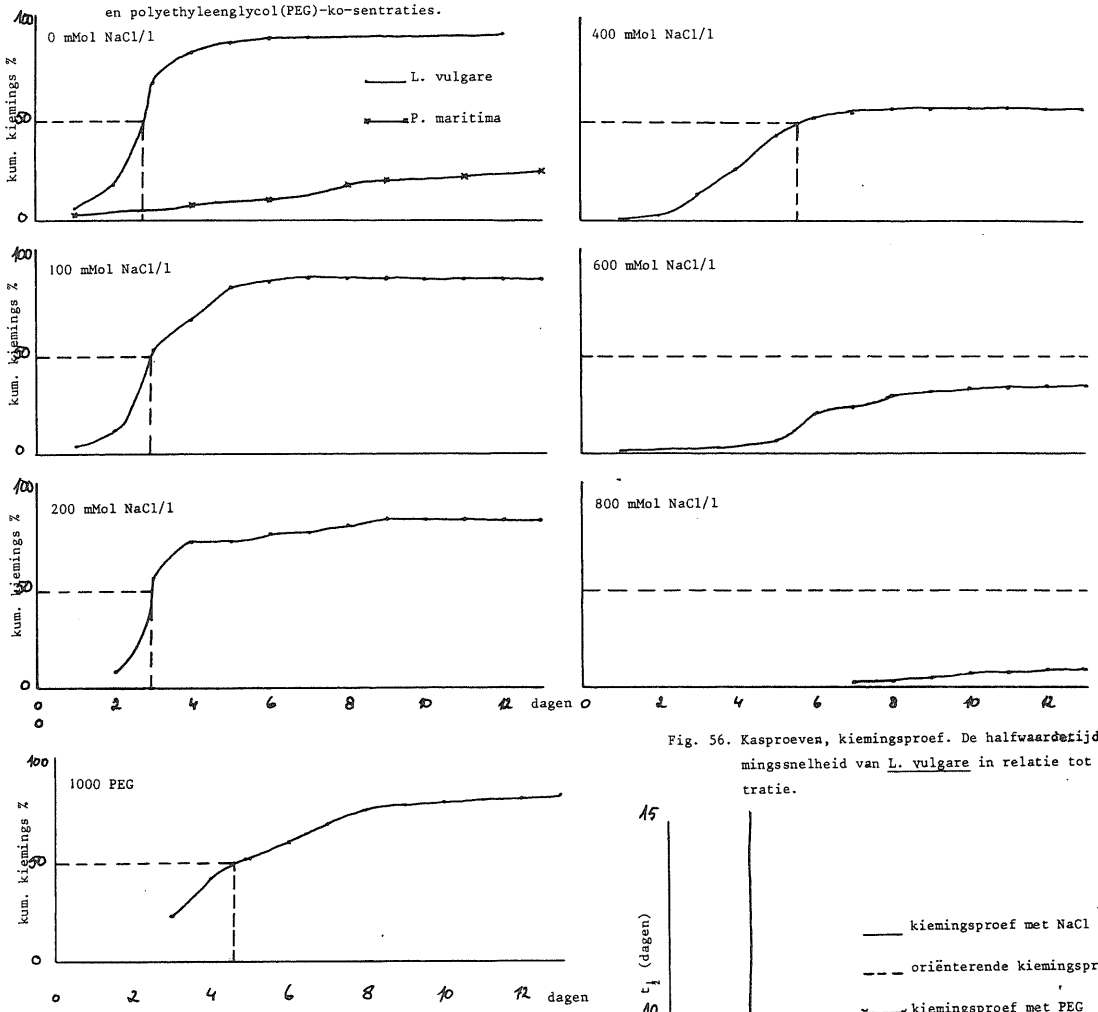


Fig. 56. Kasproeven, kiemingsproef. De halfwaardetijd van de kiemingssnelheid van L. vulgare in relatie tot de zoutkonsentratie.

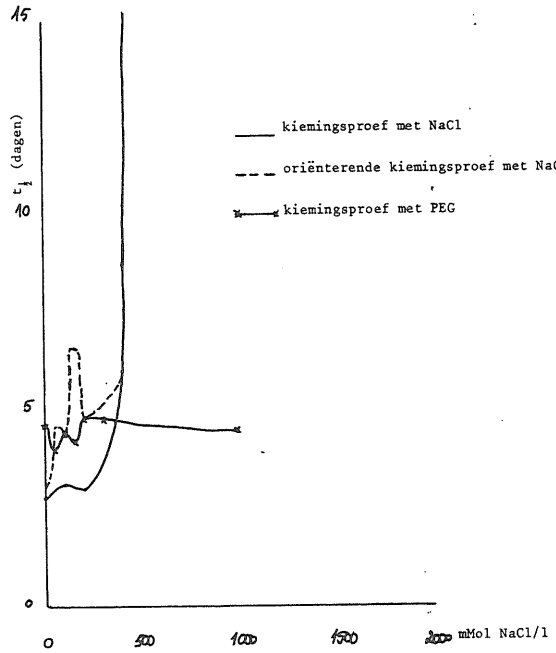


Fig. 57. Kasproeven, groeiproef. De RGR van L. vulgare bij verschillende zoutkonsentraties in september en december 1980.

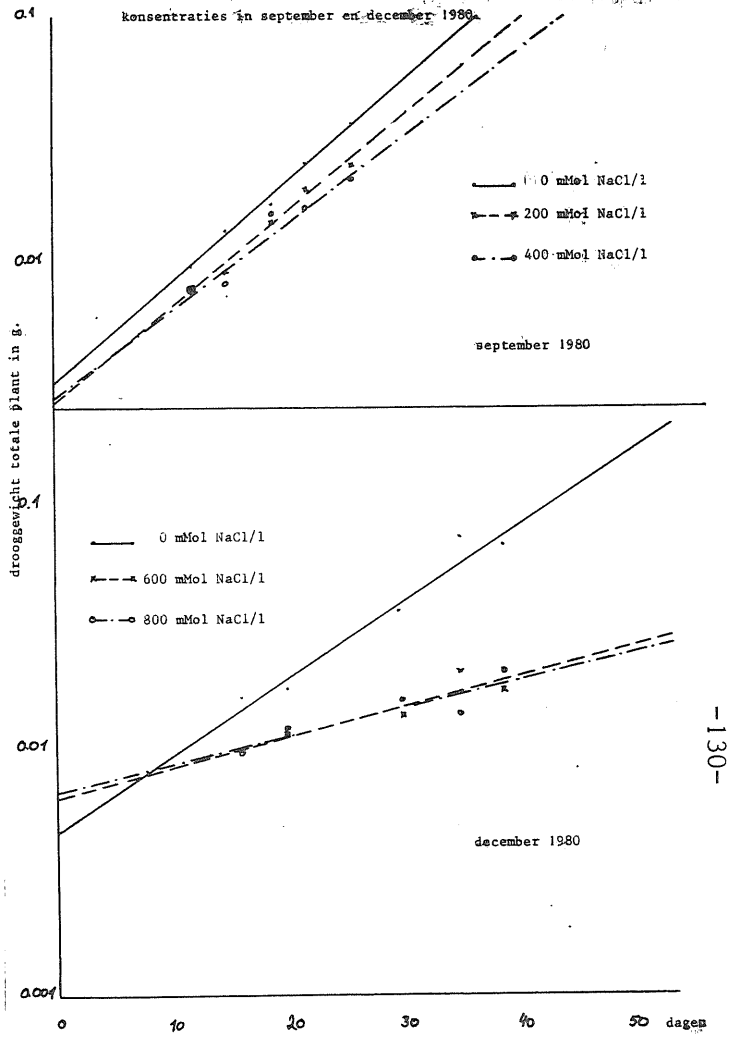


Fig. 58. Kasproeven, groeiproef. De RGR van P. maritima bij verschillende zoutkonsentraties in september en december 1980.

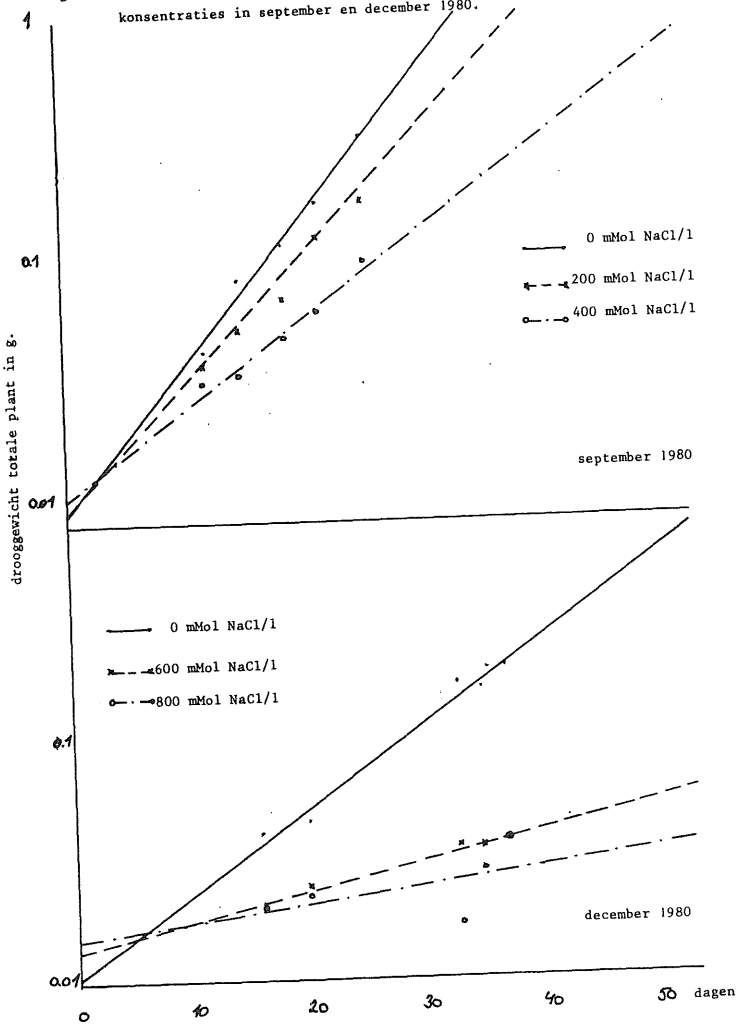


Fig. 59. Kasproeven, konkurrentieproef. Vervangingsdiagrammen (relatieve opbrengsten - plantsamenstelling) van L. vulgare en P. maritima bij verschillende zoutkonsentraties op twee oogsttippen (naar H. Relou, 1980).

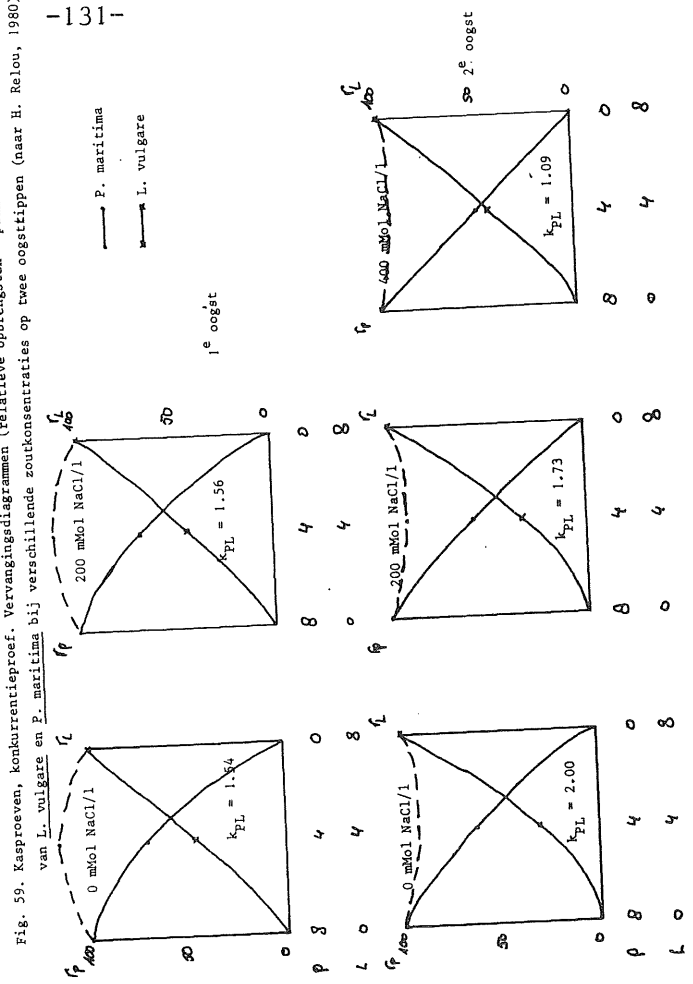
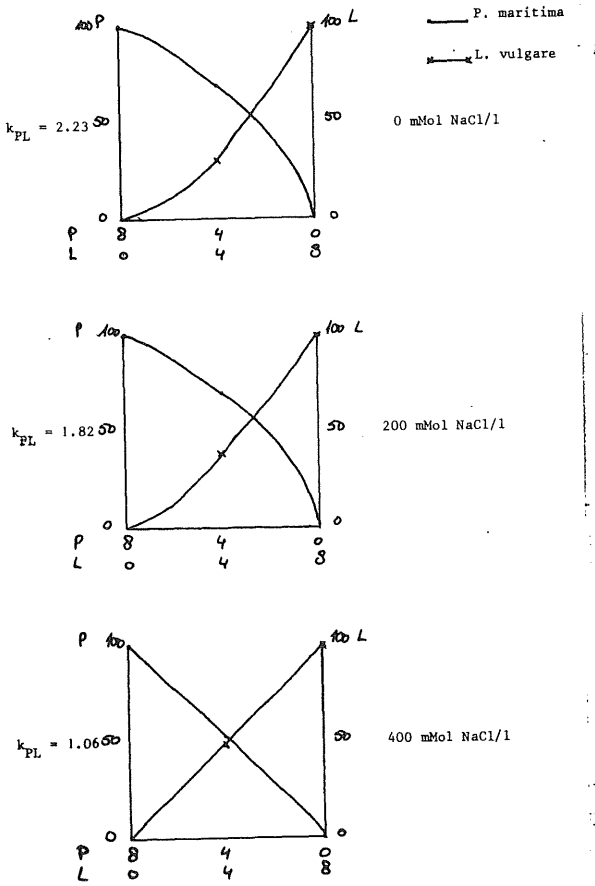


Fig. 60. Kasproeven, konkurrentieproef. Vervangingsdiagrammen (relatieve hoeveelheid opgenomen N - plantsamenstelling) voor L. vulgare en P. maritima bij verschillende zoutkonsentraties (naar H. Relou, 1980).



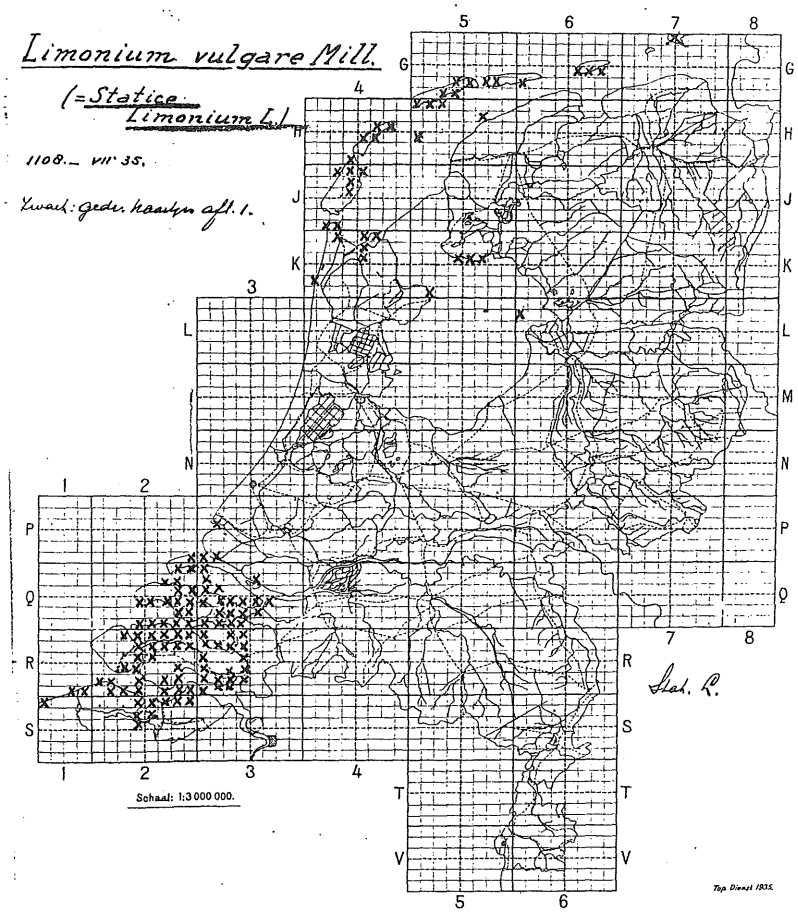
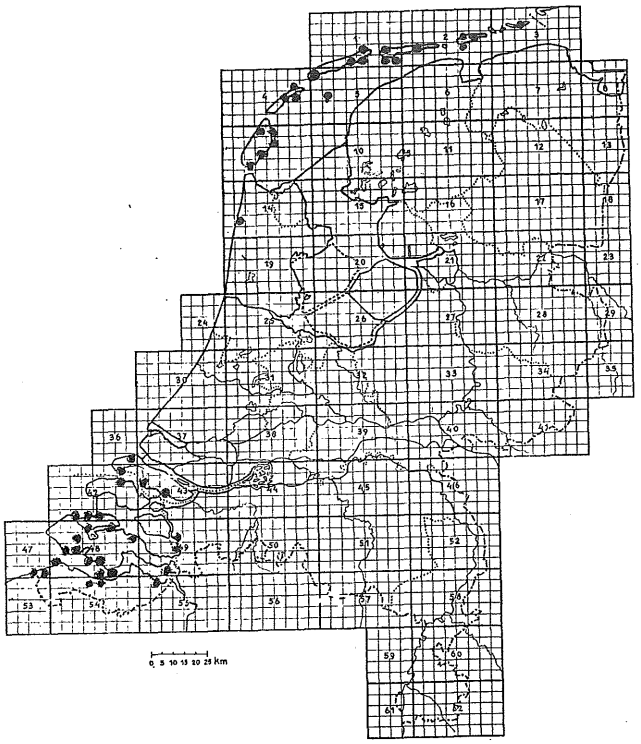


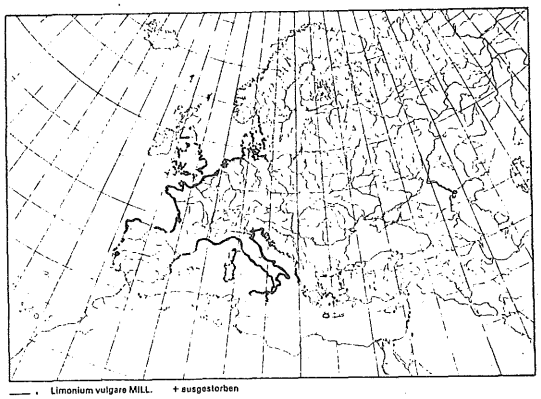
Fig. 61. Verspreidingskaart van L. vulgare in Nederland in 1935



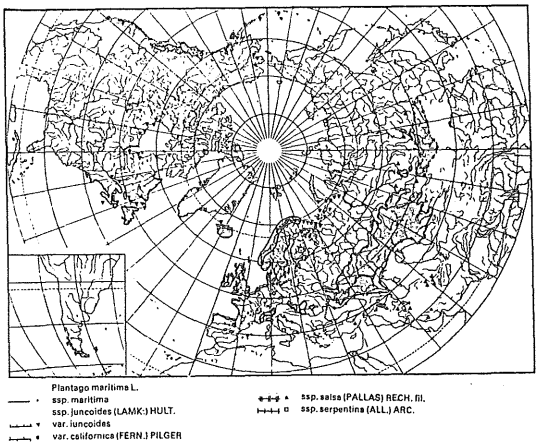
Limonium vulgare Mill.

Fig. 62. Verspreidingskaart van L. vulgare in Nederland in 1950.

Fig. 63. Verspreidingskaart van L. vulgare en van ondersoorten en variëteiten van P. maritima over het noordelijk halfrond.



uit: Vergleichende Chorologie de Zentraleuropäischen Flora. Band II
H. Meusel, m.m.v. E. Jäger, S. Rauschert en E. Weinert, 1978.



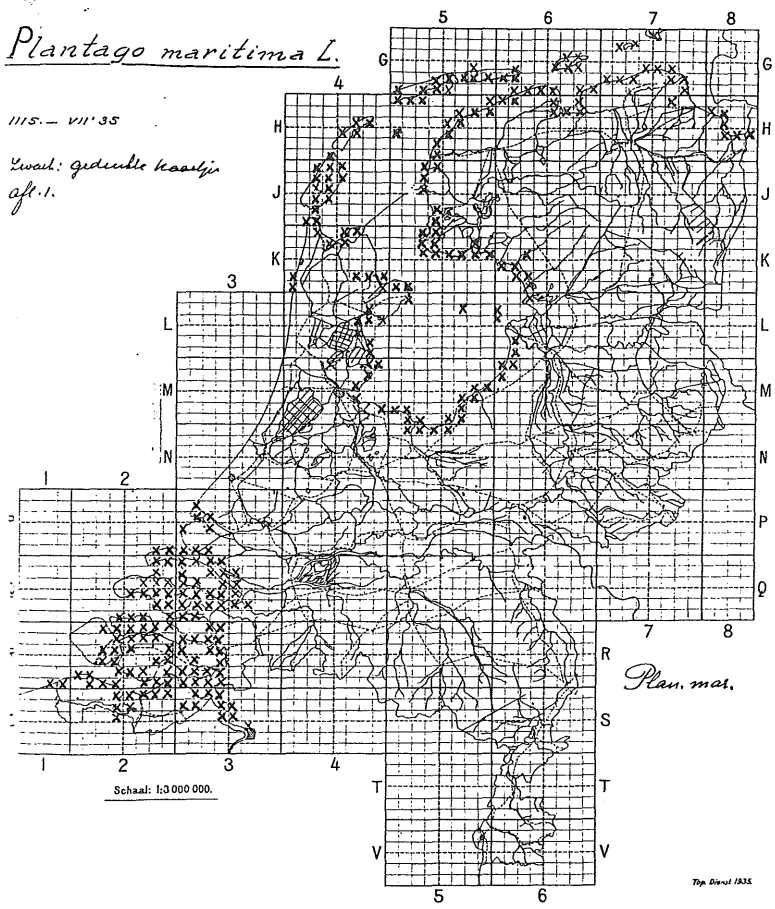
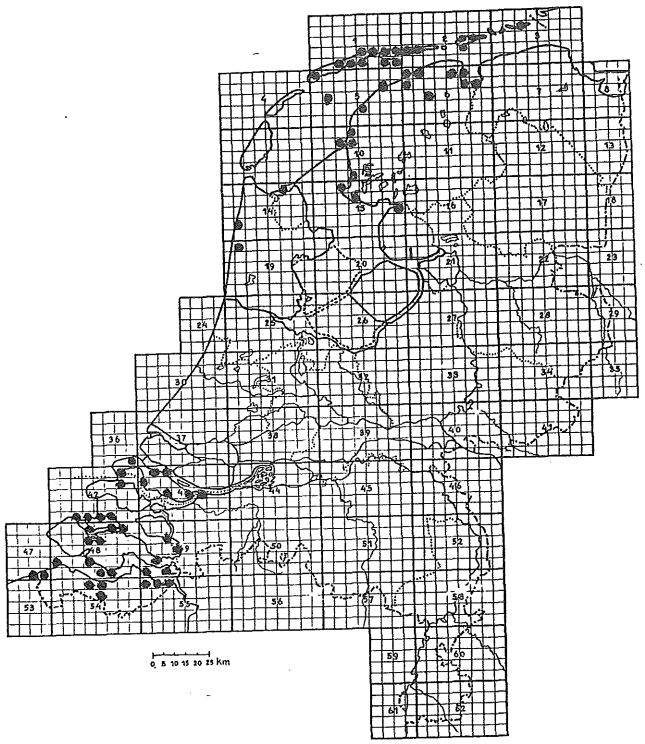


Fig. 64. Verspreidingskaart van P. maritima in Nederland in 1935.



Plantago maritima L.

Fig. 65. Verspreidingskaart van P. maritima in Nederland in 1950.

LIJST VAN BIJLAGEN

1. De synoecologie van enkele vegetatietypen op de Boschplaat.
2. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Enkele bodemeigenschappen op drie verschillende tijdstippen in mono- en mengkultuur van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare.
3. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Resultaten van de variantie-analyse en de Student-Newman-Keuls toets van enkele milieu- en bodemfaktoren bij verschillende dichtheden in mono- en mengkultuur van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima, het PL en de sociatie met L. vulgare op drie verschillende tijdstippen.

BIJLAGE 1

DE SYNOECOLOGIE VAN ENKELE VEGETATIETYPEN OP DE BOSCHPLAAT

De volgende vegetatietypen komen op de Boschplaat van laag naar hoog op de kwelder voor.
Voor de namen van de soorten is gebruik gemaakt van de Flora van Nederland (Heukels en Van Ooststroom, 1975), voor de namen van de plantengemeenschappen van Plantengemeenschappen in Nederland (Westhoff en Den Held, 1975) en van Patroon, proces en dynamiek van veg-tatie en milieu op de Boschplaat van Terschelling (Don et al., 1981). Voor een plaatsbepaling op Europese schaal en om het unieke van bepaalde plantengemeenschappen op de Boschplaat te laten zien, zijn gegevens ontleend aan publikaties van Beeftink (1965, 1977).

Salicornietum strictae (Ss). Christiansen 1955.
Kensoort van deze plantengemeenschap is Salicornia europaea var. stricta (deze domineert op slib in tegenstelling tot var. brachystachya, die op zand domineert (Westhoff et al., 1970)). Deze plantengemeenschap wordt twee maal per dag overstroomd, het zoutgehalte komt overeen met dat van zeewater en alleen het bovenste laagje is geaëreerd. Het Ss komt in Europa voor vanaf de Lofoten en de Shetland eilanden tot de westkust van Frankrijk en plaatselijk langs de Portugese kust. Verder komt het voor langs de Oostzeekust tot in de Botnische Golf en plaatselijk langs de noordkust van de Middellandse Zee.

Spartinetum anglicae (= townsendii) (Sa). Corrillion 1953.
Deze plantengemeenschap komt op dezelfde hoogte voor op de kwelder als de vorige, maar dringt niet door in het Ss (en andersom) vanwege de andere struktuur en groeivorm. Kensoort is Spartina anglica of S. townsendii. De eerste is de fertiele, de tweede is de steriele hybride van S. maritima en S. alterniflora. Deze soort heeft een blokkerende werking op suksessierichtingen naar plantengemeenschappen van de hoge kwelder door de snelle opslibbing en andere bodemvorming (Beeftink, 1977a, 1977b). De associatie komt optimaal voor op slibrijke bodems en is niet erg winterhard, waardoor hij op de Boschplaat minder goed ontwikkeld is (invloed van zand en lagere temperaturen). Het Sa komt in Europa van Ierland, de west- en oostkust van Schotland en Skallingen tot in zuidwest-Frankrijk en noordwest-Spanje voor.

Puccinellietum maritimae typicum (Pmt). Westhoff 1947.
Bij verdergaande opslibbing volgt dit vegetatietype in de zonering op het Ss, al ontstaat het er waarschijnlijk niet uit (Don et al., 1981). De dominante soort is Puccinellia maritima, daarnaast komen 'slibsoorten' als Halimione portulacoides, Limonium vulgare en het roodwier Bostrychia scorpoides voor. Deze plantengemeenschap komt voor langs de hele Europese kust, waar de invloed van slib die van zand overtreft.

Puccinellietum maritimae parapholietosum (Pmp). Westhoff 1947.
Deze plantengemeenschap ligt hoger dan de vorige en de zandinvloed is hier groot, wat blijkt uit de soorten die naast Puccinellia maritima voorkomen: Parapholis strigosa, Agrostis stolonifera en Plantago maritima (Don et al., 1981). Deze associatie kan ontstaan uit het Ss en overgaan in het Junco-Caricetum extensae of als pioniervegetatie ontstaan, afhankelijk van de milieu-omstandigheden.

Plantagini-Limonietum (PL). Westhoff en Segal 1961.
Dit vegetatietype neemt een positie in tussen de suksessiereeksen van de haliene zand- en slibserie, wat tot uitdrukking komt in de soortensamenstelling en de hoogte boven NAP (lager dan het Pmp en hoger dan het Pmt). De kensoorten zijn L. vulgare (slibsoort) en Plantago maritima (zandsoort). Het is een relatief soortenrijke plantengemeenschap met soorten als Trichlogin maritima, Glaux maritima, Spergularia media, S. marina en Cochlearia anglica. Deze associatie ontstaat uit het Pmp en kan bij overstuiving overgaan in het Armerio-Festucetum en bij opslibbing in het Artemisietum maritimae (Don et al., 1981). Bij begrazing en betreding kan het overgaan in het Pmp (regressie). Het verspreidingsgebied is disjunct vanwege de bijzondere omstandigheden waaronder het kan ontstaan (zand, slib, onbeweid) en het strekt zich uit van de Noordzeekust tot Normandië en noord-Bretagne.

Halimionetum portulacoidis (Hp). Kuhnholtz-Lordat 1927.
Kensoort is H. portulacoides. Dit vegetatietype is nogal soortenarm en komt voor op relatief hoog liggende en daardoor snel ontwaterde kleigronden (vaak oeverwallen met een grove granulaire samenstelling). Op de Boschplaat doet de ontwikkeling zich voor dat de soort zich uitbreidt naar lager gelegen delen. Hiervoor kunnen verschillende oorzaken aangevoerd worden zoals verdergaande opslibbing in samenhang met snellere ontwatering en doorluchting van de bodem door veranderingen in de loop van de slenken (mond. meded. Ketner)

of door klimatologische veranderingen zoals een hogere gemiddelde temperatuur in de winter, waardoor de verspreidingsgrens opschuift naar het noorden (mond. meded. Beeftink). H. portulacoides is een chamaefyt die bij strenge winters kapot kan vriezen. Dit vegetatietype ontstaat uit het Pmp (Don et al., 1981). Het Hp komt voor van Skallingen, de oost- en zuidkust van Ierland tot in zuid-Portugal.

Artemisietum maritimae (Am). (Hocquette 1927) Braun-Blanquet en De Leeuw 1936. Het Am heeft als kensoort Artemisia maritima, maar daarnaast komen soorten als L. vulgare, H. portulacoides, Plantago maritima var. dentata en Festuca rubra ssp. litoralis erin voor. De synoecologie van deze associatie vertoont veel gelijkenis met die van het Hp, alleen komt het Am waarschijnlijk op bodems voor met een grovere granulaire samenstelling (Beeftink, 1977a). Volgens Don et al. (1981) kan het uit verschillende vegetatietypen ontstaan. De positie van deze associatie tussen de haliene zand- en slibserie is hierboven al aan de orde geweest. In Europa komt deze plantengemeenschap voor van Denemarken tot noord-Bretagne, Engeland en het zuidelijke Oostzeegebied.

Armerio-Festucetum (AF). Don et al. 1981 (syn. Juncetum gerardii Warming 1906). De belangrijkste soorten van deze plantengemeenschap, die op de hoge kwelder voorkomt, zijn F. rubra ssp. litoralis en Armeria maritima. Daarnaast komen soorten voor als L. vulgare, G. maritima, Juncus gerardii, Elytrigia pungens en Plantago maritima, afhankelijk uit welk vegetatietype deze associatie ontstaan is (Don et al., 1981). Dit vegetatietype wordt alleen nog overstroomd bij springvloeden en er heeft zich een dikke humuslaag gevormd. Mogelijk is het AF de onbeweide vorm van het Juncetum gerardii (Jg). Een andere mogelijkheid is dat het AF hoger ligt en daardoor minder overstroomd wordt dan het Jg. Over de verspreiding van deze associatie is niets bekend, misschien komt die overeen met die van het Jg (van het Poolgebied tot noord-Portugal en het Oostzeegebied).

Junco-Caricetum extensae (JCe). Braun-Blanquet en De Leeuw 1936.
Deze plantengemeenschap komt nu voornamelijk nog voor over grotere oppervlakten op de strandvlakte ten noorden van de Stuifdijk. Belangrijkste soort is Carex extensa. Het is een zeer soortenrijke gemeenschap (Westhoff en Den Held, 1975). Het komt voor op zandige bodems, waar alleen af en toe nog overstroming plaatsvindt en in primaire duinvalleien en strandvlakten waar zoet water aanwezig is. Het kan als pioniervegetatie ontstaan of uit het Pmp als

ontzilting optreedt. Het komt voor langs de kust van zuid-Noorwegen en Engeland tot in zuidwest-Frankrijk, evenals in het zuidelijk Oostzeegebied.

Bijlage 2. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Enkele bodemeigenschappen op drie verschillende tijdstippen (mei, juli, september 1980) in mono- (bij hoge (h) en lage dichtheid (l)) en mengkultuur van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L). De ionenkonsentraries (gemiddelde en se) zijn uitgedrukt in mMol/l (Na^+, Cl^-, K^+) en in Mol/l (PO_4^{3-}, NH_4^+, NO_3^--NO_2^-) bodemvocht.

	Na^+						Cl^-					
	mei		juli		september		mei		juli		september	
n=2	slib	zand	slib	zand	slib	zand	slib	zand	slib	zand	slib	zand
L. vulgare												
Hh	27.3 ± 3.0	0.9 ± 0.1	13.5 ± 0.0	1.0 ± 0.1	16.8 ± 0.4	0.8 ± 0.4	29.0 ± 3.8	0.8 ± 0.1	13.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	16.0 ± 0.3	1.1 ± 0.3
Mh	30.2 ± 0.4	0.6 ± 0.1	14.9 ± 0.4	0.8 ± 0.1	14.4 ± 1.0	1.0 ± 0.0	32.5 ± 0.6	0.6 ± 0.0	14.5 ± 0.3	0.8 ± 0.2	15.3 ± 0.4	0.9 ± 0.0
Lh	13.6 ± 0.4	1.5 ± 0.0	15.7 ± 0.3	1.0 ± 0.1	16.0 ± 0.4	1.3 ± 0.4	13.3 ± 0.1	1.5 ± 0.0	15.0 ± 0.3	1.0 ± 0.0	17.3 ± 0.4	1.1 ± 0.0
Hl	23.3 ± 1.1	0.8 ± 0.2	14.6 ± 0.0	1.8 ± 0.4	16.9 ± 1.2	0.8 ± 0.1	24.8 ± 1.6	0.8 ± 0.1	14.0 ± 0.0	1.8 ± 0.4	18.4 ± 1.4	1.1 ± 0.1
Ml	28.0 ± 3.2	0.6 ± 0.0	14.5 ± 0.2	0.7 ± 0.0	13.3 ± 0.8	0.7 ± 0.1	29.8 ± 3.6	0.6 ± 0.0	13.9 ± 0.2	0.8 ± 0.0	14.0 ± 0.9	1.0 ± 0.2
Ll	13.0 ± 0.2	1.1 ± 0.0	17.1 ± 1.0	1.4 ± 0.1	14.4 ± 0.6	0.6 ± 0.1	12.8 ± 0.1	1.3 ± 0.0	15.8 ± 0.4	1.6 ± 0.0	15.3 ± 0.7	1.5 ± 0.4
P. maritima												
Hh	27.5 ± 0.9	0.9 ± 0.3	13.4 ± 0.1	1.1 ± 0.0	16.2 ± 0.1	1.5 ± 0.4	30.0 ± 1.2	0.8 ± 0.1	12.8 ± 0.1	1.1 ± 0.0	15.8 ± 0.7	1.8 ± 0.4
Mh	25.5 ± 1.9	0.6 ± 0.1	15.1 ± 0.1	0.8 ± 0.1	15.3 ± 0.6	0.8 ± 0.2	27.3 ± 2.2	0.6 ± 0.0	14.5 ± 0.0	0.9 ± 0.0	16.3 ± 0.7	0.9 ± 0.1
Lh	13.7 ± 0.1	1.2 ± 0.0	14.1 ± 1.4	1.3 ± 0.1	15.9 ± 0.1	1.1 ± 0.2	13.3 ± 0.1	1.4 ± 0.0	13.5 ± 1.4	1.5 ± 0.0	17.0 ± 0.0	0.8 ± 0.2
Hl	26.4 ± 0.8	0.8 ± 0.1	14.9 ± 0.2	0.9 ± 0.0	19.0 ± 0.4	2.2 ± 0.4	29.0 ± 0.9	0.7 ± 0.1	14.3 ± 0.1	0.8 ± 0.0	21.0 ± 0.6	2.5 ± 0.5
Ml	27.8 ± 0.5	0.9 ± 0.1	16.1 ± 0.4	0.9 ± 0.1	14.9 ± 0.3	1.3 ± 0.5	29.5 ± 0.3	0.9 ± 0.2	15.5 ± 0.6	1.0 ± 0.1	15.5 ± 0.3	1.2 ± 0.2
Ll	13.6 ± 0.4	1.0 ± 0.1	17.2 ± 0.2	0.7 ± 0.1	16.0 ± 0.2	0.7 ± 0.0	13.0 ± 0.3	1.4 ± 0.1	17.0 ± 0.3	0.7 ± 0.1	17.3 ± 0.1	0.9 ± 0.1
L. vulgare/P. maritima												
H(50-50)	26.4 ± 0.8	0.8 ± 0.1	12.7 ± 0.1	1.2 ± 0.3	15.8 ± 0.1	0.9 ± 0.1	29.0 ± 0.9	0.7 ± 0.1	11.8 ± 0.1	1.2 ± 0.2	16.8 ± 0.1	1.2 ± 0.1
M(25-75)	29.0 ± 0.7	1.1 ± 0.1	16.4 ± 0.1	1.1 ± 0.1	14.7 ± 0.4	0.6 ± 0.0	31.5 ± 0.6	0.9 ± 0.1	16.0 ± 0.0	1.2 ± 0.1	15.8 ± 0.4	1.0 ± 0.0
M(50-50)	30.9 ± 0.6	1.0 ± 0.1	14.6 ± 0.3	0.8 ± 0.0	14.2 ± 0.5	0.7 ± 0.0	33.3 ± 0.7	1.2 ± 0.2	13.8 ± 0.4	0.8 ± 0.0	15.0 ± 0.6	1.7 ± 0.5
M(75-25)	27.9 ± 1.0	0.9 ± 0.2	14.8 ± 0.1	1.1 ± 0.1	13.3 ± 0.1	1.3 ± 0.4	30.3 ± 1.3	0.9 ± 0.2	14.0 ± 0.3	1.2 ± 0.1	13.8 ± 0.1	1.6 ± 0.4
L(50-50)	11.1 ± 0.3	1.2 ± 0.1	15.6 ± 1.1	1.1 ± 0.0	15.4 ± 0.5	1.1 ± 0.3	10.5 ± 0.3	1.2 ± 0.1	15.0 ± 1.2	1.2 ± 0.1	16.3 ± 0.7	1.6 ± 0.4

	K^+						PO_4^{3-}					
	mei		juli		september		mei		juli		september	
n=2	slib	zand	slib	zand	slib	zand	slib	zand	slib	zand	slib	zand
L. vulgare												
Hh	0.90 ± 0.09	0.05 ± 0.01	0.55 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.62 ± 0.00	0.05 ± 0.00	24.50 ± 3.18	6.00 ± 0.87	11.50 ± 0.00	5.00 ± 0.87	31.00 ± 1.44	3.50 ± 0.58
Mh	1.00 ± 0.02	0.03 ± 0.00	0.57 ± 0.00	0.04 ± 0.00	0.58 ± 0.02	0.04 ± 0.00	21.25 ± 1.88	1.75 ± 0.14	15.50 ± 2.02	0.75 ± 0.14	18.50 ± 3.46	1.25 ± 0.14
Lh	0.59 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.66 ± 0.00	0.05 ± 0.00	0.69 ± 0.01	0.05 ± 0.01	60.50 ± 1.44	1.50 ± 0.00	36.00 ± 0.87	0.75 ± 0.14	36.25 ± 5.63	0.50 ± 0.00
Hl	0.85 ± 0.03	0.04 ± 0.01	0.60 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.66 ± 0.01	0.05 ± 0.00	45.00 ± 1.44	2.50 ± 0.29	14.25 ± 2.17	2.00 ± 0.00	29.75 ± 7.94	1.50 ± 0.00
Ml	0.94 ± 0.11	0.03 ± 0.00	0.58 ± 0.02	0.03 ± 0.00	0.57 ± 0.01	0.04 ± 0.00	13.75 ± 2.17	1.25 ± 0.14	20.75 ± 1.88	1.00 ± 0.00	26.00 ± 5.49	0.75 ± 0.14
Ll	0.57 ± 0.00	0.05 ± 0.00	0.61 ± 0.02	0.05 ± 0.00	0.59 ± 0.03	0.03 ± 0.00	96.25 ± 1.01	1.00 ± 0.00	34.25 ± 6.50	0.25 ± 0.14	35.50 ± 6.64	1.00 ± 0.00
P. maritima												
Hh	0.93 ± 0.05	0.04 ± 0.00	0.57 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.66 ± 0.00	0.07 ± 0.01	32.00 ± 7.79	2.25 ± 0.72	15.00 ± 2.31	4.00 ± 0.58	38.25 ± 2.45	4.25 ± 0.72
Mh	0.92 ± 0.04	0.03 ± 0.00	0.58 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.64 ± 0.04	0.04 ± 0.00	26.25 ± 3.90	3.25 ± 0.43	22.00 ± 3.46	2.25 ± 0.43	22.25 ± 1.01	1.75 ± 0.14
Lh	0.61 ± 0.00	0.05 ± 0.00	0.58 ± 0.03	0.05 ± 0.00	0.69 ± 0.01	0.04 ± 0.01	73.25 ± 3.90	1.25 ± 0.14	17.50 ± 1.73	1.00 ± 0.00	31.75 ± 3.03	1.00 ± 0.00
Hl	1.00 ± 0.04	0.04 ± 0.00	0.62 ± 0.00	0.05 ± 0.00	0.72 ± 0.00	0.06 ± 0.00	30.00 ± 2.02	1.50 ± 0.00	34.50 ± 8.66	1.25 ± 0.14	22.50 ± 2.60	3.75 ± 1.30
Ml	0.87 ± 0.00	0.05 ± 0.00	0.63 ± 0.01	0.04 ± 0.00	0.64 ± 0.01	0.04 ± 0.01	32.75 ± 4.76	3.50 ± 0.58	24.50 ± 1.16	1.25 ± 0.14	34.25 ± 2.45	1.00 ± 0.29
Ll	0.57 ± 0.00	0.04 ± 0.00	0.66 ± 0.02	0.03 ± 0.00	0.65 ± 0.01	0.04 ± 0.00	78.00 ± 8.95	1.50 ± 0.00	34.50 ± 0.29	1.00 ± 0.00	30.50 ± 4.33	1.25 ± 0.14
L. vulgare/P. maritima												
H(50-50)	1.02 ± 0.01	0.03 ± 0.00	0.56 ± 0.00	0.04 ± 0.00	0.70 ± 0.00	0.05 ± 0.00	48.50 ± 0.29	4.75 ± 1.30	20.25 ± 1.88	1.50 ± 0.29	39.25 ± 1.01	1.50 ± 0.29
M(25-75)	0.94 ± 0.00	0.05 ± 0.00	0.64 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.64 ± 0.01	0.04 ± 0.00	24.00 ± 0.29	1.50 ± 0.29	29.75 ± 7.36	2.50 ± 0.00	21.00 ± 2.89	1.25 ± 0.14
M(50-50)	0.99 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.57 ± 0.01	0.04 ± 0.00	0.67 ± 0.02	0.04 ± 0.00	29.25 ± 3.32	2.00 ± 0.29	17.25 ± 1.59	1.25 ± 0.14	42.50 ± 2.31	2.00 ± 0.29
M(75-25)	0.89 ± 0.07	0.04 ± 0.00	0.59 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.63 ± 0.01	0.05 ± 0.01	49.25 ± 20.01	2.25 ± 0.14	22.75 ± 4.76	2.00 ± 0.58	33.50 ± 5.77	1.50 ± 0.29
L(50-50)	0.55 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.59 ± 0.06	0.04 ± 0.01	0.63 ± 0.02	0.04 ± 0.01	80.50 ± 12.41	2.00 ± 0.00	48.75 ± 6.78	2.25 ± 0.72	40.50 ± 5.20	1.75 ± 0.43

Bijlage 2. Vervolg.

	NH_4^+						$NO_3^- - NO_2^-$					
	mei		juli		september		mei		juli		september	
n=2	slib	zand	slib	zand	slib	zand	slib	zand	slib	zand	slib	zand
L. vulgare												
Hh	46.00 ± 6.93	0.50 ± 0.29	34.75 ± 1.59	0.50 ± 0.00	204.00 ± 21.36	6.50 ± 1.44	6.05 ± 0.03	2.10 ± 0.06	5.30 ± 0.40	2.80 ± 0.12	8.40 ± 0.69	3.00 ± 0.58
Mh	48.75 ± 7.07	0	41.50 ± 3.18	0	74.25 ± 9.38	0	8.85 ± 2.22	1.75 ± 0.26	6.50 ± 0.17	2.15 ± 0.20	7.85 ± 1.84	2.20 ± 0.23
Lh	143.25 ± 30.40	1.50 ± 0.58	54.50 ± 8.95	0	56.50 ± 5.49	0	7.95 ± 1.53	1.60 ± 0.29	5.50 ± 0.40	1.85 ± 0.20	20.40 ± 2.66	3.35 ± 0.20
Hl	45.25 ± 0.72	0.25 ± 0.14	50.50 ± 2.31	0	60.50 ± 10.68	0	6.85 ± 0.38	2.00 ± 0.00	4.65 ± 0.09	2.15 ± 0.09	6.55 ± 0.61	2.60 ± 0.23
Ml	50.00 ± 9.82	0	56.00 ± 4.62	0.25 ± 0.14	200.25 ± 57.59	0.25 ± 0.14	5.75 ± 0.43	1.65 ± 0.09	6.00 ± 0.12	2.00 ± 0.00	15.95 ± 2.74	3.45 ± 0.14
Ll	241.00 ± 34.06	0.50 ± 0.00	56.75 ± 1.30	0	56.00 ± 4.62	0.75 ± 0.14	5.30 ± 0.84	2.00 ± 0.12	6.50 ± 0.98	1.80 ± 0.17	22.35 ± 3.26	3.85 ± 0.20
P. maritima												
Hh	49.75 ± 5.34	0	33.90 ± 17.67	0.25 ± 0.14	58.75 ± 0.14	0.50 ± 0.00	7.65 ± 0.26	2.25 ± 0.14	5.00 ± 0.12	2.05 ± 0.03	9.30 ± 0.75	2.15 ± 0.20
Mh	34.25 ± 2.17	0	50.50 ± 6.06	0	102.50 ± 12.41	0	5.55 ± 0.26	1.55 ± 0.03	6.15 ± 0.26	1.75 ± 0.03	10.30 ± 2.02	3.00 ± 0.29
Lh	159.00 ± 48.50	1.75 ± 0.43	59.00 ± 3.46	0.25 ± 0.14	57.00 ± 3.75	1.00 ± 0.29	7.55 ± 0.20	1.45 ± 0.14	5.50 ± 0.29	2.50 ± 0.40	17.20 ± 3.18	3.25 ± 0.03
Hl	51.25 ± 3.90	0	169.00 ± 59.47	0	73.25 ± 18.04	0.75 ± 0.14	6.35 ± 0.55	1.85 ± 0.09	5.30 ± 0.06	1.90 ± 0.06	7.55 ± 0.03	2.60 ± 0.23
Ml	4.20 ± 0.29	0	67.75 ± 2.45	0	163.00 ± 9.82	0.25 ± 0.14	9.85 ± 2.22	1.70 ± 0.06	10.35 ± 1.88	1.70 ± 0.06	17.40 ± 0.06	2.50 ± 0.40
Ll	239.50 ± 34.06	1.25 ± 0.14	40.35 ± 20.01	0	53.75 ± 1.88	0.50 ± 0.00	13.75 ± 4.76	2.10 ± 0.17	6.95 ± 0.14	2.25 ± 0.43	27.85 ± 4.88	3.80 ± 0.00
L. vulgare/P. maritima												
H(50-50)	50.75 ± 4.76	0	46.50 ± 2.60	0.25 ± 0.14	84.50 ± 12.99	0.75 ± 0.14	4.55 ± 0.09	1.65 ± 0.03	5.25 ± 0.32	3.20 ± 0.58	7.05 ± 0.32	2.95 ± 0.03
M(25-75)	58.00 ± 5.77	1.00 ± 0.58	49.50 ± 1.73	0	62.50 ± 1.44	0.50 ± 0.00	4.95 ± 0.26	2.80 ± 0.75	7.10 ± 0.29	2.20 ± 0.23	6.90 ± 0.17	3.50 ± 0.29
M(50-50)	54.75 ± 0.72	0	50.75 ± 9.96	0	193.50 ± 10.68	0.25 ± 0.14	5.55 ± 0.03	1.55 ± 0.03	6.50 ± 0.46	1.90 ± 0.12	9.80 ± 0.69	3.25 ± 0.14
M(75-25)	42.00 ± 4.62	3.00 ± 1.73	43.00 ± 1.73	0	92.75 ± 12.27	0.70 ± 0.40	6.90 ± 0.52	1.80 ± 0.17	5.35 ± 0.20	2.10 ± 0.06	7.70 ± 0.23	3.30 ± 0.12
L(50-50)	225.50 ± 28.00	2.75 ± 1.30	57.00 ± 11.55	0.25 ± 0.14	55.25 ± 4.76	1.00 ± 0.00	17.25 ± 5.92	2.20 ± 0.00	6.80 ± 0.40	2.55 ± 0.03	26.90 ± 3.41	16.25 ± 0.72

Bijlage 2. Vervolg. Het vochtpercentage in de slib- (0-5 cm) en zandlaag (10-15 cm).

	vochtpercentage					
	mei		juli		september	
n=4	slib	zand	slib	zand	slib	zand
L. vulgare						
Hh	55.17 ± 11.23	18.59 ± 0.56	67.81 ± 0.63	19.57 ± 0.59	70.90 ± 0.57	20.16 ± 0.29
Mh	63.78 ± 0.95	19.26 ± 0.25	67.75 ± 0.46	19.23 ± 0.16	69.53 ± 0.93	18.92 ± 0.26
Lh	68.30 ± 0.71	22.32 ± 1.00	68.40 ± 0.41	19.09 ± 0.43	69.73 ± 0.25	19.33 ± 0.39
Hl	65.57 ± 0.85	18.82 ± 0.23	69.35 ± 0.89	19.52 ± 0.35	68.99 ± 0.95	19.51 ± 0.57
Ml	64.26 ± 1.12	19.10 ± 0.33	68.29 ± 0.54	19.45 ± 0.18	69.31 ± 0.65	19.37 ± 0.13
Ll	69.92 ± 0.64	20.04 ± 0.18	67.51 ± 0.46	19.48 ± 0.29	68.55 ± 1.23	19.52 ± 0.27
P. maritima						
Hh	65.09 ± 3.53	19.34 ± 0.48	70.51 ± 0.26	19.45 ± 0.13	70.67 ± 0.80	20.67 ± 0.16
Mh	64.23 ± 1.35	19.27 ± 0.20	68.41 ± 0.37	19.36 ± 0.18	69.75 ± 0.40	19.37 ± 0.21
Lh	69.86 ± 1.84	21.24 ± 1.16	67.66 ± 0.24	19.20 ± 0.57	70.22 ± 0.59	20.53 ± 0.30
Hl	65.89 ± 0.35	19.28 ± 0.62	69.60 ± 0.55	19.51 ± 0.09	69.37 ± 1.38	19.54 ± 0.28
Ml	63.02 ± 0.69	21.93 ± 2.87	69.25 ± 0.51	19.61 ± 0.19	69.81 ± 0.47	18.81 ± 0.25
Ll	71.82 ± 1.08	25.19 ± 3.59	67.76 ± 0.70	19.43 ± 0.10	68.06 ± 0.58	19.38 ± 0.52
L. vulgare/P. maritima						
H(50-50)	66.35 ± 0.92	19.01 ± 0.22	70.07 ± 0.46	19.30 ± 0.32	71.23 ± 0.51	19.54 ± 0.27
M(25-75)	64.90 ± 0.37	19.83 ± 0.25	68.66 ± 0.55	19.33 ± 0.19	62.84 ± 1.59	19.20 ± 0.37
M(50-50)	66.70 ± 0.43	19.77 ± 0.16	68.47 ± 0.25	20.34 ± 0.09	69.01 ± 0.34	19.81 ± 0.26
M(75-25)	66.03 ± 0.66	20.03 ± 0.38	68.54 ± 0.53	19.11 ± 0.49	62.89 ± 2.64	20.01 ± 0.08
L(50-50)	69.35 ± 0.96	21.77 ± 1.05	66.77 ± 2.25	19.09 ± 0.30	68.12 ± 0.68	19.06 ± 0.16

Bijlage 3. Transekt 18, aangelegde proefvlakken. Resultaten van de variantie-analyse en de Student-Newman-Keuls toets (SNK) van enkele milieu- en bodemfaktoren bij verschillende dichtheden in mono- en mengkultuur van L. vulgare en P. maritima in de sociatie met P. maritima (H), het PL (M) en de sociatie met L. vulgare (L) op drie verschillende tijdstippen (mei (1), juli (2), september (3) 1980).

L. vulgare																																
eigenschappen	hoogte	P	sliblaagdikte	P	Na^+ slib	P	Na^+ zand	P	Cl^- slib	P	Cl^- zand	P	K^+ slib	P	K^+ zand	P	PO_4^{3-} slib	P	PO_4^{3-} zand	P	NH_4^+ slib	P	NH_4^+ zand	P	NO_3^--NO_2^- slib	P	NO_3^--NO_2^- zand	P	vocht (0-5 cm)	P	vocht (10-15 cm)	P
hoofdeffekten																																
hoogte (h)	H > M > L	≤0.1	H > M > L	1-2.5	H < M > L	≤0.1	H > M < L	≤0.1	H < M > L	≤0.1	H = M < L	2.5-5	H < M > L	≤0.1	H > M < L	0.1-1	H > M < L	≤0.1	H > M > L	0.1-1	H > M < L	>25	H > M < L	1-2.5	H < M < L	≤0.1	H > M < L	5-10		>25	H < M < L	5-10
tijd (t)		>25	1 > 2 < 3	≤0.1	1 > 2 < 3	≤0.1		>25	1 > 2 < 3	≤0.1	1 > 2 < 3	5-10	1 > 2 < 3	≤0.1	1 > 2 < 3	2.5-5	1 > 2 < 3	≤0.1	1 > 2 > 3	≤0.1	1 > 2 < 3	≤0.1	1 > 2 < 3	≤0.1	1 > 2 < 3	≤0.1	1 < 2 < 3	≤0.1	1 < 2 < 3	≤0.1	1 > 2 < 3	1-2.5
mono-meng (m)		>25		10-25		10-25		>25		>25	mo < me	1-2.5		10-25	mo > me	1-2.5	mo < me	≤0.1		>25	mo < me	0.1-1		10-25	mo ≤ me	2.5-5	mo < me	2.5-5		10-25		>25
interakties																																
h x t		>25		≤0.1		≤0.1		1-2.5		≤0.1		10-25		≤0.1		1-2.5		≤0.1		≤0.1		≤0.1		≤0.1		0.1-1		0.1-1		1-2.5		≤0.1
h x m		10-25		1-2.5		>25		>25		> 25		10-25		≤0.1		1-2.5		>25		≤0.1		≤0.1		≤0.1		≤0.1		10-25		5-10		5-10
t x m		>25		10-25		>25		>25		>25		5-10		10-25		>25		10-25		>25		0.1-1		1-2.5		>25		10-25		2.5-5		>25
h x t x m		>25		>25		>25		>25		>25		10-25		>25		10-25		1-2.5		>25		≤0.1		≤0.1		2.5-5		5-10		>25		>25
SNK-toets																																
hoogte	H > M	1	H > M	10	H < M	>10	H > M	10	H < M	10			H < M	>10	H > M	1	H > M	5	H > M	1			H > M	5	H < M	1	H > M	10			H < M	>10
	H > L	1	H > L	5	H > L	1	H < L	1	H > L	1	H < L	5	H > L	1	H < L	>10	H < L	1	H > L	1			H > L	>10	H < L	1	H > L	>10			H < L	10
	M > L	1	M > L	10	M > L	1	M < L	1	M > L	1			M > L	1	M < L	1	M < L	1	M > L	>10			M < L	5	M < L	1	M < L	10			M < L	10
tijd			1 > 2	1	1 > 2	1			1 > 2	1	1 > 2	>10	1 > 2	1	1 > 2	>10	1 > 2	1	1 > 2	1	1 > 2	1	1 > 2	1	1 > 2	>10	1 < 2	1	1 < 2	5	1 > 2	5
			1 > 3	1	1 > 3	1			1 > 3	1	1 > 3	10	1 > 3	1	1 < 3	5	1 > 3	1	1 > 3	1	1 < 3	5	1 < 3	1	1 < 3	1	1 < 3	1	1 < 3	1	1 > 3	5
			2 < 3	1	2 < 3	10			2 < 3	1	2 < 3	10	2 < 3	1	2 < 3	5	2 < 3	1	2 > 3	>10	2 < 3	1	2 < 3	1	2 < 3	1	2 < 3	1	2 < 3	5	2 < 3	>10
P. maritima																																
hoofdeffekten																																
hoogte (h)	H > M > L	≤0.1		>25	H < M > L	≤0.1	H > M < L	0.1-1	H < M > L	≤0.1	H > M < L	>25	H > M > L	≤0.1	H > M < L	≤0.1	H > M < L	≤0.1	H > M > L	0.1-1	H < M < L	≤0.1	H > M < L	0.1-1	H < M < L	≤0.1	H > M < L	0.1-1	H > M < L	5-10	H < M < L	1-2.5
tijd (t)		>25	1 > 2 < 3	≤0.1	1 > 2 < 3	≤0.1		>25	1 > 2 < 3	≤0.1	1 < 2 < 3	2.5-5	1 > 2 < 3	≤0.1	1 < 2 < 3	1-2.5	1 > 2 < 3	≤0.1	1 > 2 < 3	5-10	1 > 2 < 3	≤0.1	1 > 2 < 3	≤0.1	1 > 2 < 3	≤0.1	1 < 2 > 3	≤0.1	1 < 2 < 3	0.1-1	1 > 2 < 3	2.5-5
mono-meng (m)	mo < me	≤0.1		>25		>25		>25		> 25		10-25		10-25	mo > me	≤0.1	mo < me	≤0.1		>25	mo < me	1-2.5		>25	mo < me	10-25	mo < me	≤0.1		>25		> 25
interakties																																
h x t		> 25		≤0.1		≤0.1		5-10		≤0.1		10-25		≤0.1		≤0.1		≤0.1		>25		≤0.1		≤0.1		≤0.1		≤0.1		1-2.5		≤0.1
h x m		>25		>25		1-2.5		>25		2.5-5		0.1-1		0.1-1		5-10		10-25		0.1-1		>25		>25		>25		>25		>25		10-25
t x m		>25		>25		10-25		10-25		>25		5-10		10-25		5-10		>25		2.5-5		>25		>25		>25		10-25		>25		10-25
h x t x m		>25		5-10		≤0.1		>25		≤0.1		≤0.1		1-2.5		>25		≤0.1		≤0.1		10-25		>25		>25		0.1-1		>25		> 25
SNK-toets																																
hoogte	H > M	1			H < M	>10	H > M	1	H < M	>10			H > M	>10	H > M	1	H > M	5	H > M	5	H < M	1	H > M	>10	H < M	>10	H > M	5	H > M	10	H < M	>10
	H > L	1			H > L	1	H < L	>10	H > L	1			H > L	1	H > L	10	H < L	1	H > L	1	H < L	1	H < L	1	H < L	1	H < L	5	H > L	>10	H < L	5
	M > L	1			M > L	1	M < L	1	M > L	1			M > L	1	M < L	1	M < L	1	M > L	10	M < L	1	M < L	1	M < L	1	M < L	1	M < L	10	M < L	5
tijd			1 > 2	1	1 > 2	1			1 > 2	1	1 < 2	>10	1 > 2	1	1 < 2	10	1 > 2	1	1 > 2	10	1 > 2	1	1 > 2	1	1 > 2	5	1 < 2	1	1 < 2	5	1 > 2	5
			1 > 3	1	1 > 3	1			1 > 3	1	1 < 3	5	1 > 3	1	1 < 3	5	1 > 3	1	1 > 3	10	1 > 3	10	1 > 3	10	1 < 3	1	1 < 3	5	1 < 3	1	1 < 3	>10
			2 < 3	5	2 < 3	5			2 < 3	1	2 < 3	10	2 < 3	1	2 < 3	>10	2 < 3	1	2 < 3	>10	2 < 3	1	2 < 3	1	2 < 3	1	2 > 3	5	2 < 3	>10	2 < 3	>10

INTERAKTIES TUSSEN LIMONIUM VULGARE MILL. EN PLANTAGO MARITIMA L. ONDER VERSCHILLENDE MILIEU-OMSTANDIGHEDEN OP DRIE VERSCHILLENDE PLAATSEN OP DE BOSCHPLAAT OP TERSCHELLING

door

Aart Beeftink

Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenoecologie en Onkruidkunde, Landbouwhogeschool Wageningen
Vakgroep Theoretische Teeltkunde, Landbouwhogeschool Wageningen

Wageningen 1982

1.2.2. De ontwikkeling van de vegetatie van de transekten 10 en 18 op de Boschplaat gedurende de afgelopen 30 jaar.

De transekten 10 en 18 zijn verdeeld in permanente kwadraten die overeenkomen met de grenzen (zonatie) tussen de plantengemeenschappen in 1953. In de jaren vijftig zijn deze kwadraten een aantal keer opgenomen, evenals in de jaren zestig. Daarna alleen nog in 1979.
Grofweg komen in het lagere gedeelte van transekt 10 plantengemeenschappen voor als het Halimionetum portulacoidis (Hp), het Artemisietum maritimae (Am) en het Plantagini-Limonietum (PL), terwijl in het hoger gelegen deel het Armerio-Festucetum (AF) voorkomt. In het lagere deel van transekt 18 bevindt zich het PL, in het hogere deel het AF en het Juncetum gerardii (Jg). Voor een beschrijving van de synoecologie van vegetatietypen op de Boschplaat wordt verwezen naar bijlage 1.
Uit de opnamen van de afgelopen 30 jaar, aangevuld met literatuurgegevens, komt het volgende beeld naar voren van de vegetatie-ontwikkeling en de suksessiereeksen in de transekten, afhankelijk van de hoogte boven NAP in samenhang met de slibfraktie van de bodem (fig. 1.1; schema Don et al., 1981)

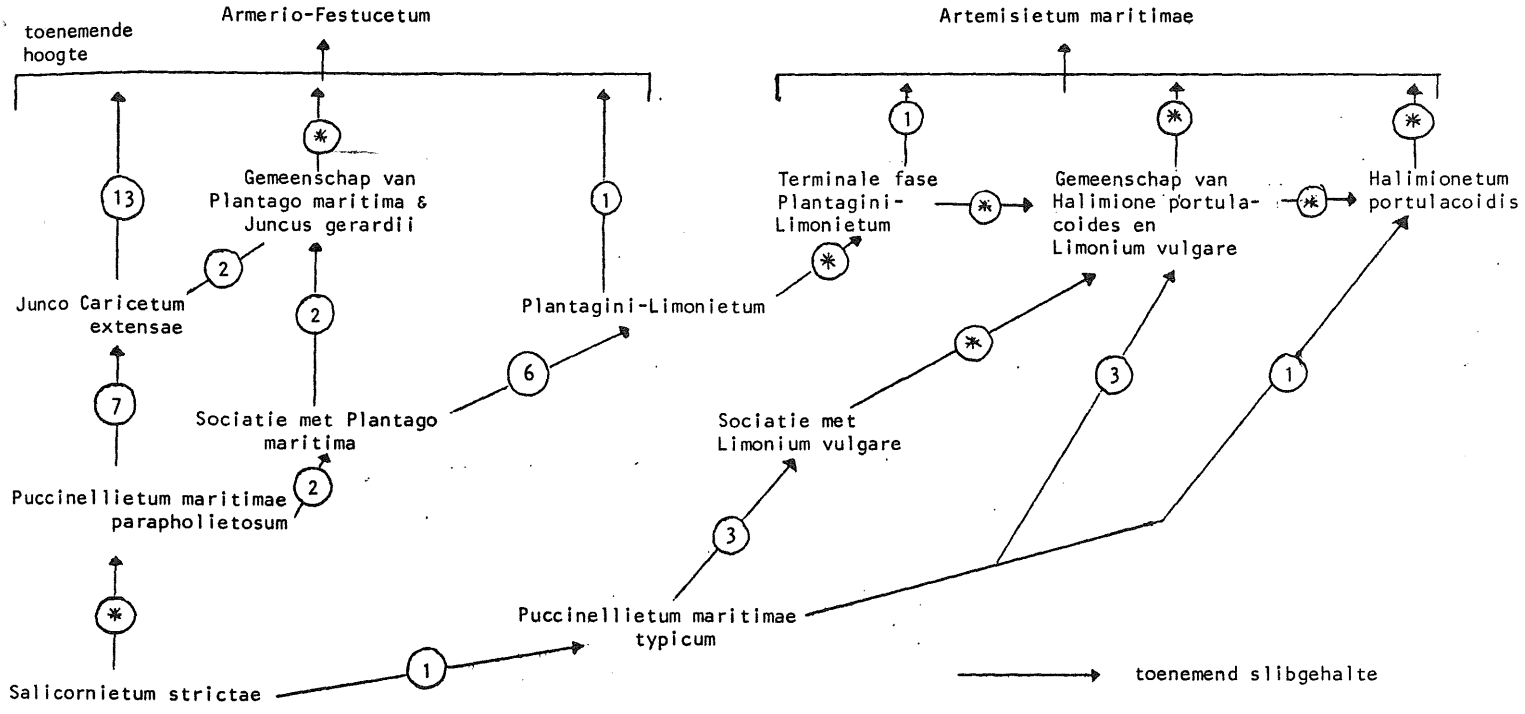



Fig. 1.1 *Successieschema van de verschillende vegetatietypen.*
(3) = aantal maal dat deze overgang heeft plaatsgevonden
(*) = niet waargenomen overgang, maar wel te verwachten