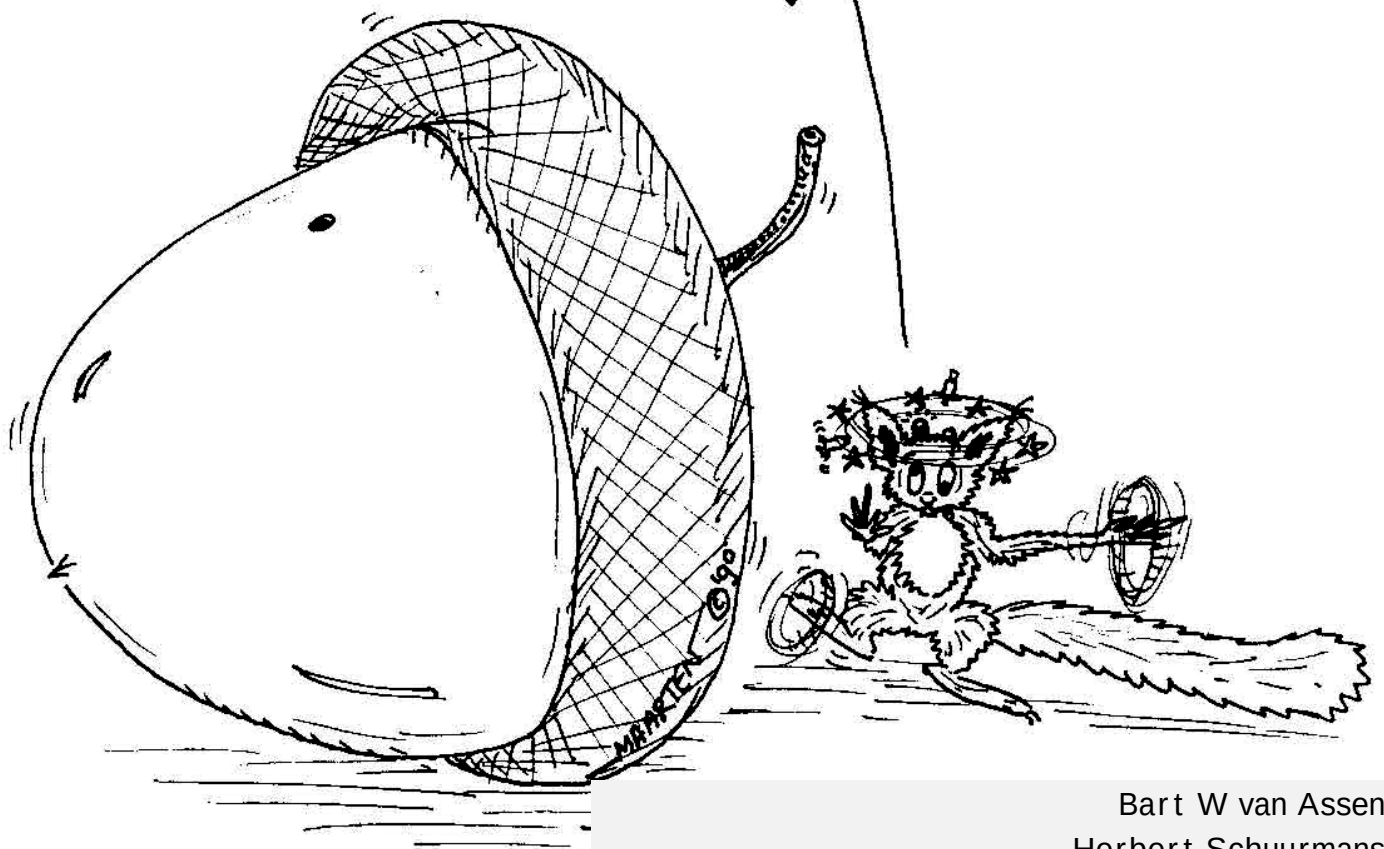
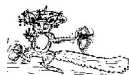


Van kraaiepoot tot muizenis

Onderzoek naar zaadpredatie op Beuk (*Fagus sylvatica*)
en Zomereik (*Quercus robur*)



Bart W van Assen
Herbert Schuurmans
Landbouwuniversiteit Wageningen
Mei 1993

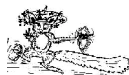


Voorwoord

Van kraaiepoet tot muizenis, duidt indirect op de verwachte (grotere) predatoren van Beuk (*Fagus sylvatica*) en Zomereik (*Quercus robur*), de muis als klein zoogdier en de Vlaamse gaai als vogel. Tevens duidt de titel op het mogelijke gevaar van valkuilen en verkeerde interpretaties van het onderzoek. De auteurs hopen door gebruik van deze titel de lezer extra te interesseren voor dit artikel en bovengenoemde problemen voldoende te ontwijken.

Bij deze willen de auteurs van dit artikel de volgende personen en instellingen bedanken voor hun medewerking aan dit onderzoek:

- Ir Boeijink, vakgroep bosbouw van de landbouwuniversiteit Wageningen, voor het begeleiden van het onderzoek;
- Drs Gort, vakgroep wiskunde van de landbouwuniversiteit Wageningen, voor assistentie bij het statistisch bewerken van de verkregen gegevens;
- Jacobi Zaadhandel, Arnhem, voor het ter beschikking stellen van de benodigde zaden/vruchten;
- Dhr Soleming, Afdeling Beplantingen, Gemeente Wageningen, voor het verlenen van toestemming om op een bosperceel van de Gemeente Wageningen dit onderzoek uit te voeren;
- Ing Thiels, student van de landbouwuniversiteit Wageningen, voor het ontwerp van de titelpagina.



Samenvatting

In de bosbouw wordt natuurlijke verjonging meer en meer gebruikt om een nieuwe opstand op te starten. Hierbij wordt het kiemplantenstadium beschermd tegen predatie, maar aan het zaadstadium van de bomen wordt weinig aandacht besteedt. Dit artikel richt zich op de predatie van zaden, één van de minst onderzochte fases in de populatie-dynamica van planten en richt zich op de volgende drie vragen:

- Speelt predatie kwantitatief gezien een rol in de regulatie van de natuurlijke verjonging?
- Is predatie dichtheidafhankelijk?
- Door welke organismen vindt de predatie hoofdzakelijk plaats?

Predatie van zaad (al dan niet omgeven door een vrucht of schijnvrucht) kan zowel optreden vóór als ná de verspreiding door de moederplant. In beide gevallen kan predatie plaats vinden door o.a. insecten, vogels en zoogdieren. Een probleem wat zich echter bij zaadpredatie onderzoek voordoet, is dat niet met zekerheid te zeggen is dat een zaad ook daadwerkelijk opgegeten is. Tevens is er weinig onderzoek verricht naar zaadpredatie in de gematigde streken. De meeste onderzoeksresultaten van zaadpredatie komen hoofdzakelijk uit de tropen en hebben een aantal theorieën over zaadpredatie en zaadverspreiding opgeleverd, waaronder het dichtheids- en afstandsafhankelijk zaadpredatiemodel en het dominantie zaadpredatie model.

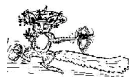
Omdat er een beperkte hoeveelheid informatie beschikbaar is over (de opzet van) onderzoek naar zaadpredatie, is besloten eerst een oriënterende proef uit te voeren met *Quercus robur* en *Fagus sylvatica*. Hierbij is vooral gelet op mogelijke problemen bij onderzoek. Gebaseerd op deze oriënterende proef en achtergrondinformatie is de uiteindelijke proef opgezet.

In een ogenschijnlijk geschikte en homogene eikenopstand een vierkant uitgezet van 20 x 18 m. Dit vierkant is onderverdeeld in 6 blokken van 10 x 6 m. Elk blok bevatte 15 vakken van 2 x 2 m met daarin proefplots van 1 x 1 m. In deze proefplots zijn variaties in behandelingen toegepast. Deze bestaan uit een variatie in dichtheid van de eikels (50 en 100 eikels/m²) en bescherming van de vruchten met behulp van gaas (dubbelgeslagen; maaswijdte ± 1,5 cm) waarbij de proefplots werden overspannen met gaas op ± 7 cm boven de grond (de V-plots) of omspannen met gaas waarbij het gaas ± 10 cm in de grond werd gegraven (de M-plots). Door de proefplots te om- of overspannen werd aangenomen dat resp. Vogels en Muizen niet bij de aanwezige vruchten konden komen. Daarnaast wordt van iedere dichtheid referentieplots aangelegd die niet beschermd worden door gaas (de B-plots).

Waarnemingen geven een logistische afname van de vruchten in de tijd te zien volgens 6. Met behulp van het computerpakket S.A.S. is door de punten van de temporele waarnemingen van elke plot zo goed mogelijk een lijn 'gefit', dit wil zeggen dat een lijn wordt getrokken, waarvan de standaarddeviatie van de (door de computer geschatte) variabelen t.o.v. de punten zo klein mogelijk is. Hierbij is gekozen voor de functie $y = A + (1-A)(1+e^{-(1-A)K\text{Log}(T-T_0)})^{-1}$, waarbij A het percentage overgebleven zaden is en K de afname van zaden aangeeft. Over het algemeen lopen de 'gefitte' lijnen na verloop van tijd allemaal naar de t(ijd)-as ($A = 0$, alle zaden zijn verdwenen/gepredeerd) en is $T_0 = 0$, zodat eerdergenoemde functie vereenvoudigt kan worden tot $y = 1/(1+e^{-K\text{Log}T})^{-1}$.

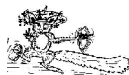
Uit toetsing van de variabelen T50 (halfwaardetijd) en LogT50 blijkt dat zowel tussen de beschermingen als tussen de blokken significante verschillen bestaan. Tussen de dichtheden bestaat geen verschil. Voor de beschermingen was geen verschil aantoonbaar tussen de V en M-beschermingen terwijl beide wel verschilden met de B-bescherming. Toetsing van de K-parameter gaf zwakke significante verschillen tussen de beschermingen maar niet tussen de blokken en de dichtheden. Ook hier verschilden de B en M-beschermingen niet onderling; uitsluitend de B en V-beschermingen verschilden onderling. In relatie tot de vragen waar dit onderzoek zich op richt kan geconcludeerd worden dat voor het onderzoeksobject in het Wageningse Bos op het tijdstip van onderzoek (29 juli - 1 september 1991) geldt:

- Binnen een korte periode (± 40 dagen) zijn vrijwel alle eikels verdwenen. Gebaseerd op deze feiten kan men zeggen dat predatie voor eikels een dermate regulerende factor is, dat hierdoor een sterke reductie optreedt van de hoeveelheid kiembare eikels.



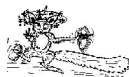
- Er zijn geen aanwijzingen gevonden die op verschillende predatie-intensiteiten per bescherming duiden. Waarschijnlijk is de predatie van eikels dan ook niet dichtheid-afhankelijk.
- Predatie van eikels vindt waarschijnlijk voornamelijk door muizen plaats.

Toch moet worden opgemerkt dat deze proef waarschijnlijk gedeeltelijk is mislukt omdat er in de omgaasde plots regelmatig aangevreten eikels worden gevonden. Dit duidt erop dat de muizen toch kans hebben gezien om deze plots binnen te dringen; ook worden er bij geen enkele waarneming vogels aangetroffen in de opstand.



Inhoudsopgave

Voorwoord	i
Samenvatting	ii
Inhoudsopgave	iv
1 Inleiding	1
1.1 Onderzoeksvragen en -doelen	1
1.2 Achtergrondinformatie	1
1.2.1 <i>Het dichtheids- en afstandsafhankelijk zaadpredatiemodel</i>	2
1.2.2 <i>Het dominantie zaadpredatie model</i>	2
1.3 Zaadpredatie op Beuk (<i>Fagus sylvatica</i>) en Zomereik (<i>Quercus robur</i>)	3
2 Zaadpredatie op <i>Quercus robur</i>	5
2.1 Proefopzet	5
2.2 Resultaten	5
3 Conclusies en discussiepunten	9
Literatuurlijst	10
Bijlage 1 Gegevens van de oriënterende proef	11
Bijlage 2 Gegevens van de proef 'zaadpredatie op <i>Quercus robur</i>'	14
Bijlage 3 Computerprogramma's gebruikt bij het schatten van de A- en K-variabelen m.b.v. S.A.S.	17
Bijlage 4 Gegevens verkregen via S.A.S. en Tukey's Studentized Range Test	19
Figuur 1 Afname van het aantal beukenootjes over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 10 zaden/m ²	3
Figuur 2 Afname van het aantal eikels over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 100 zaden/m ²	4
Figuur 3 Schematische tekening van de proefopzet	5
Figuur 4 Afname van het aantal eikels over de (ln) tijd van omgaast plot No. 1 met een dichtheid van 100 zaden/m ²	7
Figuur 5 Afname van het aantal eikels over de (ln) tijd van overgaast plot No. 1 met een dichtheid van 100 zaden/m ²	7
Figuur 6 Afname van het aantal eikels over de (ln) tijd van referentieplot No. 3 met een dichtheid van 50 zaden/m ²	8
Figuur 7 Afname van het aantal eikels over de (ln) tijd van referentieplot No. 6 met een dichtheid van 50 zaden/m ²	8
Figuur 8 Afname van het aantal beukenootjes over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 100 zaden/m ²	11
Figuur 9 Afname van het aantal beukenootjes over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 50 zaden/m ²	11
Figuur 10 Afname van het aantal beukenootjes over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 10 zaden/m ²	12
Figuur 11 Afname van het aantal eikels over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 100 zaden/m ²	12
Figuur 12 Afname van het aantal eikels over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 50 zaden/m ²	13
Figuur 13 Afname van het aantal eikels over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 10 zaden/m ²	13
Figuur 14 Afname van het aantal eikels over de tijd van de referentieplots met een dichtheid van 100 zaden/m ²	14
Figuur 15 Afname van het aantal eikels over de tijd van de referentieplots met een dichtheid van 50 zaden/m ²	14
Figuur 16 Afname van het aantal eikels over de tijd van de omgaasde plots met een dichtheid van 100 zaden/m ²	15
Figuur 17 Afname van het aantal eikels over de tijd van de omgaasde plots met een dichtheid van 50 zaden/m ²	15
Figuur 18 Afname van het aantal eikels over de tijd van de overgaasde plots met een dichtheid van 100 zaden/m ²	16
Figuur 19 Afname van het aantal eikels over de tijd van de overgaasde plots met een dichtheid van 50 zaden/m ²	16
Tabel 1 Karakteristieken van de zaden van <i>Fagus sylvatica</i> en <i>Quercus robur</i> (Jensen, 1985)	3
Tabel 2 De P-waarden van de waarnemingen	6
Formule 1	5
Formule 2	6



1 Inleiding

In de bosbouw wordt natuurlijke verjonging meer en meer gebruikt om een nieuwe opstand op te starten. Hierbij wordt het kiemplantenstadium beschermd tegen predatie, maar aan het zaadstadium van de bomen wordt geen aandacht besteedt. Dit komt waarschijnlijk doordat het zaadstadium een weinig onderzochte fase van een plant is. Dit artikel richt zich op de predatie van zaden, één van de minst onderzochte fases in de populatie-dynamica van planten.

1.1 Onderzoeksvragen en -doelen

Het onderzoek beschreven in dit artikel richt zich op de volgende drie vragen:

1. Speelt predatie kwantitatief gezien een rol in de regulatie van de natuurlijke verjonging?
 2. Is predatie dichtheidafhankelijk?
 3. Door welke organismen vindt de predatie hoofdzakelijk plaats?
- Door deze vragen te beantwoorden is het mogelijk de volgende drie hypothesen te toetsen:
- a. Predatie is een dermate regulerende factor dat hierdoor een sterke reductie optreedt van de hoeveelheid kiembare zaden.
 - b. Bij een afnemende dichtheid van zaad neemt de predatie op dit zaad in verhouding sterker af.
 - c. Predatie vindt voornamelijk plaats door muizen.

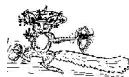
1.2 Achtergrondinformatie

Planten kunnen zich via twee methoden vermeerderen, via generatieve vermeerdering (amphimixis) of vegetatieve vermeerdering (apomixis; Boeijink et al., 1990). Deze processen van vermeerdering kunnen gezien worden als een race met hindernissen (Fenner, 1985). In elk stadium van de vermeerdering kan een individu sterven door concurrentie, stress, predatie of ziekte zodat in elk stadium de onvoldoende aangepaste individuen afvallen.

Het vormen van zaad is de mogelijkheid van aphimixis voor een hogere plant. Het voordeel van amphimixis ten opzichte van apomixis is dat zaad snel en in grote hoeveelheden geproduceerd kan worden en, voor de mens, relatief goedkoop te produceren is (Boeijink et al., 1990). Tevens is een zaad genetisch uniek (Boeijink et al., 1990; Harper, 1977). Een ander voordeel van zaad is dat het beter onder meer extreme condities kan overleven. Het komt er dus op neer dat zaden zeer geschikt zijn 'om hun drievoudige rol van vermeerdering, verspreiding en stress-ontwijking te vervullen' (Fenner, 1985). Daarom is een zaad van belang voor het voortbestaan van de populatie, waarbij maar één zaad tot een volwassen plant uit hoeft te groeien om de moederplant te vervangen.

Predatie van zaad (al dan niet omgeven door een vrucht of schijnvrucht) kan zowel optreden vóór (Andersen, 1989) als ná (Wilson, 1989; Schupp, 1990) de verspreiding door de moederplant. In beide gevallen kan predatie plaats vinden door o.a. insekten (Andersen, 1989; Wilson, 1989), vogels (DeGange et al., 1989; Lambert, 1989) en zoogdieren (Hart et al., 1968; Graber, 1969). Het gevolg van zaadpredatie is dat er van de oorspronkelijke hoeveelheid zaad maar een deel overblijft. Zo vond Gashwiler (1967) dat van de oorspronkelijke hoeveelheid zaad van *Pseudotsuga menziesii* en *Tsuga heterophylla* na 1 jaar nog resp. 12 en 65 procent over was. Janzen (1972) vermeld zelfs dat na een korte periode (enige uren) al het zaad van *Sterculia apelata* verdwenen was door toedoen van een insect *Dysdercus fasciatus*.

Een probleem wat zich echter bij zaadpredatie onderzoek voordoet, is dat niet met zekerheid te zeggen is dat een zaad ook daadwerkelijk opgegeten is. Een deel van de zaden zal door de predatoren (bijvoorbeeld de Vlaamse gaai, *Garrulus glandarius*) meegenomen worden om ergens anders bewaard te worden (Bossema, 1979). Een ander deel zal, na gevonden te zijn, direct opgegeten worden. Het is moeilijk (tijdrovend) om in een onderzoek hier onderscheid in te maken; iets wat bij geen enkel geraadpleegd artikel is gedaan. Er wordt aangenomen dat als een zaad verdwenen is, dit direct is opgegeten door de predator.



Tevens is er weinig onderzoek verricht naar zaadpredatie in de gematigde streken. Klomp en Meyden (1985) noemen dit zelfs één van de minst onderzochte onderdelen in de populatie-dynamica van planten in Nederland. Het onderzoek naar zaadpredatie dat in Europa is uitgevoerd komt voornamelijk uit Zweden en Denemarken. In beide landen is dit onderzoek uitgevoerd naar *Fagus sylvatica* L. (Linnard, 1987; Nilsson en Wästljung, 1987). Daarnaast is er onderzoek naar zaadpredatie uitgevoerd bij *Quercus douglasii* en andere familieleden (Borchert et al., 1989). De meeste onderzoeksresultaten van zaadpredatie komen hoofdzakelijk uit de tropen (Janzen, 1972; Smith, 1987) en hebben een aantal theorieën over zaadpredatie en zaadverspreiding opgeleverd.

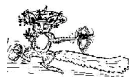
1.2.1 Het dichtheids- en afstandafhankelijk zaadpredatiemodel

Janzen (1970) meent dat in natte, tropische laaglandbossen de vele boomsoorten, de lage dichtheid per soort en de meer gelijkmatige verspreiding van de volwassen bomen grotendeels het resultaat zijn van twee processen. Ten eerste neemt het aantal zaden af met de afstand van de moederboom, ten tweede zijn de moederboom en de zaden het voedsel van vele gastheer-specifieke parasieten en predatoren. Het effect van afstandafhankelijke predatoren is dat met een toenemende afstand tot de moederboom het zaad grotere kans heeft om te overleven. 'Het negatieve effect van deze dieren op het populatie herstel door de moederboom neemt af met de toenemende afstand van de juveniele bomen tot de moederboom en andere volwassen bomen' (Janzen 1970, blz 501, vrij vertaald). Daarbij kan de predator de moederboom als 'vlag' gebruiken. Het effect van dichtheidafhankelijke predatoren is dat met een afnemende dichtheid van de zaden de overlevingskans van het zaad groter wordt. Met name de dichtheidafhankelijke predatoren zouden een grote afstand tussen zaailingen en volwassen bomen moeten veroorzaken omdat de afstandafhankelijke predatoren niet verder dan een bepaalde afstand zoeken. Dichtheidafhankelijke predatoren eten zaden tot dat een bepaalde dichtheid is bereikt waaronder verder zoeken naar zaad niet langer winstgevend is. Daarom is de grootte van de zaadproduktie en de afstand van het zaad tot de moederboom niet belangrijk voor dichtheidafhankelijke predatoren.

Een mogelijke effectieve strategie tegen zaadpredatoren is het masten. Dit heeft het voordeel dat de predatoren in het mastjaar voldoende voedsel kunnen vinden, maar in overige jaren sterven van de honger. Doordat tijdens een mastjaar ruim voldoende voedsel voor de predatoren aanwezig is kan een groter deel van de zaden overleven en mogelijk kiemen. Door het te weinig aan voedsel worden de predatorpopulaties in de tussen liggende jaren gereduceerd, met als gevolg dat in mastjaren de predatorpopulaties niet zo snel kunnen groeien om alle zaden/vruchten op te kunnen eten. De tussenliggende jaren kunnen tevens door de bomen gebruikt worden om reserves aan te leggen voor de volgende mast. 'De temporele ruimte van mastjaren is mogelijk een compromis tussen de noodzaak om predatie te reduceren en de behoefte om mogelijkheden van reproductie te maximaliseren (Fenner 1985, blz 33-34). Het synchroon verlopen van mastjaren bij verschillende soorten kan bereikt worden door een genetisch vastgelegde, gezamenlijke 'reach' op een aanwijzing uit de omgeving (bijv. bepaalde weercondities die verschijnen met een bepaalde frequentie). Op basis van een wiskundig model voorspelt Waller (1979, in Fenner 1985) dat masten het meest waarschijnlijk is bij soorten die lang leven, langzaam groeien, laat in de successie optreden, relatief grote zaden hebben en pas laat met de zaadproduktie beginnen.

1.2.2 Het dominantie zaadpredatie model

Uit onderzoek in mangrove-bossen in Australië blijkt dat er een relatie bestaat tussen de dominantie van de boomsoort en de mate van zaadpredatie (Smith, 1987). Over het algemeen was de predatie lager naar mate de dominantie van de soort in het kronendak hoger was. Het onderzoek van Smith et al. (1989), uitgevoerd in Maleisië en Australië, ondersteunt het dominantie-predatie model gedeeltelijk. Echter het onderzoek dat zij uitgevoerd hebben in Florida en Panama ondersteunt het model niet. Dit model is ontstaan doordat geen enkele hypothese op dat moment adequaat het distributie patroon van door getijde beïnvloedde mangrove bossen kon verklaren. Voorgaande modellen of hypothesen verklaren de distributie door de fysiologische aanpassingen van



de boomsoorten aan zoutgehalte, getijdrequentie of door de sortering van de zaden door de getijde, gebaseerd op de grootte van het zaad.

1.3 Zaadpredatie op Beuk (*Fagus sylvatica*) en Zomereik (*Quercus robur*)

De vruchten van *Fagus sylvatica* en *Quercus robur* worden, na verspreiding, voornamelijk gepredeerd door muizen en vogels (Nilsson, 1985; Weeda, 1985) en waarschijnlijk ook door eekhoorns en kabouters. Daarbij lijkt de tendens te bestaan dat met een toenemende hoeveelheid vruchten, het percentage verwijderde vruchten afneemt. Ondanks de kwalitatieve verschillen tussen vruchten van *Fagus sylvatica* en *Quercus robur* (zie Tabel 1) worden de vruchten van de *Quercus robur* evenveel gepredeerd als de vruchten van de *Fagus sylvatica*. De snelheid waarmee de vruchten verdwijnen is voor *Quercus robur* en *Fagus sylvatica* gelijk (100% in 2 dagen). Uit een studie van Borchert et al. (1989) blijkt dat vogels een laag aandeel hebben bij de predatie van vruchten van *Quercus douglasii*. Muizen waren vooral belangrijk in het reduceren van op het grondoppervlak liggende eikels.

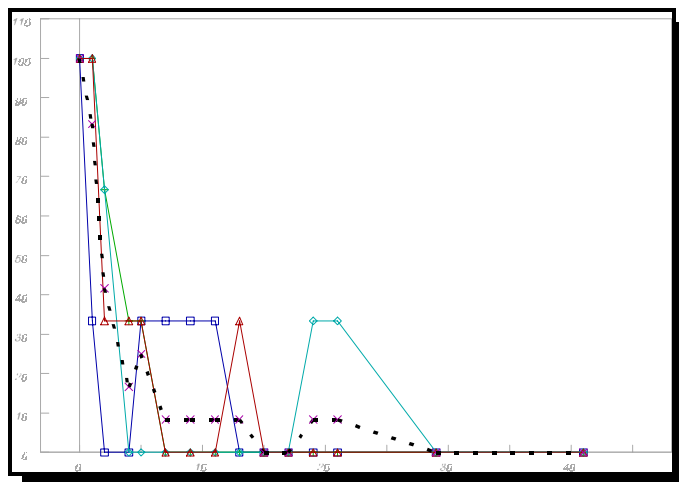
Tabel 1 Karakteristieken van de zaden van *Fagus sylvatica* en *Quercus robur* (Jensen, 1985)

	Gewicht (g dwt/ zaad)	N (mg/ zaad)	N (%)	Energie (kcal/ zaad)	Energie (kcal/ g dwt)	As (%)	Phenol (E 1% 1 cm)
<i>Fagus sylvatica</i>	0.097	4.6	4.78	0.68	7.02	3.9	4.52
<i>Quercus robur</i>	1.231	15.0	1.22	5.68	4.62	2.0	11.52

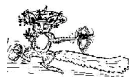
Omdat er een beperkte hoeveelheid informatie beschikbaar is over (de opzet van) onderzoek naar zaadpredatie, is besloten eerst een oriënterende proef uit te voeren met *Quercus robur* en *Fagus sylvatica*, van 6 mei -

18 juni 1991 in het bos op de Wageningse Berg (ten zuiden van de Ritzema Bosweg en ten noordoosten van de Oranjelaan). Hierbij is vooral gelet op mogelijke problemen bij onderzoek. De waarnemingen van deze twee proeven worden gepresenteerd in Bijlage 1.3 Gegevens van de oriënterende proef. Tijdens de oriënterende proef komen de volgende problemen ter sprake:

- Bij een dichtheid van 10 zaden/m² wordt een sterke variantie in het percentage overgebleven zaden waargenomen. Dit is zeer duidelijk waarneembaar bij vrijwel alle plots met beukenootjes omdat er door een beperkte hoeveelheid beschikbare beukenootjes van kleine plots gebruikt wordt gemaakt (zie Figuur 1, rond Dag 1 en Dag 20). Deze variantie kan alleen maar worden ondervangen indien er gebruikt wordt gemaakt van meer en/of grotere plots. Aangezien dit zou betekenen dat er meer tijd en materiaal beschikbaar zou moeten zijn dan er is, is besloten deze dichtheid af te laten vallen in het werkelijke onderzoek. Tevens valt *Fagus sylvatica* af omdat er onvoldoende beukenootjes aanwezig zijn.
- Soms neemt het percentage overgebleven beukenootjes en eikels toe in de tijd (zie Figuur 1, Plot 10.3 interval Dag 17-19 en Plot 10.4 interval Dag 11-13). Dit komt hoofdzakelijk door een onduidelijke definitie van kiemkrachtig zaad waardoor variantie in het waarnemen ontstaat. Ook rollen er zaden

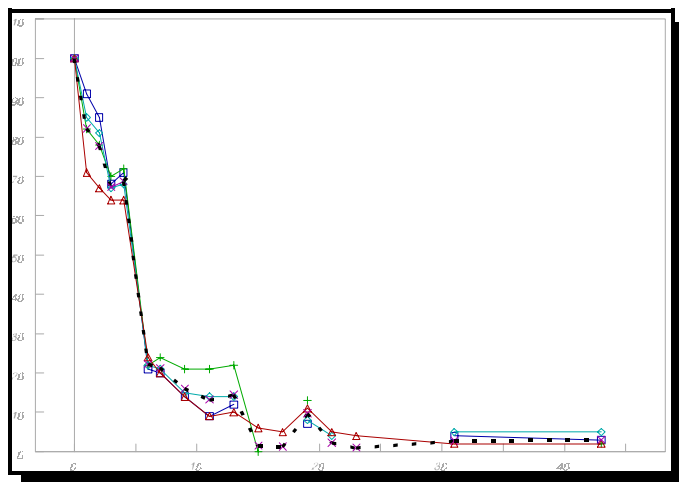


Figuur 1 Afname van het aantal beukenootjes over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 10 zaden/m²

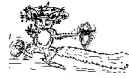


tussen de dikke laag bladafval die bij verstoring van de plots (her)ontdekt worden. Dit probleem wordt bij de uiteindelijke proef ondervangen door de plots van bladafval te schonen en een eenvoudige definitie van kiemkrachtig zaad te gebruiken (kiemkrachtig zaad is al het aanwezige zaad dat voor minder dan 50% is aangevreten).

- Regelmatig zijn plots moeilijk of niet terug te vinden. Dit komt omdat gebruik is gemaakt van (te) donkere markeringen en door de toenemende bedekking van de bodem door de kruidenlaag in de opstand. Hierdoor ontbreken soms belangrijke gegevens voor het onderzoek (zie Figuur 2, Plots 100.1, 100.2 en 100.3 interval Dag 13-31) of raken plots verstoord. Dit probleem is echter relatief makkelijk te ondervangen door het gebruik van lichte markeringen (blankhouten paaltjes) op de belangrijke punten in het terrein en op de hoeken van de verschillende plots.



Figuur 2 Afname van het aantal eikels over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 100 zaden/m²



2 Zaadpredatie op *Quercus robur*

Gebaseerd op de oriënterende proef (paragraaf 1.3) en de achtergrondinformatie (paragraaf 1.2) is de uiteindelijke proef als volgt opgezet.

2.1 Proefopzet

In het bos op de Wageningse Berg (ten zuiden van de Ritzema bosweg en ten noordoosten van de Oranjelaan) is van 29 juli tot en met 1 september 1991 in een ogenschijnlijk geschikte en homogene eikenopstand een vierkant uitgezet van 20 x 18 m (Figuur 3). Dit vierkant is onderverdeeld in 6 blokken van 10 x 6 m. Elk blok bevatte 15 vakken van 2 x 2 m met daarin proefplots van 1 x 1 m. Er is voor een opzet van proefplots in een groter vak gekozen omdat hierdoor de randeffekten van naast elkaar liggende proefplots worden verminderd; daarnaast wordt de controle van aangrenzende vakken vereenvoudigd.

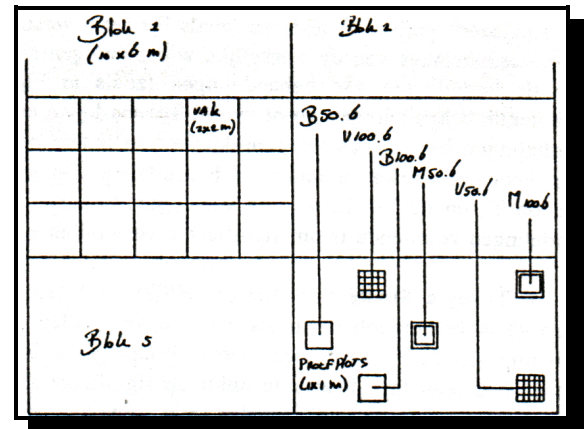
Via loting (zonder teruglegging) worden de behandelingen toegewezen aan de proefplots. De proefplots die door loting zijn aangewezen worden eerst vrij gemaakt van aanwezige eikels en bladafval alvorens de vruchten werden uitgelegd. De toegepaste behandelingen bestaan uit een variatie in dichtheid van de eikels (50 en 100 eikels/m²) en bescherming van de vruchten met behulp van gaas (dubbelgeslagen; maaswijdte ± 1,5 cm) waarbij de proefplots werden overspannen met gaas op ± 7 cm boven de grond (de V-plots) of omspannen met gaas waarbij het gaas ± 10 cm in de grond werd gegraven (de M-plots). Door de proefplots te om- of overspannen werd aangenomen dat resp. Vogels en Muizen niet bij de aanwezige vruchten konden komen. Daarnaast wordt van iedere dichtheid referentieplots aangelegd die niet beschermd worden door gaas (de B-plots).

In de beginfase van de proef wordt om de dag gecontroleerd hoeveel vruchten nog aanwezig zijn. Deze frequentie wordt tegen het einde van de proef verminderd tot 1 à 2 keer per week (zie Bijlage 2 Gegevens van de proef 'zaadpredatie op *Quercus robur*'). Hierbij wordt het aantal aanwezige zaden geteld, lege schillen en gepredeerde eikels verwijderd en worden verstoringen en opmerkingen genoteerd.

2.2 Resultaten

Een gedeelte van de proef is (waarschijnlijk) mislukt omdat er in de omgaasde plots regelmatig aangevreten eikels worden gevonden. Dit duidt erop dat de muizen toch kans hebben gezien om deze plots binnen te dringen; er is zelfs een muizehol aangetroffen in één van de omgaasde plots. Ook worden er bij geen enkele waarneming vogels aangetroffen in de opstand. Dit lijkt erop te wijzen dat de beproefde opstand op dit moment (29 juli - 1 september 1991) niet aantrekkelijk is voor vogels. Toch worden deze plots wel gebruikt bij het vergelijken van de behandelingen, maar zal er rekening worden gehouden met het feit dat er verstoring heeft plaatsgevonden.

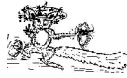
De waarnemingen geven een logistische afname van de vruchten in de tijd te zien volgens 6. Deze formule bevat 2 belangrijke variabelen, de A- en de K-variabele. De A-variabele is de horizontale asymptoot van y; dat wil zeggen dat y niet onder de waarde A zal komen. Een waarde voor A = 0,1 (10%) wil zeggen dat 10% van de oorspronkelijke eikels zijn blijven liggen, A = 1 (100%) wil zeggen dat geen enkele eikel is gepredeert. De waarde voor de K-variabele zegt iets over de helling waarmee de functie daalt. Is de waarde laag dan daalt de functie langzaam, is de waarde hoog dan daalt de functie snel. Naast de A- en K-variabelen wordt er ook gekeken naar het tijdstip (en logaritmisches



Figuur 3 Schematische tekening van de proefopzet

$$y = A \frac{1}{1 + e^{(1/A) K \log(T/T_0)}}$$

Formule 1



tijdstip) waarop 50% van de vruchten verdwenen is (resp. T_{50} en $\text{Log}T_{50}$); de (logaritmische) halfwaardetijd. Met behulp van deze waarden kunnen de karakteristieken van de verschillende plots beter beschreven worden.

Met behulp van het computerpakket S.A.S. is door de punten van de temporele waarnemingen van elke plot zo goed mogelijk een lijn 'gefit', dit wil zeggen dat een lijn wordt getrokken (volgens 6) waarvan de standaarddeviatie van de (door de computer geschatte) variabelen t.o.v. de punten zo klein mogelijk is (zie bijlage 3 voor de gebruikte computer programma's). De waarden van bovengenoemde variabelen die per plot door de computer geschat zijn worden met behulp van de Studentized Tukey's Range Test getoetst.

Over het algemeen lopen de 'gefitte' lijnen na verloop van tijd allemaal naar de x-as ($A = 0$, alle zaden zijn gepredeerd). Hierdoor levert deze variabele in deze proef geen significant verschil op tussen de verschillende behandelingen. Tevens zijn de T-waarden dusdanig aangepast dat T_0 een waarde heeft van 0 (de dag waarop de zaden zijn uitgelegd (T_0) wordt gesteld als 0). Hierdoor is het mogelijk om Formule 1 te vereenvoudigen tot Formule 2.

$$y = \frac{1}{1 + e^{K \log T}}$$

Formule 2

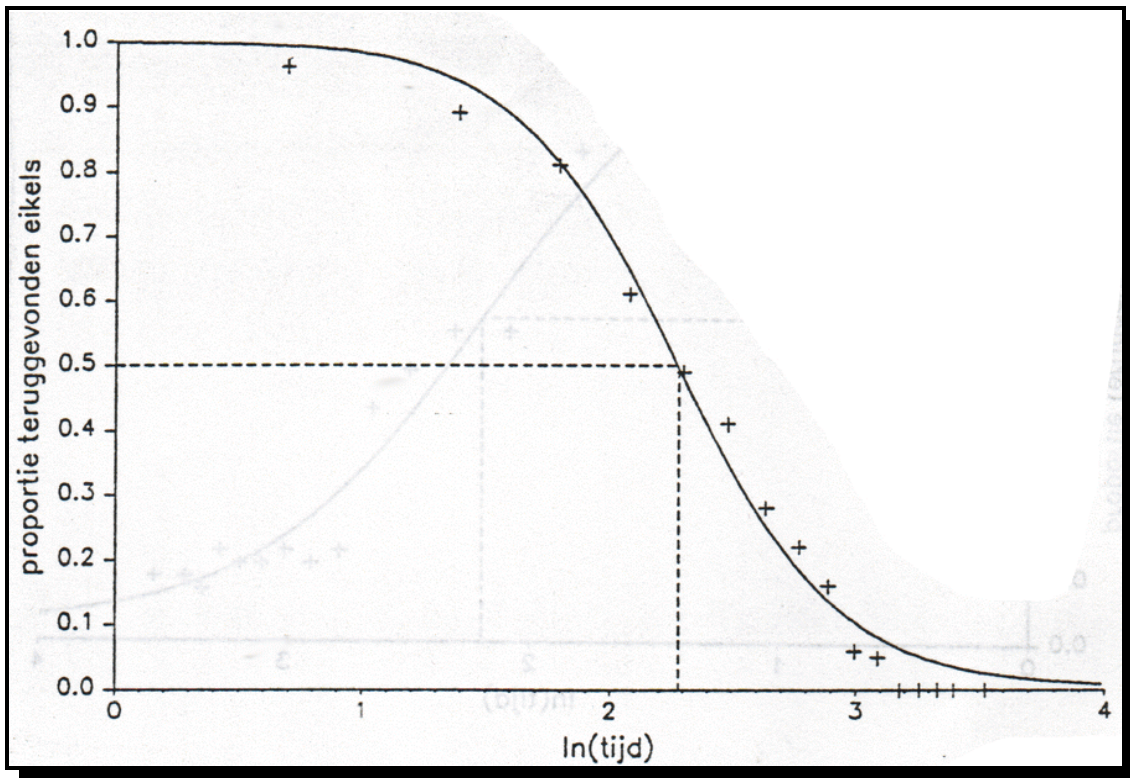
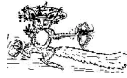
Aan de hand van 4 'gefitte' lijnen (Figuur 4 t/m Figuur 7) kunnen verschillende punten nader worden belicht. Sommige lijnen zijn beter 'gefit' dan anderen (zoals Figuur 6 versus Figuur 4), ze 'passen beter'. Uiteraard zijn bij dit soort lijnen de standaarddeviaties van de werkelijke waarnemingen t.o.v. de fictieve lijn kleiner. Ook is er soms een sterke variantie tussen de herhalingen van behandelingen (zoals in Figuur 4 en Figuur 5), waardoor de standaarddeviatie van de verschillende behandelingen groot wordt. Tevens lopen enige plots niet naar 0 (bijv plot M100.1; zie Figuur 6), maar uit de herhalingen blijken dat het gemiddelde van iedere behandeling in de loop van de tijd de 0 nadert. Al deze punten zorgen voor een sterke variantie per behandeling. Dit wordt vooral duidelijk aan de hand van de meetbare verschillen tussen de T_{50} en de $\text{Log}T_{50}$ van de verschillende plots. Het is echter de vraag of de variantie tussen de verschillende behandelingen voldoende is om significante verschillen aan te tonen.

Via de Tukey's Studentized Range (HSD) Test (zie Tabel 2 en Bijlage 4) is het mogelijk om significante verschillen aan te tonen met behulp van de P-waarden en Tukey Grouping van bovengenoemde variabelen (een lage P-waarde duidt op significant verschil en de Tukey Grouping geeft gemiddelden met onvoldoende significant verschil dezelfde letter). Aan de hand van deze P-waarden en Tukey Grouping worden de verschillende beschermingen en dichtheden met elkaar en de referentieplots vergeleken. Hierbij zijn alleen de K-variabele, de T_{50} en $\text{Log}T_{50}$ te gebruiken om de behandelingen te toetsen op voorkomen van significante verschillen (zie Tabel 2) omdat de A-variabele bij alle beschermingen en dichtheden naar 0 loopt en zodoende afvalt.

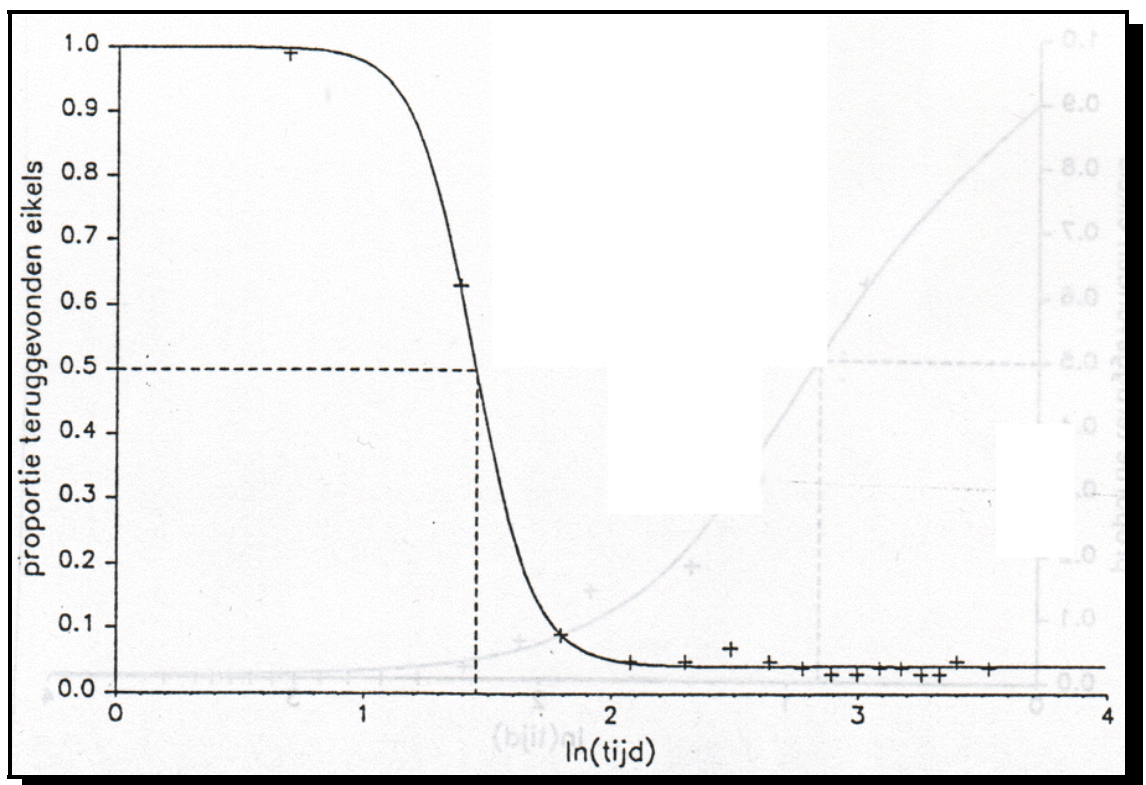
Tabel 2 De P-waarden van de waarnemingen

Bron	Afhankelijke variabelen		
	$\text{Log}T_{50}$	T_{50}	K
Blok	0.013	0.007	0.669
Bescherming	0.004	0.002	0.014
Dichtheid	0.781	0.995	0.829

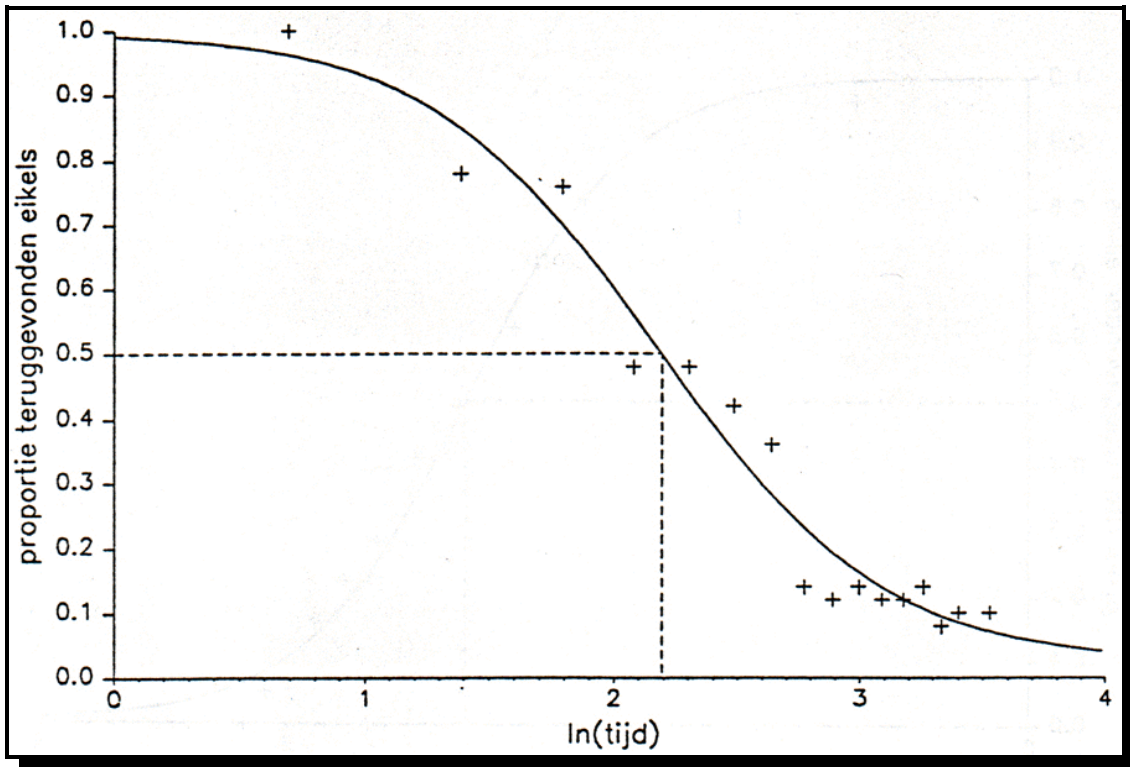
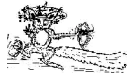
Uit toetsing van de variabelen T_{50} en $\text{Log}T_{50}$ blijkt dat zowel tussen de beschermingen als tussen de blokken significante verschillen bestaan (P is resp. 0.002 en 0.007 voor T_{50} en 0,004 en 0,013 voor $\text{Log}T_{50}$). Tussen de dichtheden bestaat geen verschil (P = 0.995 en 0.78). Voor de beschermingen is geen verschil aantoonbaar tussen de V en M-beschermingen terwijl beide wel verschillen met de B-bescherming. Toetsing van de K-parameter geeft zwakke significante verschillen tussen de beschermingen maar niet tussen de blokken en de dichtheden (P resp. 0.014, 0.669 en 0.829). Ook hier verschillen de B en M-beschermingen niet onderling; uitsluitend de B en V-beschermingen verschillen onderling.



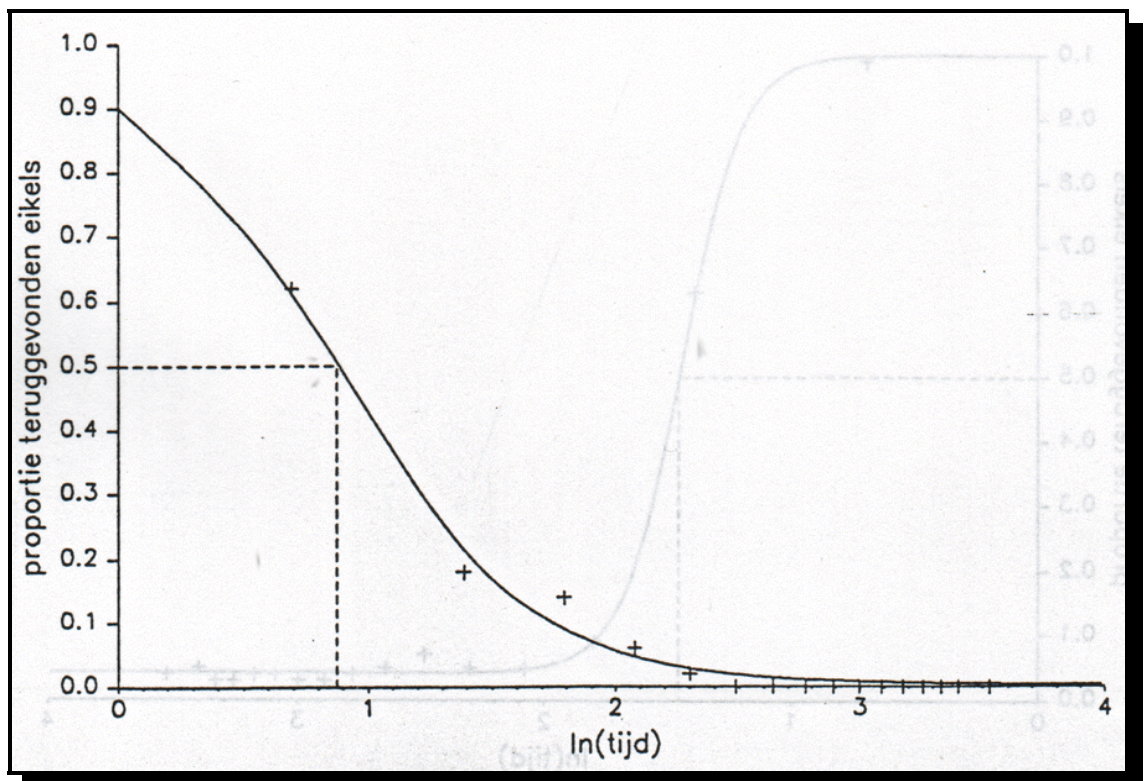
Figuur 4 Afname van het aantal eikels over de (ln) tijd van omgaast plot No. 1 met een dichtheid van 100 zaden/m²



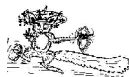
Figuur 5 Afname van het aantal eikels over de (ln) tijd van overgaast plot No. 1 met een dichtheid van 100 zaden/m²



Figuur 6 Afname van het aantal eikels over de (ln) tijd van referentieplot No. 3 met een dichtheid van 50 zaden/m²



Figuur 7 Afname van het aantal eikels over de (ln) tijd van referentieplot No. 6 met een dichtheid van 50 zaden/m²



3 Conclusies en discussiepunten

In relatie tot de vragen waar dit onderzoek zich op richt kan geconcludeerd worden dat voor het onderzoeksobject in het Wageningse Bos op het tijdstip van onderzoek (29 juli - 1 september 1991) geldt:

- Binnen een korte periode (± 40 dagen) zijn vrijwel alle eikels verdwenen. Gebaseerd op deze feiten kan men zeggen dat predatie voor eikels inderdaad een dermate regulerende factor is, dat hierdoor een sterke reductie optreedt van de hoeveelheid kiembare eikels.
- Er zijn geen aanwijzingen gevonden die op verschillende predatie-intensiteiten per bescherming duiden. Waarschijnlijk is de predatie van eikels dan ook niet dichtheidafhankelijk.
- Predatie van eikels vindt waarschijnlijk voornamelijk door muizen plaats.

Vraag blijft natuurlijk in hoeverre het gekozen tijdsinterval invloed heeft gehad op het gedrag van eerdergenoemde predatoren. In deze periode zijn er van nature weinig/geen zaden aanwezig, zodat verschillende predator(groep)en niet bekend zijn met het aanbod van zaden tijdens de proef. Hierdoor kunnen meer invloeden verwacht kunnen worden van de meer opportunistische zaadpredatoren.

Tevens moet hier nogmaals benadrukt worden dat de proef gedeeltelijk mislukt is, wat afdoet aan de waarde van dit onderzoek. Omdat er tijdens de periode van waarnemingen geen vogels zijn aangetroffen in de bemonsterde opstand kan weinig gezegd worden over de invloed van vogels op de predatie van eikels. Dit wordt gesteund door het feit dat muizen hebben weten door te dringen in de omgaasde (V-)plots.

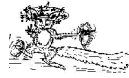
Het significante verschil van $(\text{Log})T_{50}$ tussen de blokken duidt erop dat de opstand niet zo homogeen is als (op het oog) is aangenomen¹. Blijkbaar spelen andere factoren (zoals bijvoorbeeld bodemgesteldheid) een beduidende rol in de heterogeniteit van een opstand. Verder onderzoek naar deze factoren is vermoedelijk zeer interessant. Het significante verschil (zij het soms zwak) van $(\text{Log})T_{50}$ en K tussen de referentieplots en de om- en overgaasde plots maar niet tussen de om- en overgaasde plots duidt in eerste instantie op een verstoring die optreedt door het gebruik van gaas; misschien heeft het gebruik van gaas in de proef voor een significante afwijking gezorgd met de referentieplots. Een andere mogelijkheid, significant verschil door predatie, zou via een nieuwe proef bekeken moeten worden omdat, in dit opzicht, deze proef onvoldoende geslaagd is.

Mede doordat de predatie waarschijnlijk niet dichtheidafhankelijk is, en er vanuit gaande dat alle gepredeerde zaden daadwerkelijk zijn opgegeten, is het mogelijk dat in het eerst volgende voorjaar (als de zaden zouden kiemen) geen enkel levensvatbaar zaad meer over is. Toch moet nog opgemerkt worden dat veel eikels begraven en niet meer teruggevonden worden (Bossema 1979), waardoor een aantal eikels toch de kans krijgt om te kiemen.

Interessant is de vraag of muizen opportunistisch zijn. Mede doordat predatie van eikels niet dichtheid-afhankelijk lijkt te zijn, is het mogelijk dat muizen de eikels prederen die ze vinden om er een gedeelte van direct op te eten en een gedeelte te bewaren als voorraad (waarvan een gedeelte niet wordt opgegeten omdat er voldoende voedsel is of vergeten wordt).

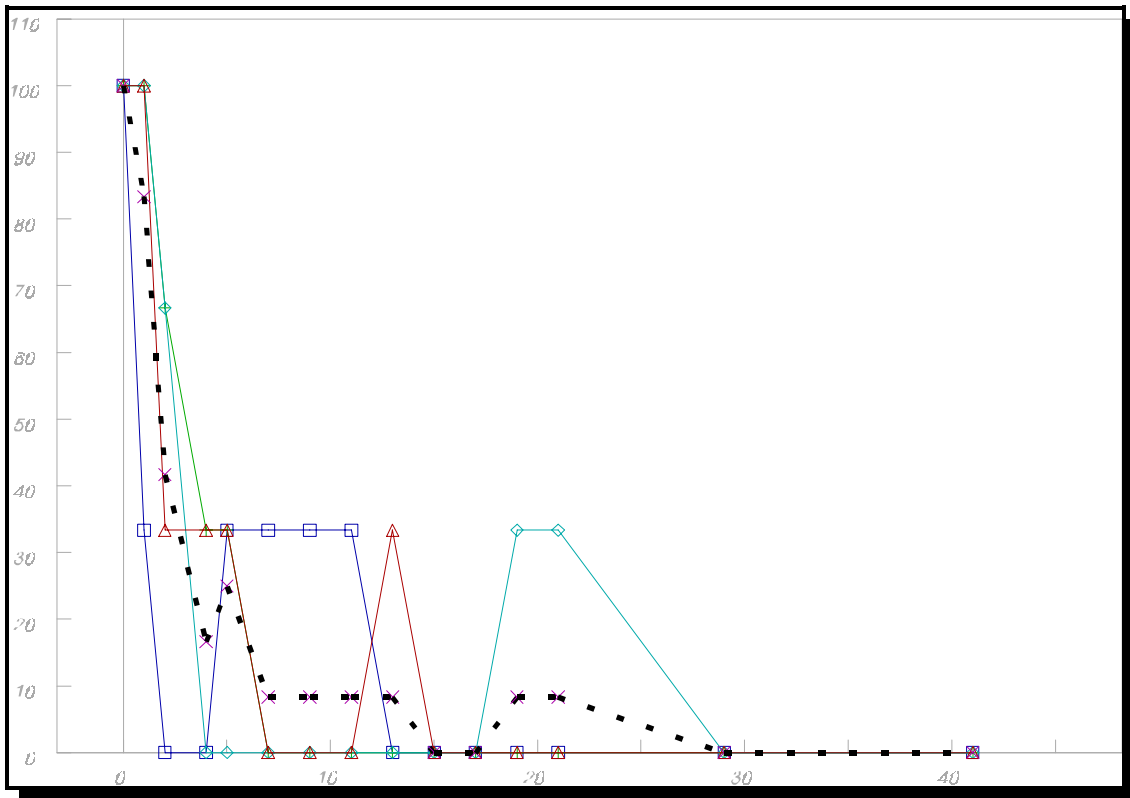
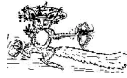
In beide bovenstaande punten zou masten dan een aanpassing kunnen zijn op de predatie van eikels (in een mastjaar wordt meer zaad geproduceerd dan de predator-populatie kan prederen). In beide gevallen zou masten tot doel hebben om meer eikels te produceren dan er gepredeert kunnen worden.

¹ Misschien dat de locatie van territorium of muizenholen heterogeniteit veroorzaakt

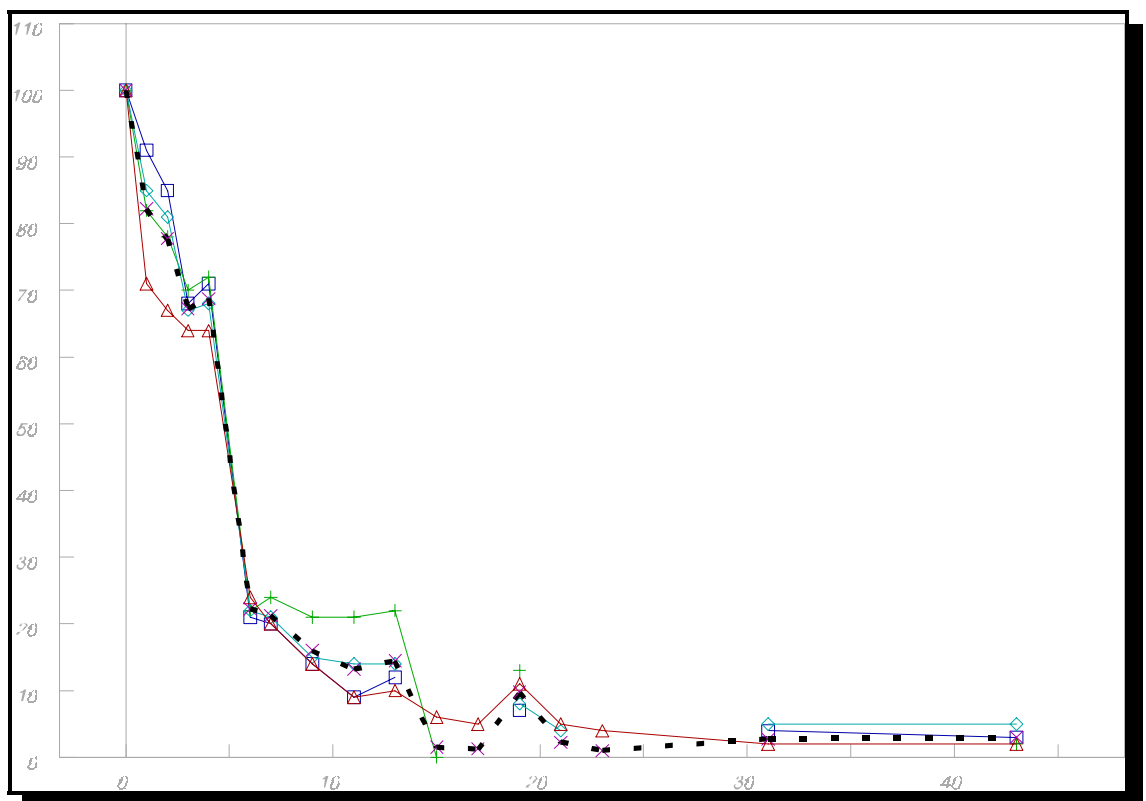


Literatuurlijst

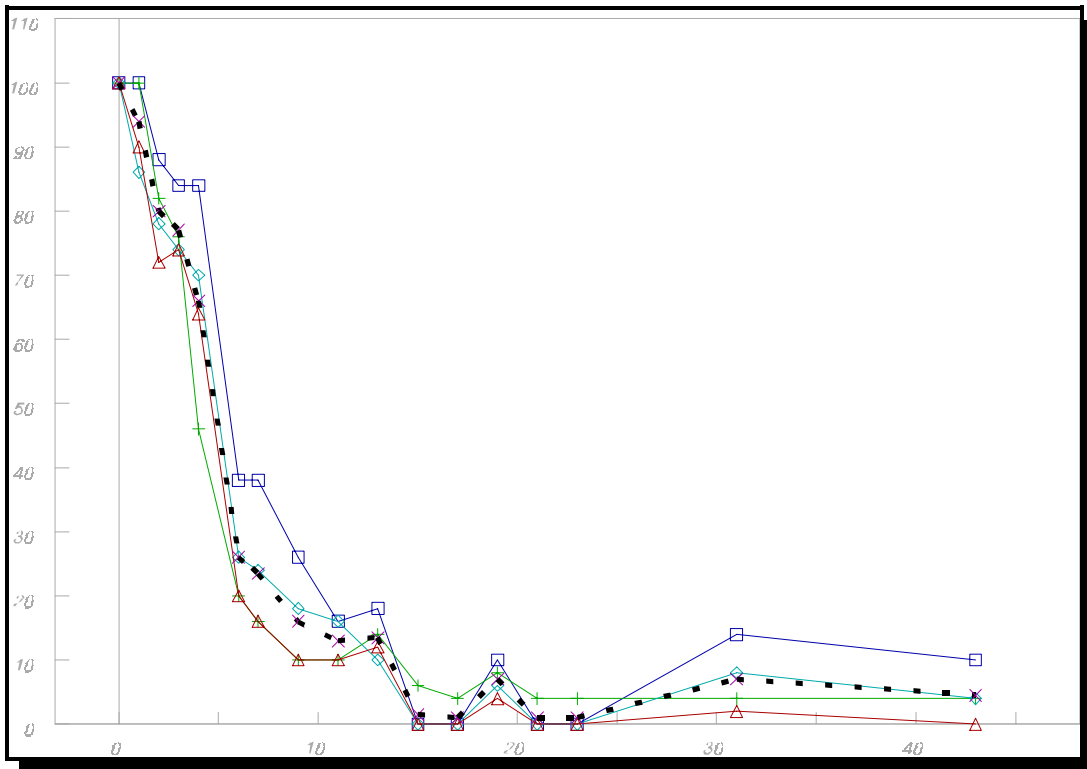
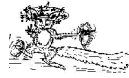
- Anderson, A.N. 'Pre-dispersal seed losses to insects in species of *Leptospermum* (Myrtaceae)', Australian journal of ecology, vol. 14, 1989, p. 13-18.
- Boeijink, D.E., N.R. de Graaf, B. Schalk, en E.C. Wilderink. Syllabus Boomvermeerdering (F500-315), 5^e druk, Sectie Bosteelt en Boscologie, Landbouwniversiteit Wageningen, 1990.
- Borchert, M.I., F.W. Davis, J. Michaelsen en L.D. Oyler. 'Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*)', Ecology, vol. 70, 1989, no. 2, p. 389-256.
- Bossema, I. Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. Leiden: E.J. Brill, 1979. 117 p.
- DeGange, A.R., J.W. Fitzpatrick, J.N. Layna en G.E. Woolfenden. 'Acorn harvesting by Florida Scrub Jays', Ecology, vol. 70, 1989, no. 2, p. 348-356.
- Fenner, M. Seed ecology. Outline studies in ecology. London etc.: Chapman and Hall, 1985. 151 p.
- Gashwiler, J.S. 'Conifer seed survival in a Western Oregon clearcut', Ecology, vol. 48, 1967, no. 3, p. 431-433.
- Graber, R.E. Seed losses to small mammals after fall sowing of pine seed. Upper Darby: s.n., 1969. 16 p.
- Harper, J.L. Population biology of plants. London: Academic press, 1977.
- Hart, A.C., H.G. Abbott en E.R. Ladd. Do small mammals and birds affect reproduction of spruce and fir? Upper Darby: s.n., 1968. 8 p.
- Janzen, D.H. 'Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest', Ecology, vol. 53, 1972, p. 350-361.
- Jensen, T.S. 'Seed-seed predator interactions of European Beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*', Oikos, vol. 44, 1985. p. 149-156.
- Klomp, H. en E. van der Meijden. 'Populatiodynamica', p. 156-187. In: Inleiding tot de oecologie, Bakker, K., Th.E. Cappenberg, N. Croin Michielsen, A.H.J. Freijsen, P.H. Nienhuis, J.W. Woldendorp en J.J. Zijlstra (Red.). Utrecht etc.: Bohn, Scheltema en Holkema, 1985.
- Lambert, F.R. 'Pigeons as seedpredators and dispersers of figs in a Malaysian lowland forest', Ibis, vol. 131, 1989, no. 2, p. 521-527.
- Linnard, S. 'The fate of beech mast', Quarterly journal of forestry, 1987, no. 131, p. 37-41.
- Nilsson, S.G. 'Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals', Oikos, vol. 44, 1985. p. 157-164.
- Nilsson, S.G en U. Wästljung. 'Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches', Ecology, vol. 68, 1987, no. 2, p. 260-265.
- Schupp, E.W. 'Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree', Ecology, vol. 71, 1990, no. 2, p. 504-515.
- Smith, T.J.^{III} 'seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forests', Ecology, vol. 68, 1987, no. 2, p. 266-273.
- Weeda, E.J. Nederlandse oecologische flora. Wilde planten en hun relaties 1. Amsterdam: I.V.N., 1985. 304 p.
- Wilson, C.G. 'Post-dispersal seed predation of an exotic weed, *Mimosa pigra* L., in the Northern Territory (Australia)', Australian journal of ecology, vol. 14, 1989, p. 235-240.



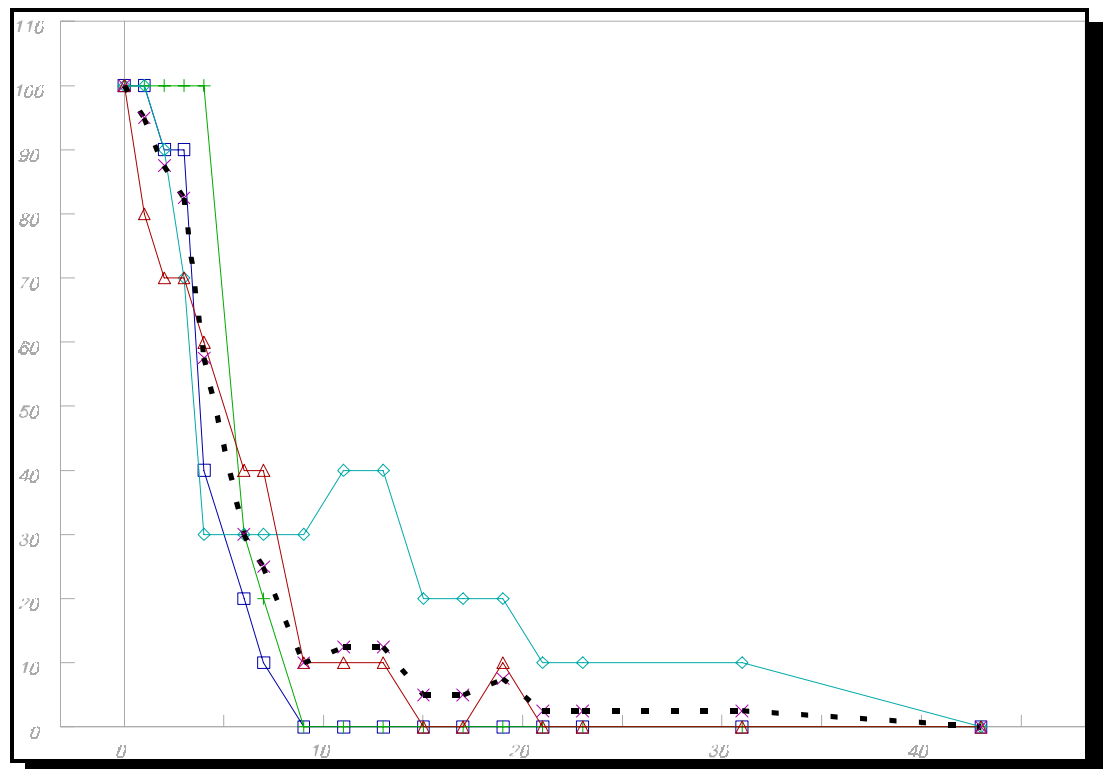
Figuur 10 Afname van het aantal beukenootjes over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 10 zaden/m²



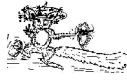
Figuur 11 Afname van het aantal eikels over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 100 zaden/m²



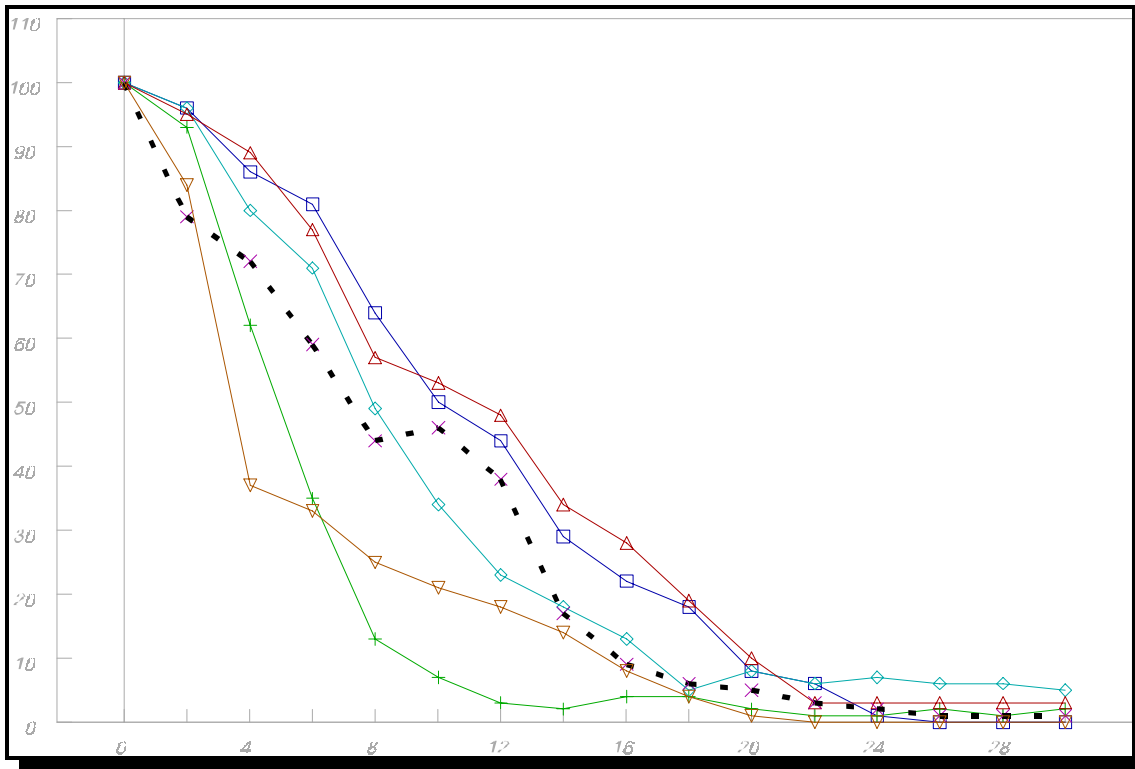
Figuur 12 Afname van het aantal eikels over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 50 zaden/m²



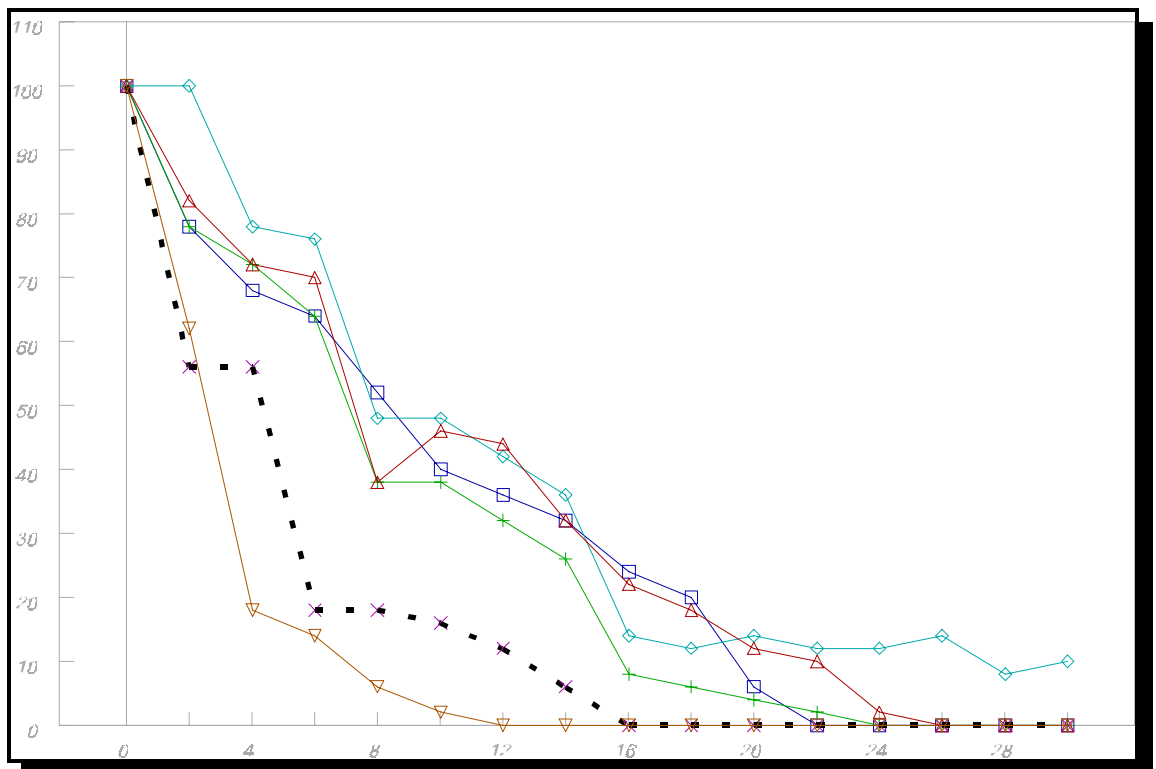
Figuur 13 Afname van het aantal eikels over de tijd van de oriënterende plots met een dichtheid van 10 zaden/m²



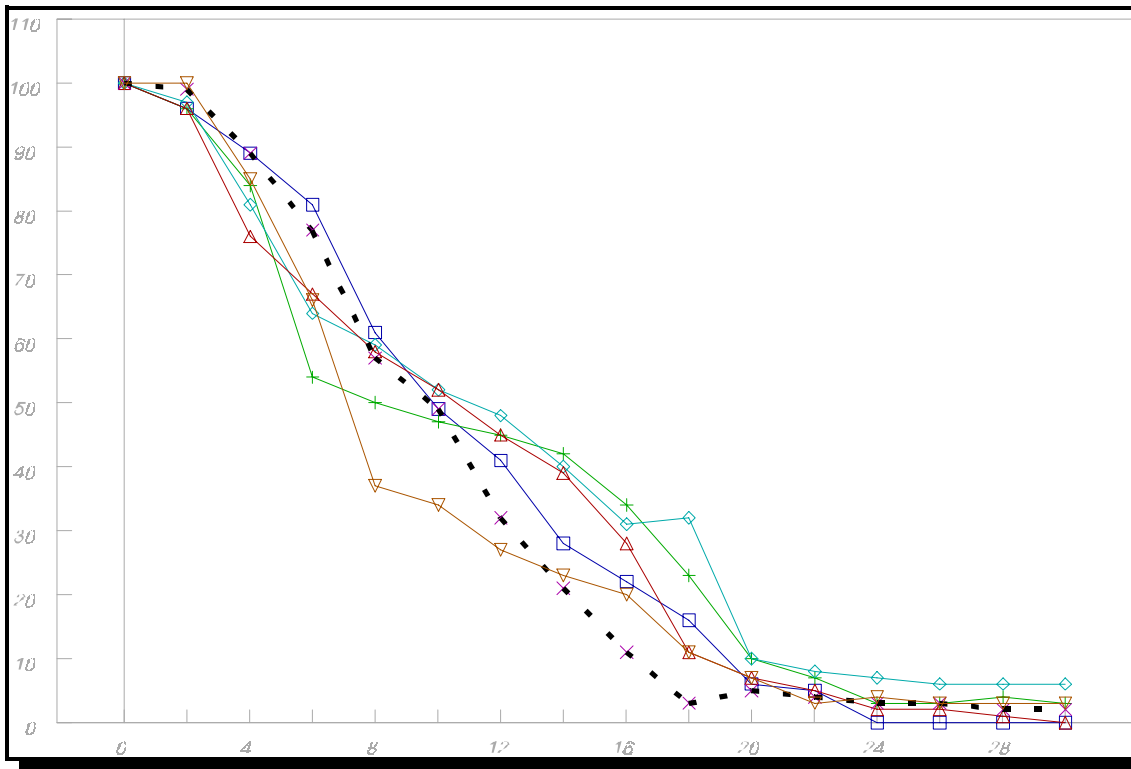
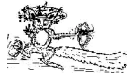
Bijlage 2 Gegevens van de proef 'zaadpredatie op *Quercus robur*



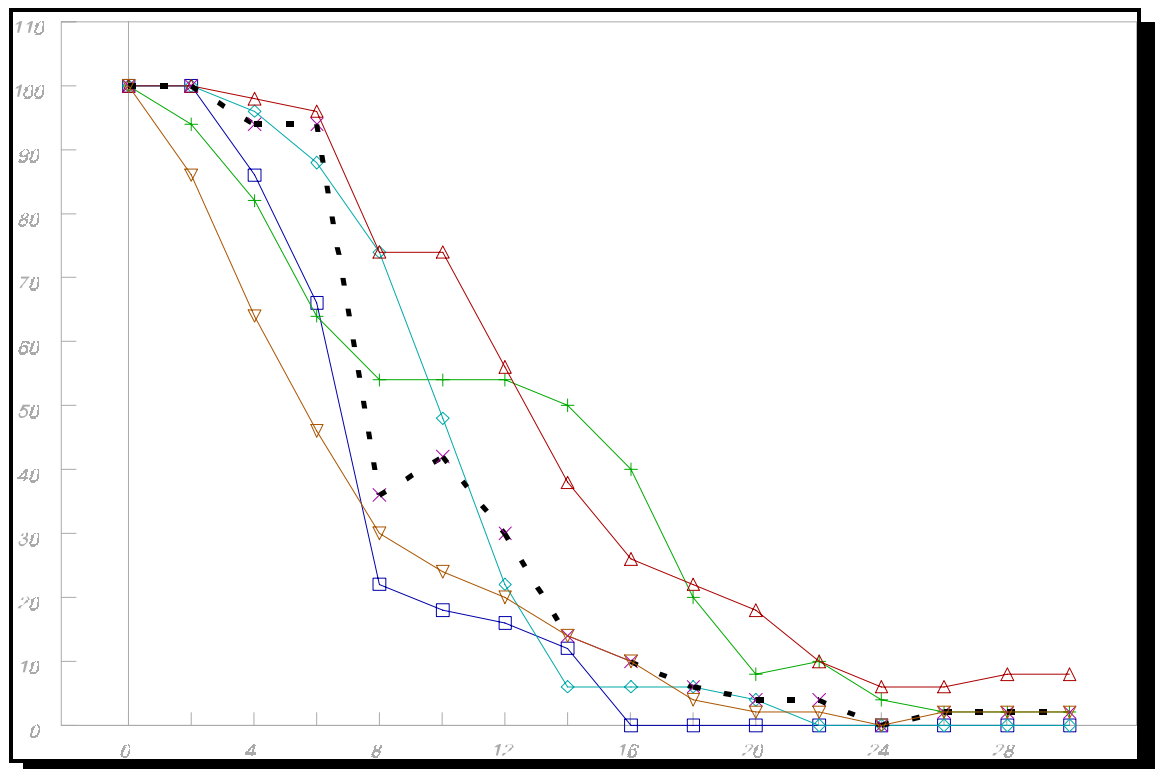
Figuur 14 Afname van het aantal eikels over de tijd van de referentieplots met een dichtheid van 100 zaden/m²



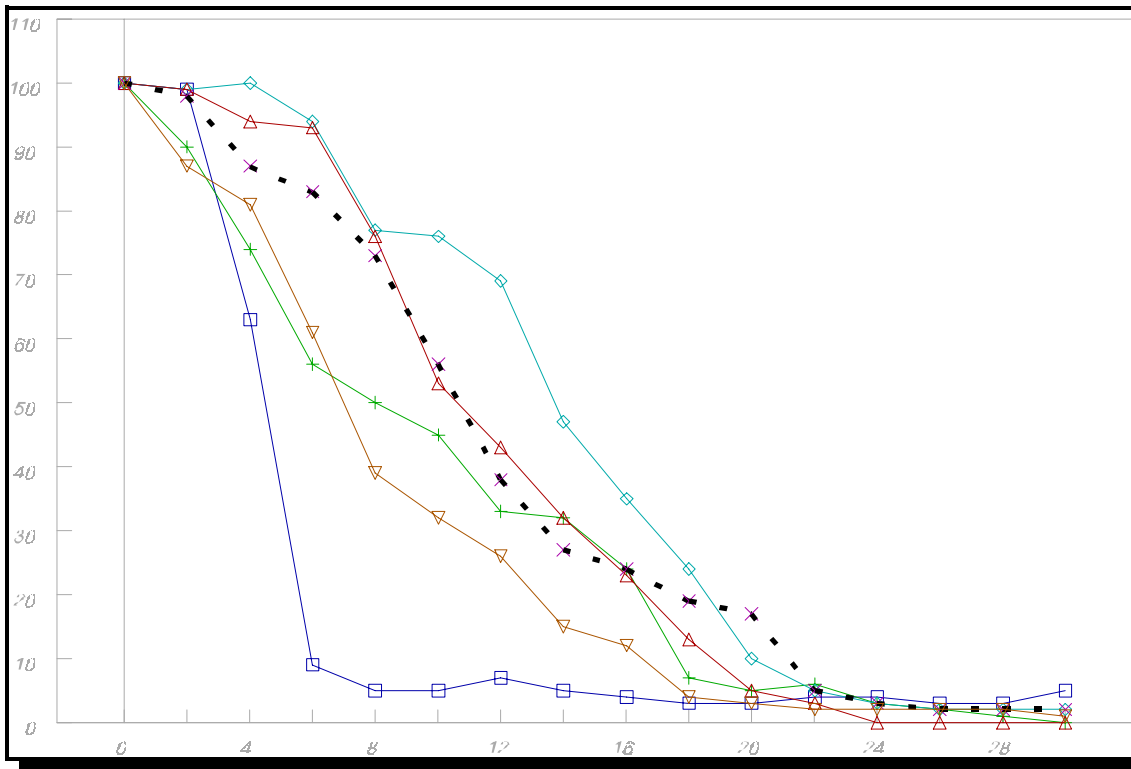
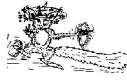
Figuur 15 Afname van het aantal eikels over de tijd van de referentieplots met een dichtheid van 50 zaden/m²



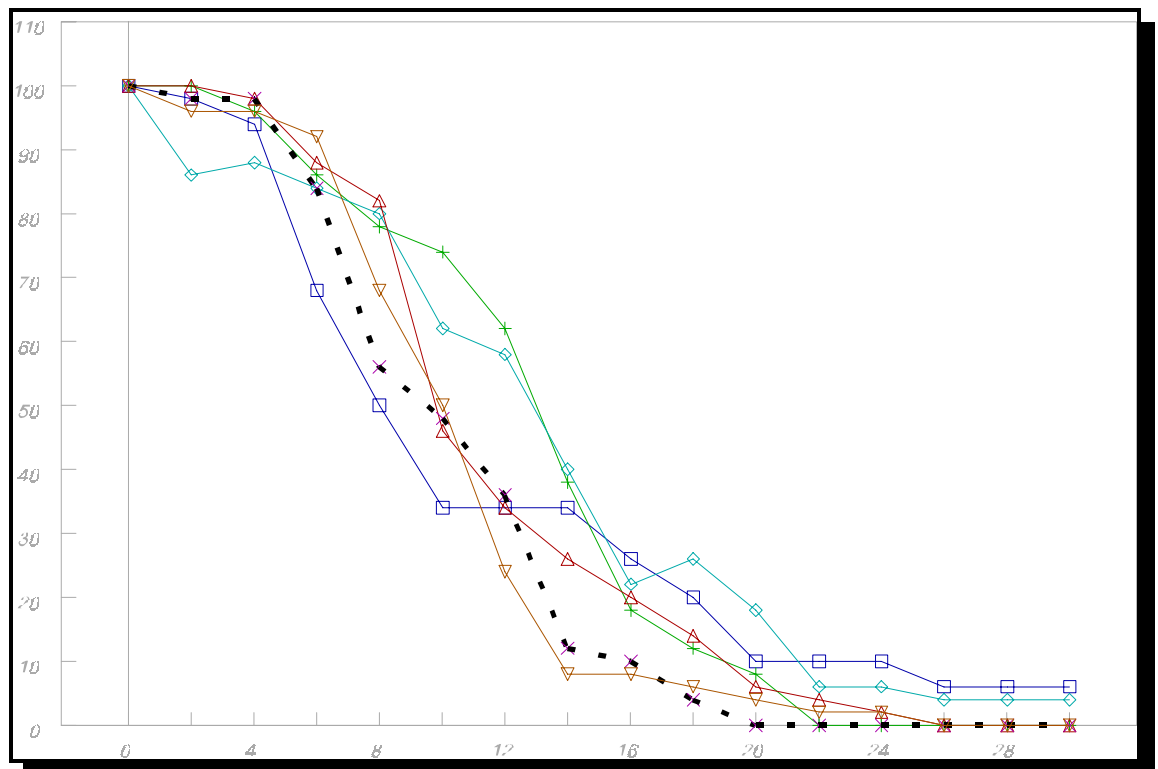
Figuur 16 Afname van het aantal eikels over de tijd van de omgaasde plots met een dichtheid van 100 zaden/m²



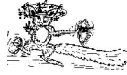
Figuur 17 Afname van het aantal eikels over de tijd van de omgaasde plots met een dichtheid van 50 zaden/m²



Figuur 18 Afname van het aantal eikels over de tijd van de overgaasde plots met een dichtheid van 100 zaden/m²



Figuur 19 Afname van het aantal eikels over de tijd van de overgaasde plots met een dichtheid van 50 zaden/m²



Bijlage 3 Computerprogramma's gebruikt bij het schatten van de a- en k-variabelen m.b.v. S.A.S.

```
libname dir ' ';
proc nlin data=dir.eik4 (firstobs=1 obs=16) outest=p1;
  model pct = a + (1-a)/(1+exp(-(1-a)*k*(logtijd-t0)));
  parameters a=0.0 to 0.1 by 0.25 t0=0 to 10 by 2.5
             k=-2.5 to 0.0 by 0.5;
  e      = exp(-(1-a)*k*(logtijd-t0));
  der.a  = 1+(-1-e-(1-a)*e*k*(logtijd-t0))/((1+e)**2);
  der.k  = (1-a)*(1-a)*(logtijd-t0)*e/((1+e)**2);
  der.t0 = -(1-a)*(1-a)*k*e/((1+e)**2);
  bounds a>=0;
  output out=v1 p=pred r=res;

data q1;
  set p1; if _type_='FINAL';
  drop _name_ _iter_;

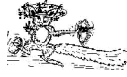
filename pl1 'veld1.ps';
goptions gsfmode=replace gsfname=pl1 device=cgmwp;
proc gplot data=v1;
  plot pred*logtijd pct*logtijd /overlay;
run;
```

```
libname dir ' ';

proc nlin data=dir.eik4 outest=estimate;
  model pct = a + (1-a)/(1+exp(-(1-a)*k*(logtijd-t0)));
  parameters a=0.0 to 0.05 by 0.01 t0=1 to 3 by 0.5
             k=-3.5 to -1.5 by 0.5;
  e      = exp(-(1-a)*k*(logtijd-t0));
  der.a  = 1+(-1-e-(1-a)*e*k*(logtijd-t0))/((1+e)**2);
  der.k  = (1-a)*(1-a)*(logtijd-t0)*e/((1+e)**2);
  der.t0 = -(1-a)*(1-a)*k*e/((1+e)**2);
  bounds a>=0;
  output out=dir.predict p=pred r=res;

by beh dichth blok;

data dir.estimate;
  set estimate; if _type_='FINAL';
  drop _name_ _iter_ _TYPE_ ;
  logt50 = t0+log(1-2*a)/(1-a)*k;
```



```
t50  = exp(logt50);
proc print data=dir.estimate;
proc print data=dir.predict;
/*
filename pl1 'veld1.ps';
goptions gsfmode=replace gsfname=pl1 device=aplplus;
*/
/*
goptions vsize=3in hsize=3in;
symbol1 c=white v=none i=spline;
symbol2 c=white v=plus i=none;
proc gplot data=v1 gout=dir.graphs;
  plot pred*logtijd=1 pct*logtijd=2 /overlay;
*/
run;
```

Bijlage 4 Gegevens verkregen via S.A.S. en Tukey's Studentized Range Test



Bijlage 4 Gegevens verkregen via S.A.S. en Tukey's Studentized Range Test

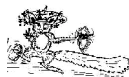
Observatie	Behandeling	Dichtheid	Blok	_SSE_	A	T0	K	LogT50	T50
1	B	50	1	0.09853	0.000000	2.02155	-1.94491	2.02155	7.5500
2	B	50	2	0.07501	0.000000	1.93074	-2.15817	1.93074	6.8946
3	B	50	3	0.04490	0.018585	2.17418	-2.19830	2.19174	8.9508
4	B	50	4	0.09450	0.000000	2.06591	-1.94034	2.06591	7.8925
5	B	50	5	0.05996	0.000000	1.11786	-1.67079	1.11786	3.0583
6	B	50	6	0.00466	0.000000	0.87383	-2.52986	0.87383	2.3961
7	B	100	1	0.02718	0.000000	2.30406	-2.96764	2.30406	10.0148
8	B	100	2	0.00390	0.008265	1.54455	-3.31520	1.54962	4.7097
9	B	100	3	0.00949	0.018240	2.03591	-2.79363	2.04946	7.7637
10	B	100	4	0.03929	0.000000	2.30798	-2.63029	2.30798	10.0541
11	B	100	5	0.08164	0.000000	1.95845	-2.10697	1.95845	7.0884
12	B	100	6	0.03794	0.000000	1.36437	-1.79794	1.36437	3.9132
13	M	50	1	0.02691	0.000248	1.89099	-3.90439	1.89112	6.6268
14	M	50	2	0.13464	0.000000	2.30285	-2.15465	2.30285	10.0027
15	M	50	3	0.00910	0.000000	2.26367	-5.45258	2.26367	9.6183
16	M	50	4	0.01861	0.028523	2.50007	-3.86577	2.51571	12.3754
17	M	50	5	0.073991	0.009802	2.14219	-3.78112	2.14748	8.5632
18	M	50	6	0.009944	0.000000	1.68547	-2.08169	1.68547	5.3950
19	M	100	1	0.023058	0.000000	2.28160	-3.01873	2.28160	9.7923
20	M	100	2	0.093917	0.000000	2.17001	-1.96628	2.17001	8.7584
21	M	100	3	0.061544	0.000000	2.27716	-2.05307	2.27716	9.7490
22	M	100	4	0.081368	0.000000	2.22840	-2.36492	2.22840	9.2850
23	M	100	5	0.015426	0.000000	2.20346	-3.21630	2.20346	9.0563
24	M	100	6	0.020833	0.000000	2.02502	-2.45135	2.02502	7.5762
25	V	50	1	0.030803	0.016221	2.14617	-2.34818	2.16045	8.6750
26	V	50	2	0.042129	0.000000	2.51094	-4.79368	2.51094	12.3165
27	V	50	3	0.052657	0.000000	2.48225	-3.23046	2.48225	11.9681
28	V	50	4	0.019564	0.000000	2.34218	-3.95434	2.34218	10.4039
29	V	50	5	0.026035	0.000000	2.22538	-3.88786	2.22538	9.2570
30	V	50	6	0.009614	0.000000	2.26191	-4.95994	2.26191	9.6014
31	V	100	1	0.001625	0.041740	1.44204	-8.65402	1.45256	4.2740
32	V	100	2	0.057263	0.000000	2.03265	-2.06510	2.03265	7.6343
33	V	100	3	0.035568	0	2.59491	-4.33817	2.59491	13.3954
34	V	100	4	0.016174	0	2.38756	-3.85482	2.38756	10.8869
35	V	100	5	0.019616	0	2.35212	-3.08652	2.35212	10.5079
36	V	100	6	0.018537	0	1.94848	-2.52679	1.94848	7.0180

General Linear Models Procedure

Class Level Information

Class	Levels	Values
Blok	6	1 2 3 4 5 6
Behandeling	3	B M V
Dichtheid	2	50 100

Number of observations in data set = 36

**Dependent Variable: LOGT50**

Source	Sum of DF	Mean Squares	Square	F-Value	Pr > F
Model	10	3.08347450	0.30834745	3.56	0.0048
Error	25	2.16328944	0.08653158		
Corrected Total	35	5.24676394			

R-Square	C.V.	Root MSE	LOGT50	Mean
0.587691	14.21859	0.294163	2.068858	87

Source	DF	Type II SS	Mean Square	F-Value	Pr > F
Blok	5	1.58247193	0.31649439	3.66	0.0128
Behandeling	2	1.21810610	0.60905305	7.04	0.0038
Dichtheid	1	0.00685676	0.00685676	0.08	0.7806
Behandeling x dichtheid	2	0.27603971	0.13801986	1.60	0.2229

Dependent Variable: T50

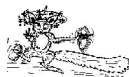
Source	Sum of DF	Mean Squares	Square	F-Value	Pr > F
Model	10	144.3687447	14.4368745	3.91	0.0027
Error	25	92.2478199	3.6899128		
Corrected Total	35	236.6165647			

R-Square	C.V.	Root MSE	LOGT50	Mean
0.610138	22.82100	1.920915	8.417312	69

Source	DF	Type II SS	Mean Square	F-Value	Pr > F
Blok	5	77.10810146	15.42162029	4.18	0.0067
Behandeling	2	57.15389856	28.57694928	7.74	0.0024
Dichtheid	1	0.00012864	0.00012864	0.00	0.9953
Behandeling x dichtheid	2	10.10661607	5.05330804	1.37	0.2727

Dependent Variable: K

Source	Sum of DF	Mean Squares	Square	F-Value	Pr > F
Model	10	25.45882489	2.54588249	1.61	0.1605
Error	25	39.47758924	1.57910357		
Corrected Total	35	64.93641414			



R-Square	C.V.	Root MSE	LOGT50	Mean
0.392058	-40.36813	1.256624	-3.112910	6

Source	DF	Type II SS	Mean Square	F-Value	Pr > F
Blok	5	5.07990235	1.01598047	0.64	0.6689
Behandeling	2	16.21786660	8.10893330	5.14	0.0135
Dichtheid	1	0.07555978	0.07555978	0.05	0.8286
Behandeling x dichtheid	2	4.08549616	2.04274808	1.29	0.2920

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: LOGT50

Alpha= 0.05 df= 25 MSE= 0.086532, Critical Value of Studentized Range= 3.523, Minimum Significant Difference= 0.2991

Tukey Grouping ²	Mean	N	Behandeling
A	2.229	12	V (overgaast)
A	2.166	12	M (omgaast)
B	1.811	12	B (referentie)

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: T50

Alpha= 0.05 df= 25 MSE= 3.689913, Critical Value of Studentized Range= 3.523, Minimum Significant Difference= 1.9533

Tukey Grouping	Mean	N
Behandeling		
A	9.662	12
A	8.900	12
B	6.691	12

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: K

Alpha= 0.05 df= 25 MSE= 1.579104, Critical Value of Studentized Range= 3.523, Minimum Significant Difference= 1.2778

Tukey Grouping	Mean	N
Behandeling		
A	-2.338	12
B	-3.026	12
B	-3.975	12

² Means with the same letter are not significantly different.

Prof. O. zei nog: “Het wordt
een mastjaar, dit jaar”, maar
dit is toch echt belachelijk!!!

