

OVER CONCURRENTIE

with summary

C. T. DE WIT en G. C. ENNIK

INLEIDING

De kennis van de omstandigheden, waaronder witte klaver zich in grasland kan handhaven, is erg onvolledig en het blijkt meer en meer, dat proeven onder praktijkomstandigheden het inzicht weinig kunnen verdiepen.

De resultaten van veldproeven zijn moeilijk te interpreteren, omdat veel factoren van invloed zijn, de verschillen in het weer van jaar tot jaar groot zijn en vooral omdat er geen goede maat bekend is voor de „onderlinge concurrentie” van grassen en klavers. Een goede maat voor de „onderlinge concurrentie” van grassen en klavers kan alleen gevonden worden met behulp van daarvoor geschikte proeven, en deze proeven kunnen alleen aangelegd worden, wanneer er enig idee bestaat over de wijze waarop de „onderlinge concurrentie” gemeten kan worden.

Om deze vicieuze cirkel te doorbreken zijn door ons de resultaten van proeven met organismen waarbij de wisselwerking minder ingewikkeld is dan bij gras en klaver, bestudeerd met het doel te komen tot een karakteristiek van de „onderlinge concurrentie”. Deze resultaten betreffen voornamelijk veldproeven met mengsels van haver en gerst (VAN DOBBEN (1, 2, 3, archief)) en laboratoriumproeven van PARK (7) met mengsels van twee soorten meeltorren.

De door ons verkregen uitkomsten verdiepen niet alleen het inzicht in de concurrentie tussen gras en klaver, maar ook in vele andere vormen van concurrentie; het blijkt zelfs mogelijk standruimteproeven te interpreteren als concurrentieproeven.

EEN GRAFISCHE VOORSTELLING VAN DE RESULTATEN VAN MENGTEELT

In de jaren 1951–1954 werd volgens ontwerp van VAN DOBBEN door de Rijkslandbouwoverheidsdienst een 33-tal veldproeven op zandgrond aangelegd, waarop gerst en haver in verschillende verhoudingen werden uitgezaaid. Het aantal uitgezaaide gerstkorrels uitgedrukt als fractie van het totaal aantal korrels bedroeg $0, \frac{1}{3}, \frac{1}{2}, \frac{2}{3}$ en 1. Het aantal haverkorrels als fractie van het totaal aantal bedroeg in dezelfde volgorde dus $1, \frac{2}{3}, \frac{1}{2}, \frac{1}{3}$ en 0. Van het oogstprodukt zijn naast het totaal korrelgewicht tevens de fracties en het duizendkorrelgewicht van haver en gerst bepaald. Voorlopig beperken we onze beschouwingen tot het hieruit berekende aantal geoogste korrels per hectare.

De resultaten van proef MB 22–1952 zijn samengevat in fig. 1a. Langs de horizontale as staat hier het aantal gerstkorrels in het zaaizaad als fractie (z_g) van het totaal aantal korrels en langs de verticale as het aantal korrels van gerst (O_g) en haver (O_h) per hectare in de oogst.

Bij een gerstfractie van 0,2 in het zaaizaad was de gerstoogst $22 \cdot 10^6$ korrels/ha en de haver oogst $56 \cdot 10^6$ korrels/ha. De fractie gerstkorrels in het oogstprodukt bedroeg dus $22/(56 + 22) = 0,28$. Bij uitzaai van 0, 40, 60, 80 en 100 % gerst bedroeg het percentage gerstkorrels in de oogst 0, 53, 72, 87 en 100 %.

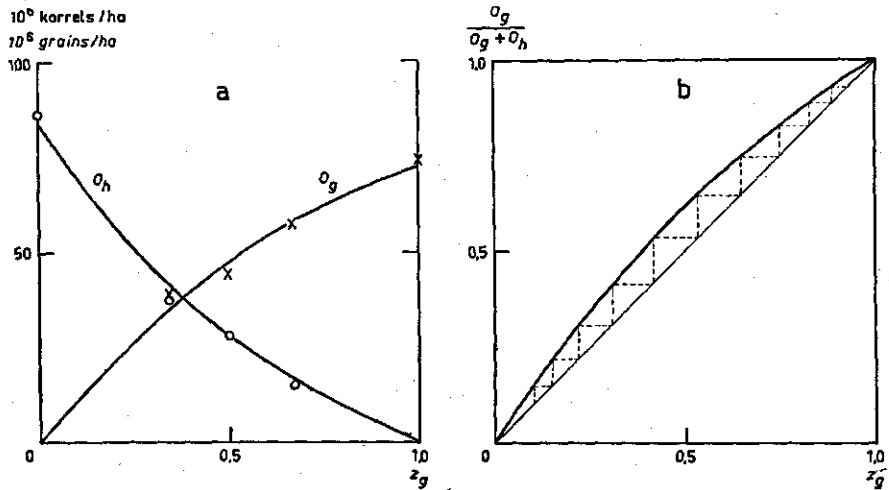


Fig. 1. Resultaat van proef MB 22-1952 met gerst-havermengsels.

z_g = aantal gerstkorrels in het zaadmengsel als fractie van het totaal aantal korrels.

O_g = opbrengst gerst in aantal korrels per ha.

O_h = opbrengst haver in aantal korrels per ha.

Result of experiment MB 22-1952 with barley-oats mixtures.

z_g = number of barley grains in seed mixture, expressed as a fraction of the total number of grains.

O_g = yield of barley in number of grains per ha.

O_h = yield of oats in number of grains per ha.

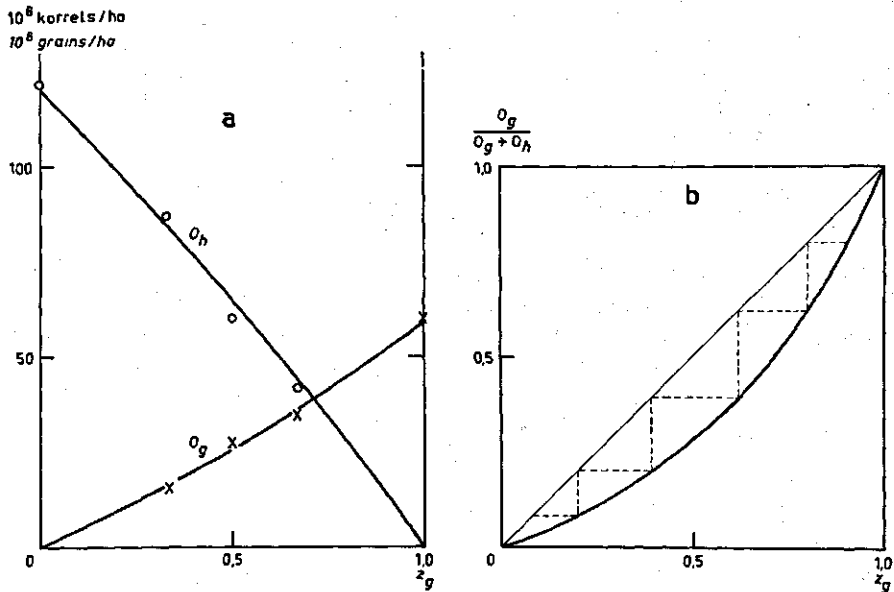


Fig. 2. Resultaat van proef WD 172-1952 met gerst-havermengsels.

z_g = aantal gerstkorrels in het zaadmengsel als fractie van het totaal aantal korrels.

O_g = opbrengst gerst in aantal korrels per ha.

O_h = opbrengst haver in aantal korrels per ha.

Result of experiment WD 172-1952 with barley-oats mixtures.

z_g = number of barley grains in seed mixture, expressed as a fraction of the total number of grains.

O_g = yield of barley in number of grains per ha.

O_h = yield of oats in number of grains per ha.

Dit resultaat kan uitgezet worden als in fig. 1b met langs de horizontale as de fractie gerstkorrels in het zaaizaad (z_g) en langs de verticale as de fractie gerstkorrels in de oogst ($O_g/(O_g + O_h)$). De zo verkregen lijn noemen we de verhoudingslijn.

De resultaten van proef WD 172-1952 zijn op overeenkomstige wijze uitgezet in fig. 2. Dezelfde wijze van uitzetten van resultaten, maar zonder de voorafgaande vereffening als in fig. 1a en 2a, is toegepast door KLAGES (6).

DE CONCURRENTIE TUSSEN HAVER EN GERST

Wanneer de fractie gerstkorrels in zaaizaad en oogstprodukt gelijk is, treedt er – hoe vaak met het oogstprodukt als uitgangspunt de proef onder dezelfde omstandigheden ook herhaald wordt – geen verschuiving in de haver-gerstverhouding op. In dat geval zijn de gewassen aan elkaar gewaagd. In de figuren 1b en 2b valt het daarop betrekking hebbende punt van de verhoudingslijn dan op de rechte lijn die de hoekpunten links onder en rechts boven in de grafiek verbindt.

Wanneer, zoals in fig. 1b, de verhoudingslijn boven de 45 graden lijn ligt, is het percentage gerst in de oogst groter dan in het zaaizaad en wordt de haver door de gerst verdrongen. In fig. 2b is het omgekeerde het geval.

Men kan zich afvragen hoeveel generaties er nodig zijn om te komen van een mengsel dat 10 % gerst bevat tot een mengsel dat 90 % gerst bevat, onder de omstandigheden waarin de resultaten van fig. 1 verkregen zijn. Dit aantal generaties kan gemakkelijk in fig. 1b afgelezen worden. Bij zaaien van een mengsel met 10 % gerst wordt een mengsel met 15 % gerst geoogst, bij uitzaaien hiervan wordt een mengsel met 22 % gerst geoogst; het enige wat we te doen hebben is de aangegeven trapjesfiguur te tekenen en het aantal treden te tellen. In het geval van fig. 1 zijn er 10 generaties nodig om te komen van een mengsel met 10 % gerst tot een mengsel dat minstens 90 % gerst bevat. Het is duidelijk, dat er – althans in theorie – een oneindig aantal generaties nodig is om tot een mengsel zonder gerst te komen. In het geval van fig. 2 zijn er 5 generaties nodig om van een mengsel met 90 % gerst te komen tot een mengsel met op zijn hoogst 10 % gerst.

Het op deze wijze bepaalde aantal generaties is een maat, maar zoals blijken zal niet de beste, om de concurrentie te karakteriseren.

DE CONCURRENTIE TUSSEN *Tribolium confusum* EN *T. castaneum*

In de voorgaande paragraaf werden de met één enkele generatie uitgevoerde proeven gebruikt voor een voorspelling van het resultaat van de concurrentie na een zeker aantal generaties. In principe is het mogelijk deze voorspelling te toetsen door gedurende een jaar of tien van de in de zomer verkregen oogst het volgend jaar een deel uit te zaaien. Dit is niet gebeurd, en alleen al vanwege de benodigde tijd ook vrijwel onuitvoerbaar. Dergelijke proeven zijn echter wel uitgevoerd door PARK (7) met een mengsel van insecten die een veel kortere ontwikkelingsperiode hebben.

PARK's proeftechniek was als volgt. Acht gram meel werd geënt met vier meel-torren van de soort *Tribolium confusum* en vier van de soort *T. castaneum*, beide in een 1:1 geslachtsverhouding. Na dertig dagen werd het meel gezeefd en onder meer het aantal torren van beide soorten geteld. Al het levende materiaal, bestaande uit eieren, larven, poppen en torren, werd opnieuw gemengd met acht gram meel en na dertig dagen werd dezelfde wijze van werken herhaald en zo gedurende meer dan 700 dagen. De proeven werden uitgevoerd bij verschillende temperaturen en vochtigheden, zodanig dat monsters van éénzelfde reeks steeds onder gelijke omstandigheden bewaard werden.

Het aantal *T. confusum*-torren in procenten van het totaal aantal bij de n de telling kan nu vergeleken worden met dit aantal bij de $(n+1)$ de telling in een grafiek als die

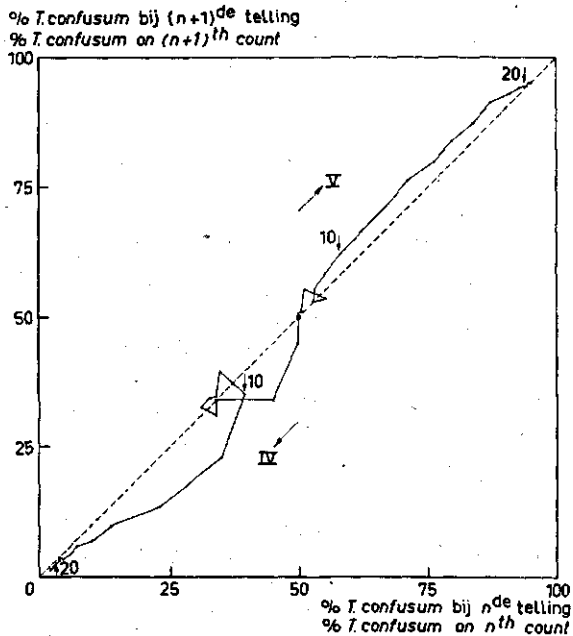


Fig. 3.

Het verband tussen het aantal *Tribolium confusum* bij de n de en de $(n+1)$ de telling, uitgedrukt in procenten van het totaal aantal torren in een mengsel van *T. confusum* en *T. castaneum*.

Behandeling IV: normale temperatuur en droog.

Behandeling V: koud en vochtig.

*The relation between the number of Tribolium confusum at the n th and the $(n+1)$ th count, expressed as a percentage of the total number of beetles in a mixture of *T. confusum* and *T. castaneum*.*

Treatment IV: normal temperature and dry.

Treatment V: cold and humid.

van de figuren 1b en 2b. Dit is gedaan in figuur 3 voor één reeks van behandeling V (koud en vochtig) en één van behandeling IV (normale temperatuur en droog). Het uitgangsperscentage van *T. confusum* bedraagt in beide gevallen 50%, zodat de verhoudingen voor elke behandeling maar de helft van het gehele traject kunnen beslaan.

Bij behandeling V was gedurende de eerste drie tellingen de bevolkingsdichtheid niet zo groot dat van concurrentie sprake kon zijn. Na korte tijd verkreeg echter *T. confusum* de overhand, zodat na een twintigtal tellingen of ongeveer 600 dagen *T. castaneum* bijna geheel verdwenen was. De waarnemingen in de grafiek zijn verbonden door rechte lijnstukken om de opeenvolging van tellingen aan te geven. Hoewel de onregelmatigheden omstreeks de vijfde en de twintigste telling te groot zijn voor een vereffening, blijkt dat het verloop van de lijn een goede overeenkomst vertoont met soortgelijke lijnen voor haver-gerstmengsels.

De resultaten bij behandeling IV zijn anders. Hier verdwijnt *T. confusum* en, afgezien van de onregelmatigheden bij de vierde tot de tiende telling, met grote snelheid. Na de tiende telling is de vorm van de lijn weer normaal.

De onregelmatigheid is een gevolg van het feit, dat het niet mogelijk bleek in de broedstoven gedurende de zomermaanden een droge atmosfeer in stand te houden. Het onregelmatige verloop van de lijn voor behandeling IV is dus een gevolg van systematische verschillen in het milieu gedurende de proef. Hetzelfde is vermoedelijk het geval voor de onregelmatigheden in de lijn voor behandeling V. Het is te verwachten, dat PARK regelmatigere en gemakkelijker interpreteerbare uitkomsten verkregen zou hebben wanneer hij was uitgegaan van verschillende mengverhoudingen van *T. castaneum* en *T. confusum*, in aantallen groot genoeg om concurrentie mogelijk te maken. Reeds na enkele tellingen hadden dan volledige verhoudingslijnen samengesteld kunnen worden, welke zouden gelden voor de omstandigheden waaronder de proef werd genomen.

Bij bestudering van de concurrentie tussen verschillende gewassen is het in veel gevallen moeilijk, zo niet onmogelijk, de groeiomstandigheden voor opeenvolgende

generaties gelijk te houden. Hierom, en ter vermindering van lange proefperioden, zal het noodzakelijk zijn verhoudingslijnen vast te leggen door proeven met verschillende mengverhoudingen van plantesoorten, welke slechts gedurende één generatie of groei-seizoen worden aangehouden.

EEN ANALOGIE MET DE DESTILLATIE VAN VLOEISTOFFEN

De verhoudingslijnen in de figuren 1b en 2b en de gevolgde werkwijze voor het bepalen van het aantal generaties nodig voor het verkrijgen van een bepaalde korrelverhouding doen denken aan analoge voorstellingswijzen, welke gebruikt worden voor de kwantitatieve beschrijving van de destillatie van een mengsel van twee vloeistoffen (verg. PERRY (8)).

In de destillatietheorie is het invoeren van de relatieve vluchtigheid van een component van een mengsel uitermate vruchtbaar gebleken, vooral bij het bestuderen van mengsels van meer dan twee componenten. De reden hiervan is, dat de relatieve vluchtigheid in veel gevallen bij benadering onafhankelijk gebleken is van de mengverhouding van de stoffen.

Bij de bestudering van de concurrentie kan een analoog getal ingevoerd worden, dat de beschouwingen eveneens aanmerkelijk vereenvoudigt; dit getal zullen we de relatieve vermenigvuldiging noemen.

Het komt voor, dat bij een bepaalde mengverhouding van twee vloeistoffen de samenstelling van de damp gelijk is aan die van de vloeistof; het is niet mogelijk een dergelijk mengsel te scheiden in zijn componenten door een eenvoudige destillatie.

Dergelijke „asiotropische punten” kunnen in principe ook voorkomen bij mengsels van twee plantesoorten; het is dan niet mogelijk door herhaald verbouwen één plantesoort te doen verdwijnen.

EEN WISKUNDIG MODEL

Het aantal gerstkorrels in de zaaizaadhoeveelheid per hectare noemen we Z_g en het aantal haverkorrels Z_h . We nemen aan, dat $Z_g + Z_h$ groot genoeg is voor het verkrijgen van een normaal gewas. De fractie gerstkorrels in het zaaizaad stellen we voor door het symbool z_g en de fractie haverkorrels door z_h ; z_g en z_h zijn dus samen 1.

Wanneer de uit de korrels opgroeiende haver- en gerstplanten gemiddeld in gelijke mate beslag zouden leggen op de beschikbare ruimte, zou het deel van de ruimte, dat ingenomen wordt door gerst, gelijk zijn aan z_g en dat door haver gelijk aan z_h . (*Opm. bij corr.*: Deze veronderstelling is analoog met de veronderstelling uit de populatiegenetica dat de adaptieve waarde onafhankelijk is van de mengverhouding.) Meer waarschijnlijk is de veronderstelling, dat één van de plantesoorten meer ruimte inneemt dan overeenkomt met zijn zaaizaadfractie. Wanneer we aannemen dat een gerstplant omringd door haverplanten k_{gh} maal zo veel ruimte in beslag neemt als een haverplant of – wat hetzelfde is – een haverplant omringd door gerstplanten k_{gh} maal zo weinig ruimte als een gerstplant, wordt het deel van de ruimte dat door gerst, respectievelijk haver wordt ingenomen, gelijk aan

$$\frac{k_{gh} z_g}{k_{gh} z_g + z_h} = \frac{z_h}{k_{gh} z_g + z_h} \quad (1)$$

Het getal k_{gh} noemen we de verdringingsfactor van gerst in een gerst-havermengsel. De verdringingsfactor van haver k_{hg} in een gerst-havermengsel is gelijk aan $1/k_{gh}$.

We veronderstellen nu verder dat het aantal korrels per hectare, dat de plantesoort opbrengt, evenredig is met het deel van de ruimte dat door deze plantesoort wordt ingenomen of dat

$$O_g = G \frac{k_{gh} z_g}{k_{gh} z_g + z_h}, \quad O_h = H \frac{z_h}{k_{gh} z_g + z_h} \quad (2)$$

waarin O_g en O_h de korrelopbrengsten van gerst en haver in het mengsel voorstellen, en G en H constanten zijn, die hier numeriek gelijk zijn aan het aantal gerst-, respectievelijk haverkorrels in de oogst bij monocultuur.

Bij $k = 1$ zouden O_g en O_h beide evenredig zijn met de fracties gerst en haver in het zaaizaad. Uit het krom zijn van de lijnen die in fig. 1a en 2a het verband tussen zaadfractie en opbrengst aangeven, blijkt dat k hier niet gelijk is aan 1. Het is gemakkelijk in te zien, dat in fig. 1a k_{gh} gróter dan 1 is en in fig. 2a kleiner dan 1. Hoeveel groter of kleiner kan gevonden worden door voor k_{gh} geschatte waarden in te vullen en als nieuwe variabele in te voeren $k_{gh} z_g / (k_{gh} z_g + z_h)$. De juiste waarde van k_{gh} is dan die waarbij het verband tussen de opbrengsten van gerst en haver en deze nieuwe variabele rechtlijnig is. Het heeft geen zin voor k waarden te proberen, die dichter bij elkaar liggen dan de waarden $\dots; 1,4; 1,2; 1; 1/1,2; 1/1,4; \dots$. De waarde van k kan ook gevonden worden door $1/O_g$ en $1/O_h$ uit te zetten tegen respectievelijk z_g/z_h en z_h/z_g (vergelijk ook blz. 70). Het blijkt dat voor de proef van fig. 1a k_{gh} gelijk is aan 2 en voor de proef van fig. 2a gelijk aan $1/1,2 = 0,83$.

De lijnen in de figuren 1a en 2a zijn niet op het oog getrokken, maar voldoen aan de vergelijkingen (2) met voor k_{gh} de waarde 2, respectievelijk 0,83.

Het blijkt dat in circa 26 van de 33 gevallen de berekende lijnen even goed aansluiten bij de waarnemingen als in fig. 1 en 2; op de zeven overige gevallen – waar de systematische afwijkingen trouwens klein zijn – zal later ingegaan worden.

Het hier gekozen model van de concurrentie tussen haver en gerst is dus in overeenstemming met de werkelijkheid.

De totale opbrengst in aantallen korrels per hectare is gelijk aan

$$O_g + O_h = \frac{G k_{gh} z_g + H z_h}{k_{gh} z_g + z_h} \quad (3)$$

Differentiatie naar z_g leert dat

$$d(O_g + O_h) = \frac{k_{gh}(G - H)}{[(k_{gh} - 1)z_g + 1]^2} dz_g \quad (4)$$

Wanneer $G - H$ groter dan 0 is neemt $O_g + O_h$ toe met toenemende waarde van z_g en wanneer $G - H$ kleiner dan 0 is neemt $O_g + O_h$ af met toenemende waarde van z_g en dit voor elke waarde van k_{gh} en z_g .

We kunnen ook de grootte van de oogst van een mengcultuur vergelijken met de grootte van de oogst van dezelfde samenstelling, verkregen door op een gedeelte van het veld haver te zaaien en op een ander gedeelte gerst. Uit een bewerking blijkt dat de grootte van de oogst in beide gevallen gelijk is aan

$$O_g + O_h = \frac{G H}{G o_h + H o_g} \quad (5)$$

waarin o_g de fractie gerstkorrels en o_h de fractie haverkorrels in het oogstprodukt voorstelt.

Deze conclusie geldt op een kleine maar systematische afwijking na ook voor de gewichts- en de voederwaardeopbrengsten.

Voor het verkrijgen van een zo hoog mogelijke opbrengst zou dus, hetzij alleen haver (bij $H > G$), hetzij alleen gerst (bij $G > H$) verbouwd moeten worden. Verbouw van gerst alléén kan op moeilijkheden stuiten door het legren. Wanneer in dat geval haver door gerst gemengd wordt, blijft het gerststro rechterop staan en wordt het oogsten aanmerkelijk vergemakkelijkt. Dit is dan ook de voornaamste reden voor het toepassen van mengcultuur. Een andere reden kan zijn, dat van tevoren niet bekend

is of gerst of haver de hoogste opbrengst zal geven.

We noemden het bestaan van een kleine, maar systematische afwijking bij het werken met gewichten. Het is gebleken, dat door het eerder afrijpen van gerst de korrelvulling van haver tussen gerst beter is dan van haver in monocultuur. Dit heeft tot gevolg, dat bij mengcultuur de totale oogst in kilogrammen enkele procenten hoger is dan de oogst, welke met vergelijking (5) uit de monoculturen berekend wordt.

Wanneer er een vruchtbaarheidsverloop op de akker bestaat, hetwelk gerst en haver ongelijk beïnvloedt, is de opbrengst van mengcultuur ook iets groter dan de met formule (5) uit de monoculturen berekende opbrengst, omdat in dat geval de samenstelling van het gewas op de verschillende delen van de akker zich aanpast bij het verloop van de vruchtbaarheid. Dit effect, waar we later nog op terugkomen, is natuurlijk alleen van belang wanneer de akker erg onregelmatig is, zoals bijvoorbeeld het geval is in sommige delen van Jutland, waar mengcultuur toegepast wordt (11).

DE RELATIEVE VERMENIGVULDIGING

De verhoudingen

$$v_g = O_g/Z_g \text{ en } v_h = O_h/Z_h \quad (6)$$

noemen we respectievelijk de vermenigvuldiging van gerst en de vermenigvuldiging van haver. De relatieve vermenigvuldiging van gerst in een gerst-havermengsel (α_{gh}) definiëren we nu als volgt:

$$\alpha_{gh} = \frac{v_g}{v_h} = \frac{O_g/Z_g}{O_h/Z_h} = \frac{O_g/O_h}{Z_g/Z_h} = \frac{o_g/o_h}{z_g/z_h} = \frac{o_g/z_g}{o_h/z_h} \quad (7)$$

een definitie die analoog is aan die van de relatieve vluchtigheid van een component in een binair mengsel.

De relatieve vermenigvuldiging van haver in een gerst-havermengsel (α_{hg}) is gelijk aan $1/\alpha_{gh}$.

Uit formule (2) volgt door substitutie dat bij het behandelde wiskundige model

$$\alpha_{gh} = \frac{G}{H} k_{gh} \quad (8)$$

De relatieve vermenigvuldiging is in dit geval dus onafhankelijk van de mengverhouding. Bij iedere waarde van α hoort een bepaalde verhoudingslijn. Het verloop van de verhoudingslijnen voor verschillende waarden van α is weergegeven in fig. 4. Bij α_{gh} groter dan 1 verdwijnt op de duur de haver en bij α_{gh} kleiner dan 1 verdwijnt op de duur de gerst.

Voor het geval van fig. 1b is α_{gh} gelijk aan $72 \times 2/83 = 1,7$ en in het geval van fig. 2b is α_{gh} gelijk aan $58 \times 0,83/120 = 0,40$.

Uit formule (7) en het onafhankelijk zijn van α_{gh} van de mengverhouding volgt dat de gerst-haververhouding na n generaties gelijk is aan

$$\left(\frac{O_g}{O_h}\right)_n = \alpha_{gh}^n \frac{z_g}{z_h} \quad (9)$$

Fig. 4.

Het verloop van de verhoudingslijn bij verschillende waarden van de relatieve vermenigvuldiging (α).

The shape of the lines in the „ratio diagram” for different values of the relative reproductive rate (α).

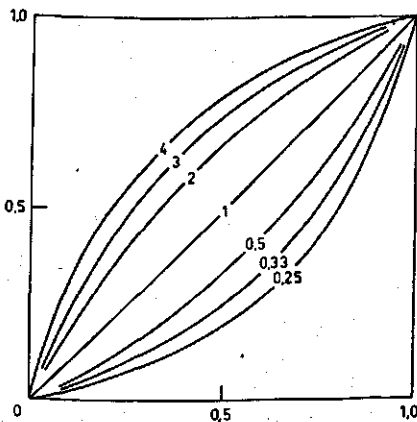


Fig. 5.

Het verband tussen het gewichtpercentage *Triticum durum* in het zaaizaad en in de oogst van mengsels van *T. durum* en *T. vulgare* (KLAGES).

The relation between the weight percentage of Triticum durum in the seed and in the yield of mixtures of T. durum and T. vulgare (KLAGES).

waarin z_g/z_h de uitzaai-verhouding van de eerste generatie voorstelt.

Het groter of kleiner zijn dan 1 van α bepaalt welke soort bij herhaalde uitzaai van het oogstprodukt zal verdwijnen, en niet het groter of kleiner zijn dan 1 van k .

De resultaten van een experiment van KLAGES (6) met mengsels van twee tarwe-soorten, *Triticum durum* en *Triticum vulgare*, zijn weergegeven in fig. 5 in de vorm van een verhoudingslijn; de punten stellen hier onvereffende waarnemingen voor. Het

blijkt dat de relatieve vermenigvuldiging van *T. durum* in een *T. durum*-*T. vulgare*-mengsel constant is en gelijk aan 4,8. De vereffende oogst van de monocultuur van *T. durum* is gelijk aan 13,6 bushels/acre en die van *T. vulgare* gelijk aan 3,4 bushels/acre. De waarde van de verdringingsfactor van *T. durum* in het mengsel is dus gelijk aan 1,2 (verg. formule (8)). Kennelijk heeft *T. vulgare* wel behoorlijk beslag kunnen leggen op de ruimte. De grote relatieve vermenigvuldiging van *T. durum* is dus alleen een gevolg van de lage oogst van *T. vulgare*. Deze lage oogst was een gevolg van een zware roestaantasting in de eerste week van juli, dus nadat de strijd om de ruimte beëindigd was.

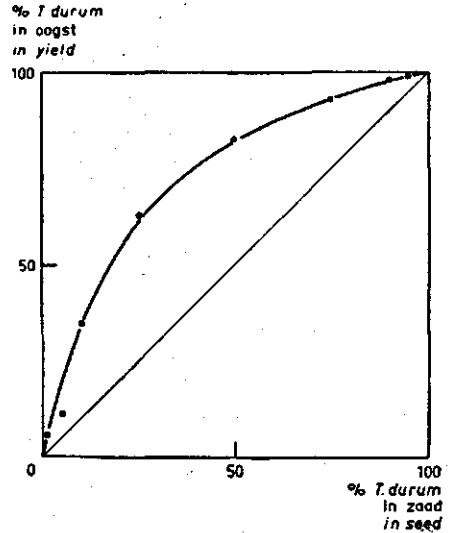
We kunnen de relatieve vermenigvuldiging ook berekenen uit de aantallen gerst- en haverkorrels in de oogst van de n de en $(n + 1)$ de generatie

$$\alpha_{gh} = \frac{O_g^{(n+1)}/O_g^{(n)}}{O_h^{(n+1)}/O_h^{(n)}} \quad (10)$$

Hierin zijn $O_g^{(n)}$ en $O_h^{(n)}$ de aantallen korrels per hectare van gerst en haver in de oogst van de n de generatie en $O_g^{(n+1)}$ en $O_h^{(n+1)}$ de aantallen korrels per hectare van gerst en haver in de oogst van de $(n + 1)$ de generatie.

Omdat de oogsten van gerst en haver beide in teller en noemer voorkomen is het niet nodig deze uit te drukken in dezelfde maat. We kunnen b.v. voor gerst de oogst uitdrukken in kg per hectare en voor haver in het aantal korrels per hectare of omgekeerd zonder dat daardoor de waarde van de relatieve vermenigvuldiging verandert.*) Bij de berekening van de relatieve vermenigvuldiging zijn we dus zeer vrij in de keuze van de maat, waarmee we het aandeel van elke plantesoort afzonderlijk aangeven. De enige beperking is, dat er een evenredigheid moet bestaan tussen de gekozen maat en de eigenschap die de mate van vermenigvuldiging bepaalt: in dit geval het aantal korrels. Bij de bespreking van gras-klavermengsels zal blijken, dat zelfs in gevallen waar de mengverhouding niet in een schaal van 0 tot 1 uitgedrukt kan worden, de waarde van α wel berekend kan worden en zijn betekenis behoudt.

*) Hierbij nemen we aan, dat het duizendkorrelgewicht van haver en gerst in de oogst niet afhangt van de uitzaai-verhouding; voor haver is dit niet geheel juist (zie blz. 65).



DE VERDRINGINGSFACTOR

Uit de vergelijkingen (7) en (8) volgt door eliminatie van α_{gh} dat

$$k_{gh} = \frac{O_g/O_h}{z_g G/z_h H} \quad (11)$$

Voor de beoordeling van de invloed van de groeiomstandigheden op de resultaten van mengcultuur voerde VAN DOBBEN een verdringingsfactor in. Een vergelijking van zijn definitie met de bovenstaande formule leert, dat onze k_{gh} identiek is met de verdringingsfactor van VAN DOBBEN, afgezien van het kleine verschil als gevolg van het feit dat VAN DOBBEN de berekening baseert op gewichten en wij op aantallen korrels. Door ons is dan ook deze naam gehandhaafd.

We dienen echter wel te bedenken, dat „verdringing” hier betrekking heeft op de door de planten ingenomen ruimte en niet op een verandering in mengverhouding van de korrels.

Voor de invloed van de groeiomstandigheden op de waarde van k_{gh} kunnen we verwijzen naar de publikaties van VAN DOBBEN.

EVENWICHTEN

Wanneer, zoals bij de gerst-havermengsels in de figuren 1 en 2, de relatieve vermenigvuldiging constant is, is deze over het hele traject van mengverhoudingen of groter of kleiner dan 1 en verdwijnt op de duur of de ene of de andere plantesoort, afgezien van het grensgeval waar de relatieve vermenigvuldiging precies 1 is.

Dit blijkt niet het geval te zijn op een zevental van de 33 proefvelden, waarvan als voorbeeld de resultaten van proefveld OB 3283-1952 zijn weergegeven in fig. 6. De verhoudingslijn snijdt hier de 45 graden lijn bij 34 % gerst in het zaaizaad. Bij minder gerst is de relatieve vermenigvuldiging van gerst ongeveer 1,16 en bij meer gerst ongeveer 0,82. Dus welke de uitzaiverhouding ook is, na verloop van tijd zal het oogstprodukt bestaan en blijven bestaan uit 34 % gerst- en 66 % haverkorrels. Op dit proefveld komt dus op de duur een evenwicht tot stand.

Deze schijnbare tegenstrijdigheid met de resultaten van de meeste andere proefvelden waar de relatieve vermenigvuldiging constant is, is hoogstwaarschijnlijk een gevolg van het niet-homogeen zijn van de proefvelden, waardoor op sommige plekken de gerst de haver verdringt en op andere de haver de gerst. Omdat bij het oogsten het zaad van het gehele veld gemengd wordt is het resultaat een verhoudingslijn van de vorm als in fig. 6.

Het toeschrijven van evenwichten aan het niet-homogeen zijn van het milieu is in overeenstemming met een veel, maar toch niet algemeen, aanvaarde opvatting in de populatie dynamica (verg. b.v. RILEY (9)). Waar het mengsels van twee plantesoorten betreft is deze opvatting echter niet altijd houdbaar, omdat het mogelijk is, dat een plant van de ene soort profiteert van de aanwezigheid van planten van de andere soort.

Het is heel goed denkbaar, dat een klimplant goed groeit in een milieu waarin de dichtheid van een steunplant groot is, maar slecht in een milieu waarin deze dichtheid klein is. VON VELSEN (10), die werkte met leguminosen, vond dat bepaalde klimplanten zonder een steunplant minder opbrengen dan met een steunplant. Het goed groeien van niet-vlinderbloemigen tussen vlinderbloemigen is algemeen bekend. De resultaten van DOMONTOVITSCH en SCHESTAKOW (5), die aantoonde dat boekweit fosfaat vrijmaakt waarvan haver kan profiteren, zijn een ander voorbeeld van dit verschijnsel.

Voor een nadere toelichting gaan we iets dieper in op de mengteelt van een vlinderbloemige en een niet-vlinderbloemige. We nemen hierbij aan, dat in de voorgaande formules de symbolen G en g betrekking hebben op de niet-vlinderbloemige en de symbolen H en h op de vlinderbloemige. De niet-vlinderbloemige zal in mengteelt

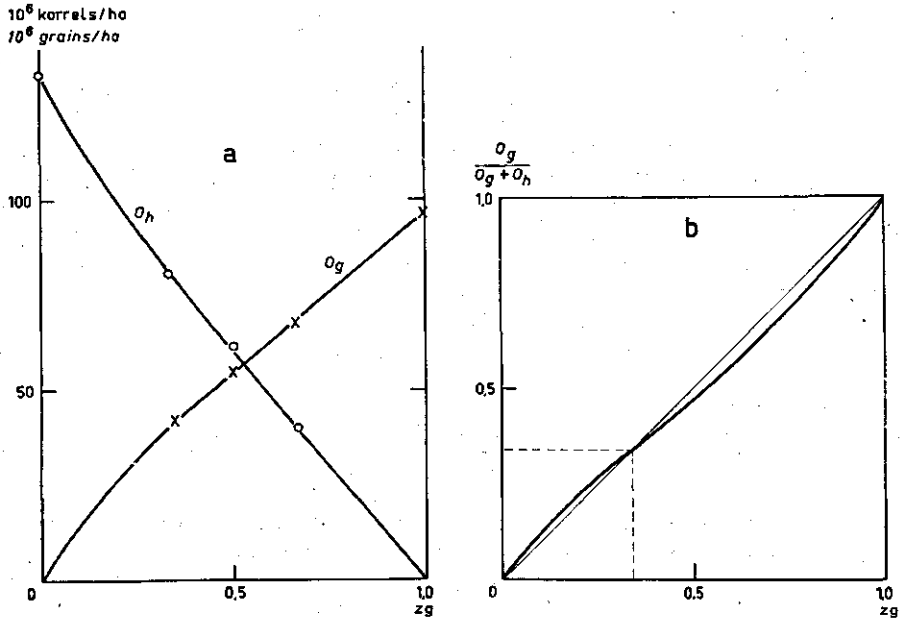


Fig. 6. Resultaat van proef OB 3283-1952 met gerst-havermengsels.

z_g = aantal gerstkorrels in het zaadmengsel als fractie van het totaal aantal korrels.

O_g = opbrengst gerst in aantal korrels per ha.

O_h = opbrengst haver in aantal korrels per ha.

Result of experiment OB 3283-1952 with barley-oats mixtures.

z_g = number of barley grains in seed mixture, expressed as a fraction of the total number of grains.

O_g = yield of barley in number of grains per ha.

O_h = yield of oats in number of grains per ha.

binnen zekere grenzen profiteren van de door de vlinderbloemige vastgelegde stikstof. Wanneer we dit stikstofeffect op de niet-vlinderbloemige uitschakelen, is te verwachten dat de formules 1-3 de concurrentie beschrijven. Bij aanwezigheid van het stikstofeffect op de niet-vlinderbloemige is te verwachten dat k_{gh} en/of G niet constant zijn, maar een toenemende functie van z_h . Dit leidt tot de opvatting dat bij kleine waarden van z_h , α_{gh} (zie formule (8)) kleiner is dan bij grote waarden van z_h , zodat er groeiomstandigheden kunnen zijn waaronder bij kleine waarden van z_g (dus grote waarden van z_h) α_{gh} groter is dan 1 en bij grote waarden van z_g kleiner dan 1, m.a.w. waaronder in een homogeen milieu evenwichten tot stand kunnen komen. Proeven waarmee bovenstaande opvatting getoetst kan worden, zijn nog niet door ons uitgevoerd.

Het is in principe ook mogelijk dat, in tegenstelling met het voorgaande, links van een snijpunt van de verhoudingslijn met de 45 graden lijn de relatieve vermenigvuldiging kleiner dan 1 is en rechts van dit snijpunt groter dan 1. In dit geval zou, afhankelijk van de uitgangsverhouding, hetzij de ene soort hetzij de andere soort verdwijnen. Dit geval zou zich voor kunnen doen wanneer elk van de beide organismen stoffen afscheidt, welke schadelijk zijn voor de ander. Sommige waarnemingen in de plantwereld wijzen op het bestaan van deze mogelijkheid. Voor zover daarbuiten betreft, wijzen we op het resultaat van een ontmoeting van twee vijandige legers.

In tegenstelling met het vorige geval kan een verloop van de verhoudingslijn als hier bedoeld niet een gevolg zijn van een inhomogeen milieu. Ook in dit geval kunnen heterogeniteiten in het milieu tot evenwichten leiden, zoals blijkt uit het bestaan en voortduren van guerrilla-oorlogen.

DE RELATIEVE VERMENIGVULDIGING VAN KLAVER IN GRAS-KLAVERMENGSELS

Voor het beoordelen van de mogelijkheid van het naast elkaar bestaan van gras en klaver is de kennis van de relatieve vermenigvuldiging bij verschillende mengverhoudingen noodzakelijk en voldoende.

Uit de proeven met haver en gerst is gebleken, dat een voorspelling van de verhouding na n generaties mogelijk is met behulp van waarnemingen gedurende één generatie en de proeven met meeltorren illustreren voldoende dat alleen op deze wijze de zo noodzakelijke gelijkheid van de proefomstandigheden bereikt kan worden. In verband hiermee moet bij de bepaling van de relatieve vermenigvuldiging van klaver in gras de voorkeur gegeven worden aan proeven waarin slechts de veranderingen van de verhoudingen gedurende één seizoen vastgesteld worden.

Bij gerst en haver kan de relatieve vermenigvuldiging berekend worden uit de samenstelling van de zak met zaad in twee opeenvolgende winters. Evenzo moet bij een mengsel van gras en klaver de relatieve vermenigvuldiging bepaald worden door waarnemingen tijdens de rusttoestand van de planten in b.v. twee opeenvolgende winters. Het heeft geen zin hiertoe de grootte van de oogsten van gras en klaver en de samenstelling van deze oogsten te bepalen, net zo min als het zin heeft bij haver en gerst de strogewichten en de verhouding hiervan te bepalen.

Zoals in het algemeen bij een mengsel van twee overblijvende plantesoorten het geval is, verliest bij een mengsel van gras en klaver een verhoudingslijn als in de figuren 1b en 2b zijn betekenis, omdat geen equivalent gevonden kan worden voor de daar gebruikte relatieve grootheden. Niettemin kan wel de relatieve vermenigvuldiging berekend worden. Daarvoor is het echter noodzakelijk voor beide plantesoorten afzonderlijk inhoud te geven aan het nogal vage begrip „aanwezigheid in de winter” door het vinden van een lineaire maat hiervoor.

Wat het gras betreft, is het gewicht van de planten in de winter geen goede maat, omdat dit in sterke mate afhangt van de hoogte in de herfst en de aanwezigheid van dood en halfdood materiaal. Uit de onderzoeken van ALBERDA (pers. mededeling) blijkt, dat het spruitaantal per oppervlakte-eenheid wellicht een goede maat is voor de aanwezigheid van gras. Dit aannemende is de relatieve vermenigvuldiging van grassoort a in een mengsel van de grassoorten a en b gelijk aan

$$\alpha_{ab} = \frac{A_2 B_1}{A_1 B_2} \quad (12)$$

waarin A en B het spruitaantal per oppervlakte-eenheid van de soorten a en b voorstellen. De indices 1 en 2 hebben betrekking op twee opeenvolgende winters.

Wij vestigen er de aandacht op, dat het niet nodig is de waarde van een spruit van de ene soort uit te drukken in die van de andere soort.

Wat klaver betreft is het gewicht of wellicht de lengte van de stolonen per oppervlakte-eenheid een goede maat voor de aanwezigheid. De relatieve vermenigvuldiging van klaver in een mengsel met een grassoort is dan gelijk aan

$$\alpha_{kg} = \frac{K_2 G_1}{K_1 G_2} \quad (13)$$

waarin K het gewicht of de lengte van de klaverstolonen per oppervlakte-eenheid is en G het aantal grasspruiten per oppervlakte-eenheid. De indices 1 en 2 hebben betrekking op twee opeenvolgende winters.

Omdat het gras profiteert van de door de klaver geproduceerde stikstof is te verwachten, dat de relatieve vermenigvuldiging (α_{kg}) niet constant is, maar in een mengsel met veel klaver kleiner is dan in een mengsel met weinig klaver, zodat in een homogeen milieu een evenwicht kan voorkomen.

Om deze reden is het noodzakelijk bij verder onderzoek de proeven te beginnen met verschillende mengverhoudingen van gras en klaver en alleen over te gaan naar eenvoudiger proeven, wanneer vastgesteld is hoe de relatieve vermenigvuldiging van de mengverhouding afhangt.

Het lijkt waarschijnlijk dat bij een mengsel van twee grassoorten de relatieve vermenigvuldiging niet afhangt van de mengverhouding, evenmin als dit het geval was bij haver-gerstmengsels.

STANDRUIMTE

De waarde van k_{gh} in de vergelijkingen (2) welke het verband tussen de opbrengst van de twee plantesoorten en de zaaizaadverhouding aangeven, ligt in de orde van grootte van 1.

Wanneer de plantesoort waarop de symbolen H en h betrekking hebben vervangen wordt door een minder groeiachtige soort zal de waarde van k_{gh} toenemen. In het grensgeval waar de zaden van de plantesoort "H" in het geheel niet meer kiemen moet de waarde van k_{gh} groot zijn.

In dat geval wordt in feite maar één plantesoort gezaaid en ontaardt de concurrentieproef in een standruimteproef. Met andere woorden, de resultaten van standruimteproeven kunnen door een vergelijking welke analoog is met de eerste vergelijking van de vergelijkingen (2) beschreven worden.

Hiertoe nemen we aan dat de symbolen G en g betrekking hebben op rijen met planten en de symbolen H en h op rijen zonder planten. Verder wordt een eenheid van afstand (m) van rijen met of zonder planten ingevoerd, welke kleiner is dan of gelijk is aan de kleinste afstand van de rijen met planten. De in een proef te variëren afstand van de rijen met planten wordt r genoemd. Nu is z_g gelijk aan m/r en z_h aan $1 - m/r$.

Substituering van deze waarden in vergelijking (2) leidt tot de volgende formule:

$$O_r = O_m \frac{m k_m}{m (k_m - 1) + r} \quad (14)$$

of

$$O_r = O_m \frac{l + m}{l + r} \quad (15)$$

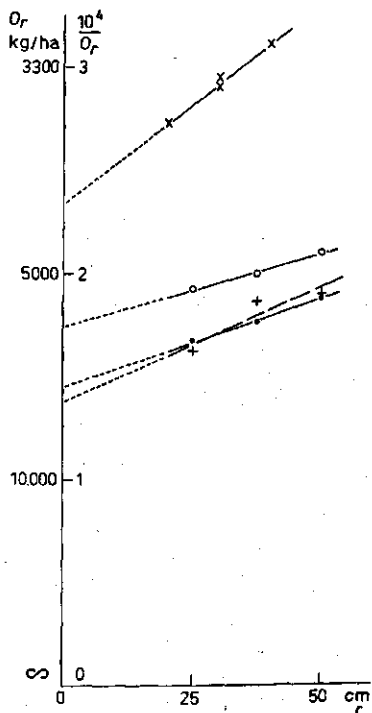
waarin O_r en O_m (in vergelijking (2) resp. O_g en G) de opbrengst bij een afstand van de rijen met planten gelijk aan r en m voorstellen. In tegenstelling met de waarde van k is de waarde van de nieuw ingevoerde constante $l = (k_m - 1)m$ onafhankelijk van de keuze van m .

Uit vergelijking (15) volgt, dat wanneer het omgekeerde van de opbrengst ($1/O_r$) uitgezet wordt tegen de rijenafstand (r) een rechte lijn gevonden moet worden. De afstand tussen het snijpunt van deze rechte lijn met de r -as en de oorsprong is dan gelijk aan de waarde van l , die in eenzelfde eenheid als de waarde van r (b.v. centimeters) wordt uitgedrukt (vergelijk blz. 64).

De juistheid van bovengenoemde gevolgtrekkingen is onderzocht met behulp van de resultaten van enkele standruimteproeven, waarvan die met granen van VAN DOBBEN (4) hier besproken zullen worden.

Bij drie van deze proeven zaaide VAN DOBBEN het graan in rijen op 25 cm afstand

en schoffelde van een aantal veldjes elke derde rij en van een aantal elke tweede rij uit. De rijenafstanden waren dus 25, 25-50 (of gemiddeld 37,5) en 50 cm. Bij een andere proef werd het graan gezaaid op 20 cm en werden op dezelfde wijze rijen uitgeschoffeld. De rijenafstanden waren hier dus 20, 20-40 (of gemiddeld 30 cm) en 40 cm. Ter controle werd een object opgenomen, waarbij de rijenafstand werkelijk 30 cm was. Het verschil met het object 20-40 cm was klein.



De resultaten van deze proeven zijn uitgezet in fig. 7. Langs de verticale as staat het omgekeerde van de opbrengst en langs de horizontale as de waarde van r . De waarnemingen liggen op rechte lijnen. De uit deze proeven berekende waarden van l en van O_m ($m = 20$ cm) zijn samengevat in het onderschrift van de figuur.

Des te groter de waarde van l is, des te kleiner is de invloed van de rijenafstand op de opbrengst. De waarden van k bij een waarde van m gelijk aan 20 cm zijn ook gegeven. Deze waarden zijn te vergelijken met de waarden van de verdringingsfactor k_{gh} uit de haver-gerstconcurrentieproeven, waar de rijenafstand eveneens circa twintig centimeter bedroeg. Zoals te verwachten was, zijn de waarden van k bij standruimteproeven aanmerkelijk hoger.

Fig. 7.

Het verband tussen het omgekeerde van de opbrengst ($1/O_r$) en de rijenafstand (r) van granen op vier proefvelden van VAN DOBBEN (4).

The relation between the reverse of the yield ($1/O_r$) and the distance between the rows (r) of small grains on four experimental fields of VAN DOBBEN (4).

Gewas Crop	Proefnr. Exp. number	l in cm	$m = 20$ cm	
			O_m	k_m
— + haver (oats)	CI 2007	120?	62,5	7,0?
— × zomertarwe (spring wheat)	CI 1464	120	36,5	7,0
— o " " " "	CI 2008	250	53,0	13,5
— . zomergerst (spring barley)	CI 2006	170	61,5	9,5

De naar kleinere rijenafstanden geëxtrapoleerde gedeelten van de rechten in fig. 7 zijn gestippeld omdat extrapolatie van de rechten in deze richting niet verantwoord is. Immers, er is een plantdichtheid waarbij het gewas de ruimte volledig in beslag neemt en waarboven dus de opbrengst niet meer kan toenemen met toenemende plantdichtheid. Daarenboven kan voor zover het de zaadopbrengst betreft bij grote dichtheid van het gewas de zaadsetting in het gedrang komen.

De in deze paragraaf gegeven voorstelling betreft dus alleen dat gedeelte van standruimteproeven, waarbij de totale droge-stofopbrengst per oppervlakte-eenheid daalt met toenemende standruimte.

On competition

The basic symbols in this paper are

Z_g = number of barley grains per hectare in seed mixture

Z_h = number of oat grains per hectare in seed mixture

$$z_g = \frac{Z_g}{Z_g + Z_h} \quad \text{and} \quad z_h = \frac{Z_h}{Z_g + Z_h}$$

O_g = number of barley grains per hectare in yield mixture

O_h = number of oat grains per hectare in yield mixture

$$o_g = \frac{O_g}{O_g + O_h} \quad \text{and} \quad o_h = \frac{O_h}{O_g + O_h}$$

The relations between the yields in number of grains per hectare of barley (O_g) and oats (O_h), and the fraction of barley grains in the seed mixture (z_g) are given in fig. 1a and 2a for two experimental fields. It is shown that these relations can be represented by the equations (2), in which G and H are the yields of barley and oats in number of grains per hectare when grown single. The constant k_{gh} depends on growing conditions but is independent of the seed mixture. It may be seen as the ratio between the space occupied by a barley plant and the space occupied by an oat plant both in a field with oats.

The relative reproductive rate of barley in a barley-oats mixture (α_{gh}) is defined by equation (7) which in the above case simplifies into equation (8). In this case α_{gh} is a constant.

When the yield of a mixture is resown year after year the composition of the n th harvest is given by equation (9). Unless $\alpha_{gh} = 1$ either the barley or the oats vanish in course of time. The relation between o_g and z_g for different values of α is given in fig. 4 (see also 1b and 2b).

It is shown that it is much simpler to carry out an experiment with different mixtures during one year than to follow the change of the composition of the mixture during several years because it is impossible to maintain the same growing conditions in different years.

The relative reproductive rate can be calculated from the composition of the seed and harvest mixture only. Likewise the result of the competition of two perennial grasses is characterized by the composition of the sward during the dormant period. It is proposed to calculate the relative reproductive rate of the species a in a mixture of the species a and b by equation (12), in which A_1 and B_1 are the number of sprouts per unit surface of the species a and b during the first winter, and A_2 and B_2 the same during the second winter. The relative reproductive rate is supposed to be independent of the composition in the mixture as long as the plant species compete only for space and do not affect each other otherwise. In this case either one species or the other vanishes in due course on a homogeneous field and equilibrium can only occur on inhomogeneous fields.

Where one plant species profits from the other as is the case with grass in a grass-clover mixture the relative reproductive rate of the species which profits must be an increasing function of the abundance of the other species. In such conditions equilibrium may occur on homogeneous fields. - In case of grass-clover mixtures equation (13) may possibly be used to calculate the relative reproductive rate. K_1 and G_1 are here the weights of the stolons of clover and the number of grass sprouts per surface unit respectively, in the first winter, and K_2 and G_2 the same in the second winter.

Experiments on the effect on yield of the distance between crop rows can be treated

as experiments on competition between rows with plants and rows without plants; the latter being a limiting case of rows with bad growing plants.

Transforming equation (2) the relations (14) and (15) between yield (O_r) and row distance (r) are found. The constant m is an arbitrary chosen unit of row distance and O_m the yield at a row distance equal to m . The constants m and k_m may be replaced by a constant $l = (k_m - 1)m$ which is independent of m .

Equation (15) shows the existence of a linear relation between the reverse of the yield ($1/O_r$) and the row distance (r). In figure 7 it is illustrated that such a linear relation exists actually. The lines in the figure are not extrapolated to narrow spacings since there is a density of plants beyond which the yield cannot increase with increasing plant densities because all available space is occupied.

LITERATUUR

1. DOBBEN, W. H. VAN: Enkele beschouwingen naar aanleiding van mengcultuur. *Maandbl. Landb. voorl.d. 8* (1951) 89-100.
2. DOBBEN, W. H. VAN: Proefnemingen met mengcultuur van haver en gerst in 1951. *C.I.L.O., Gest. Versl. Interprov. Proeven Nr. 31* (1952) 19 pp.
3. DOBBEN, W. H. VAN: Proefnemingen met mengcultuur van haver en gerst in 1952. *C.I.L.O., Gest. Versl. Interprov. Proeven Nr. 42* (1953) 24 pp.
4. DOBBEN, W. H. VAN: Enige resultaten van oriënterend onderzoek over de rijenafstand bij granen. *Vijf jaar De Bouwing, gezamenl. uitg. van I.B.S., I.B.V.L. en P.A.W., Wageningen* (1957) 62-67.
5. DOMONTOVITSCH, M. und A. SCHESTAKOW: Beiträge zur Frage über die Löslichmachung von Rohphosphat durch die Wurzeln der Kulturpflanzen. *Zeitschr. Pflz. ern., Düngung und Bodenk. A 11* (1928) 108-112.
6. KLAGES, K. H. W.: Changes in the proportions of the components of seeded and harvested cereal mixtures in abnormal seasons. *Jn. Am. Soc. Agr. 28* (1936) 935-940.
7. PARK, T.: Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Phys. Zööl. XXVII* (1954) 177-238.
8. PERRY, J. H.: *Chemical Engineer's Handbook, 3rd ed. Mc Graw Hill, New York, 1950.*
9. RILEY, A.: Theory of growth and competition in natural populations. *Jn. Fish. Res. Board 10* (1953) 211-223.
10. VELSEN, M. VON: Versuche mit Hülsenfruchtgemengen zur Körnergewinnung im Klima des mittleren Ostens. *Pflanzenbau 17* (1941) 163-194.
11. WAAL, D. DE: De cultuur van gemengd graan in Denemarken. *Maandbl. Landb. voorl.d. 8* (1951) 137-145.

Ontvangen voor publikatie: 28 mei 1958.