

Handboek onkruidkunde

Redactie:

M. Hoogerkamp

J. Stryckers



Pudoc Wageningen 1990

2 Concurrentie

W. Joenje en M.J. Kropff

Na het definiëren en toelichten van de reikwijdte van het begrip concurrentie, wordt ingegaan op de in de praktijk belangrijke effecten. Onderzoek naar de verantwoordelijke processen, met name de concurrentie om licht, nutriënten en water, leidt tot begrip van de effecten van concurrentie en tot modelmatige en soms ook in de praktijk gebruikte begrippen als schadedrempel en kritieke periode.

2.1 Inleiding

Onkruid, kortweg lastige of schadelijke plantengroei, kan op verschillende wijzen deze last of schade veroorzaken. In landbouwgewassen is de schade echter allereerst het gevolg van concurrentie tussen onkruid en gewas om de groeibepalende of -beperkende factoren licht, water en nutriënten. Daarnaast kan de financiële opbrengst worden verlaagd door verontreiniging van het produkt, bijvoorbeeld teveel onkruidzaden in een partij graszaad of teveel van de voor koeien giftige zwarte nachtschade (*Solanum nigrum*) in kuilmaïs. Ook kunnen onkruiden belemmeringen vormen bij de oogst (kleefkruid – *Galium aparine* – in tarwe) of bij de verwerking (hogere tarra bij bieten).

In dit hoofdstuk ligt de nadruk op het eerstgenoemde aspect: de opbrengstverlaging van landbouwgewassen door concurrentie tussen gewas en onkruiden.

In de huidige landbouw is een aanzienlijke inspanning gericht op het vermijden van onkruidconcurrentie door een arsenaal van preventieve en curatieve ingrepen. Toepassing van herbiciden heeft de vanouds mechanische bestrijdingsmethoden in hoge mate vervangen. Nog steeds echter kan onkruidbestrijding afhankelijk van de teelt en omstandigheden wel 10–20 % van de baten in beslag nemen. Zo bedragen de kosten voor onkruidbeheersing in Nederland voor tarwe 5–10 % en voor suikerbieten 15–25 % van de financiële opbrengst. De toenemende kosten, mede veroorzaakt door de ontwikkeling van resistentie bij onkruiden, bijvoorbeeld tegen atrazin, en de sterker aan de dag tredende milieubezwaren dwingen tot het ontwikkelen van alternatieven. Daarbij is de verwachting dat beter inzicht in de concurrentie tussen gewas en onkruid de mogelijkheid verschaft om nauwkeuriger de noodzaak tot bestrijden in een specifieke situatie en de aard van de maatregel(en) vast te stellen. In de derde wereld is het te bebouwen areaal veelal zelfs beperkt door de daar beschikbare en gangbare arbeidsinspanning voor onkruidbestrijding; grote opbrengstverliezen treden op, omdat men vaak te laat begint met bestrijdingsmaatregelen. Ook hier kan met een beter uitgekende bestrijding, gebaseerd op inzicht in concurrentie tussen gewas en onkruid, nog veel gewonnen worden.

2.2 Concurrentie tussen planten

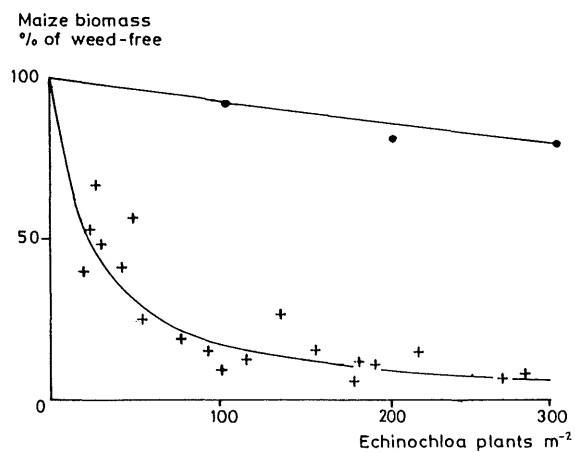
Concurrentie is een zeer algemeen begrip, waarbij het steeds gaat om in ruimte en tijd samenvallende gelijke aanspraken. Planten benutten zonlicht, nutriënten en water in een bepaald temperatuurtraject voor de vorming van biomassa. Bij concurrentie gaat het om een proces, waarbij een bepaalde hoeveelheid licht, water en nutriënten of door het ene of door het andere individu wordt opgenomen. Wat we in de praktijk zien is echter het uiteindelijk resultaat van concurrentie: op akkers en in productiegraslanden, maar ook in aangrenzende vegetaties zoals bermen. In éénjarige teelten gaat het vooral om oogstderving door concurrentie, in grasland veelal ook om al of niet gewenste verschuivingen in soortensamenstelling door concurrentie. In permanente, meer gesloten vegetaties acht men concurrentie (om licht) zelfs de belangrijkste doodsoorzaak voor kiemplanten; eenjarigen, zoals vele akkeronkruiden, gaan hier ten onder. Het dicht opeen groeien vereist aanpassingen aan concurrentiedruk. Dit leidt tot het samen voorkomen van soorten met verschillende behoeften, levensvormen en fenologische 'timing'. Onkruiden zijn hier de ongewenste soorten, die bij bepaalde beheersvormen over de jaren dominant worden en tot soortenarme vegetaties leiden (grote brandnetel (*Urtica dioica*), akkerdistel (*Cirsium arvense*), sommige grassen (Gramineae), soms fluitekruid (*Anthriscus sylvestris*)). Toepassing van andere beheersvormen kan dominantie verminderen en de verscheidenheid aan soorten verhogen.

In het volgende zullen we ingaan op in de praktijk optredende effecten van concurrentie tussen gewas en onkruid, waarna onderliggende mechanismen worden besproken. Aansluitend wordt ingegaan op de begrippen 'kritieke periode' en 'schadedrempel', en op de behoefte aan betere methoden om effecten te kunnen voorspellen en de onderzoeksperspectieven daarbij. Steeds terugkerende vragen betreffen de mate waarin het oogstverlies wordt bepaald door dichtheid, biomassa, opkomstdata van onkruid en gewas en de wijze waarop het effect wordt beïnvloed door de weersgesteldheid en bestrijdingsmaatregelen.

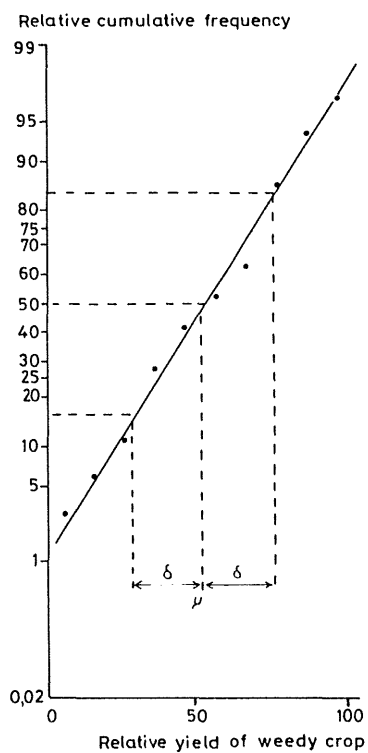
2.2.1 Opbrengstreductie door onkruiden

Onkruiden kunnen de opbrengst van een gewas aanzienlijk reduceren (Zimdahl, 1980). Zo had bijvoorbeeld een dichtheid van 18 planten van hanepoot per m² (*Echinochloa crus galli*) in een maïsgewas in 1983 een oogstreductie van 50 % tot gevolg (figuur 2.1). Dit effect is echter sterk afhankelijk van allerlei omstandigheden: het jaar ervoor werd bij 300 hanepootplanten per m² slechts een geringe opbrengstreductie gevonden. Een ander voorbeeld is afkomstig uit de natte teelt van rijst, waar de inundatie soms een behoorlijke bestrijding levert. Het achterwege laten van verdere onkruidbestrijdingsmaatregelen kan echter tot aanzienlijke oogstdepressies leiden (figuur 2.2).

In de graanteelt van de gematigde streken is door de hoge concurrentiekracht van het gewas (het gewas sluit zich al snel in het voorjaar) een enkele bestrijdingsmaatregel



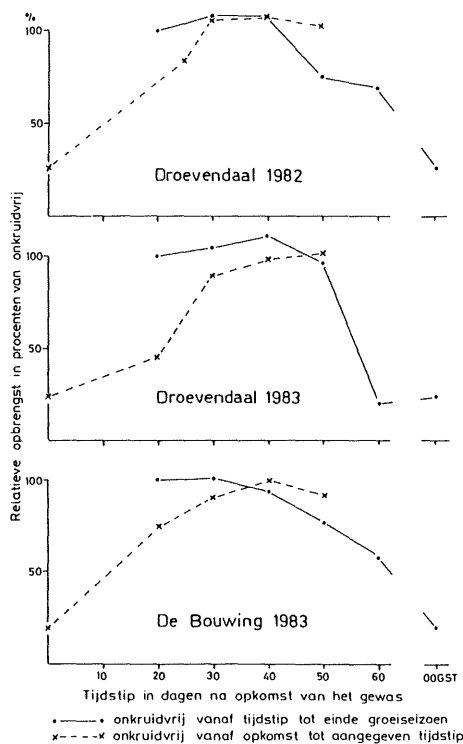
Figuur 2.1. Eindopbrengst van maïs, uitgedrukt als percentage van de onkruidvrije controle in 1982 (●) en 1983 (+), in relatie met begindichtheden van *Echinochloa crus-galli* (hanepoot) (uit Kropff et al., 1984).



Figuur 2.2. De cumulatieve frequentie van de relatieve opbrengst van niet-gewiede natte rijst, uitgetzet op normaal waarschijnlijkheidspapier. Gemiddelde relatieve opbrengst (μ) en standaarddeviatie (δ) geven een maat voor het concurrentievermogen van een gewas (uit Van Heemst, 1985).

vaak al effectief. Uit de resultaten van een groot aantal veldexperimenten in Nederland bleek dat het achterwege laten van onkruidbestrijdingsmaatregelen in wintertarwe in veel gevallen geen opbrengstreductie oplevert (De Groot, Van Gerwen & Spitters, persoonlijke mededeling). Dit geeft aan dat gebruik van vuistregels als 'economische schadegrempel' (de onkruidichtheid van een soort, waarbij de kosten van bestrijding gelijk zijn aan de ervan verwachte financiële meeropbrengst) voor de teelt van wintertarwe perspectieven biedt. Zo'n regel gaat uit van een kwantitatieve relatie tussen onkruidichtheid en de schadeomvang. De relatie tussen onkruidichtheid en opbrengstverlies is echter geen algemeen geldende relatie zoals blijkt uit figuur 2.1. Het is daarom van groot belang voor praktische toepassing van dergelijke regels, dat er schaderelaties worden ontwikkeld, waarmee het opbrengstverlies nauwkeuriger kan worden voorspeld dan met de tot nu toe gehanteerde relatie tussen onkruidichtheid en opbrengstverlies. Een ander belangrijk aspect is de productie van onkruidzaden die toe zal nemen bij het toepassen van dergelijke regels. Vaak vormen de problemen die deze onkruiden in volgteelten kunnen veroorzaken de motivatie om onkruiden in gewassen zoals wintertarwe te bestrijden. Het is dus belangrijk om niet alleen de opbrengstverliezen door onkruiden te kunnen voorspellen, maar ook de problemen in volggewassen te kunnen aangeven.

De kritieke periode voor onkruidbestrijding betreft een andere empirische regel. In



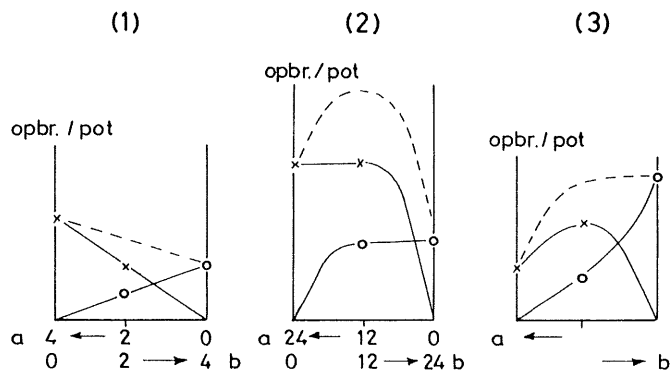
Figuur 2.3. De kritieke periode voor onkruidbestrijding in suikerbieten (De Groot & Groeneveld, 1986).

veel teelten is met veldexperimenten aangetoond dat onkruiden kunnen worden toegelaten tot een bepaald tijdstip; in de erop volgende periode dient het gewas onkruidvrij te blijven, waarna tenslotte vanaf een zeker tijdstip nieuw optredende onkruiden geen schade meer kunnen aanrichten (figuur 2.3). De kritieke periode varieert uiteraard per gewas, per klimaatsgebied, per jaar, per voedingstoestand, enz. (De Groot & Groeneveld, 1986). Soms is er geen kritieke periode aan te geven en kan er met één bestrijding worden volstaan.

2.2.2 Kwantificering van concurrentie-effecten

Onderzoek naar de interacties tussen individuen van verschillende soorten kan op verschillende manieren worden uitgevoerd. Twee veel gebruikte benaderingen zijn: vervangings- en additiereeksen. Door wiskundige analyse van vervangingsreeksen (De Wit, 1960), waarbij twee soorten in mono- en mengcultures bij eenzelfde totale plantdichtheid worden gekweekt, kan de concurrentiekracht van de soorten ten opzichte van elkaar (in die experimentele situatie) worden gekwantificeerd; ook verdringing kan daarmee worden voorspeld bij overblijvende soorten en bij eenjarige soorten na herhaalde uitzaai, maar dit alles onder een gegeven set van proefomstandigheden (figuur 2.4). De uitkomst kan onder andere – wisselende – veldomstandigheden (droogte, strenge winter, enz.) sterk verschillen; een gedoodverfde verliezer kan zich dan bijvoorbeeld toch handhaven.

Het probleem blijft dat bij eenzelfde einddichtheid de effecten van intra- en interspecifieke concurrentie niet te scheiden zijn. Additieve experimenten, waarvan in het voorgaande al voorbeelden zijn genoemd, komen aan dit bezwaar tegemoet en benaderen beter de realiteit van onkruiden op een akker. Hier wordt bij een vaste dichtheid van de ene soort (het gewas) de dichtheid van de ander (het onkruid) gevarieerd. De wiskundige analyse van dergelijke additieve experimenten met regressiemodellen wordt in de Appendix uiteengezet (Spitters, 1983; Firbank & Watkinson, 1985). In de



Figuur 2.4. Vervangingsdiagrammen en relatieve opbrengsttotalen: 1. soorten even sterk; 2. geen concurrentie; 3. soort a gestimuleerd door soort b.

afgelopen jaren is deze benadering verder uitgewerkt door Cousens (in voorbereiding) die de relatieve opkomstdatum van het onkruid (dat is de periode tussen gewas- en onkruidopkomst) in de modellen voor de analyse van additieve reeksen heeft verwerkt, waardoor deze regressiemodellen voor meer uiteenlopende situaties gebruikt kunnen worden. De genoemde kwantitatieve benaderingen zijn echter descriptief, waardoor er veel gegevens van veldexperimenten nodig zijn om de waarden van de parameters af te leiden. Een geheel nieuwe benadering voor het kwantificeren van gewas-onkruid-interacties is beschreven in hoofdstuk 3. Het gaat hierbij om modellen die de concurrentie tussen gewas en onkruid simuleren op grond van zeer gedetailleerd inzicht in de achterliggende mechanismen op procesniveau.

2.3 Concurrentiemechanismen

De vraag naar de oorzaken van concurrentie-effecten leidt tot oecofysiologisch onderzoek. Hoe komt de verdeling van beperkt aanwezige nutriënten, van licht en water tot stand? Dit leidt tot experimenten met mono- en mengcultures op proefvelden, in potten of in watercultures waarin de milieufactoren worden gevarieerd. Aansluitend komen er vragen over de snelheid en de efficiëntie van opname, over de retentie, het gebruik en de redistributie van nutriënten en fotosyntheseprodukten in de plant, reserve-organen, morfologische ontwikkeling van spruit of wortel, eindhoogte, bladoppervlak en reproductie. Soorten verschillen in vele van de genoemde eigenschappen en processen. Op een Nederlandse akker is aan water en nutriënten veelal geen gebrek, zodat groei vooral wordt bepaald door de invloed van heersende licht- en temperatuurregimes.

2.3.1 Licht

Concurrentie tussen onkruid en gewas spitst zich dan toe op de interceptie van licht. De resterende lighthoeveelheid bedraagt onderin een gesloten gewas bij normale CO₂-concentratie nog slechts 1–4 % van het volle zonlicht. Lichtcompensatie (assimilatie = dissimilatie) treedt meestal op bij circa 2 % van het volle zonlicht (Radosevich & Holt, 1984). Onkruid onderin een gewas is veelal niet meer schadelijk, omdat het nauwelijks kan groeien. Bij de concurrentie om licht zijn de snelheid van bladgroei en de hoogtegroeï dan ook zeer belangrijke soorteigenschappen. Daarnaast is de relatieve startpositie van de soorten van belang. De relatieve verschillen in biomassa tussen exponentieel groeiende (vrijstaande) planten van soorten met dezelfde relatieve groeisnelheid (*rgr*) blijven constant. Als een uit meer soorten bestaand gewas zich sluit zullen relatieve verschillen ook constant blijven, omdat de relatieve lichtinterceptie in het gesloten gewas gelijk zal zijn aan de biomassaverhoudingen. Een verschil in *rgr* kan er echter toe leiden dat een soort wordt 'ingehaald' of steeds meer voorsprong krijgt. Snelle bladontplooiing leidt tot snellere groei en, bij investering van nieuwe biomassa in nieuw blad, ook tot meer interceptie van licht.

Gezien het grote belang van de lichtinterceptie wekt het geen verbazing dat niet

alleen de snelheid van de groei van het bladoppervlak, maar vooral ook de hoogtegroeï van de soorten de concurrentieverhoudingen bepalen (Grime, 1979; Spitters & Aerts, 1983). Zo bleek uit proeven dat melganzevoet (*Chenopodium album*) met minder bladoppervlak dan muur (*Stellaria media*), maar met een sterkere hoogtegroeï, de opbrengst van suikerbieten sterker reduceert.

2.3.2 C3- en C4-planten

Een bijzonder verschil in de benutting van licht, koolzuur en water bestaat tussen twee groepen plantesoorten met respectievelijk een C3- en een C4-assimilatiesysteem. Planten uit de C4-groep hebben een veel efficiënter mechanisme voor de omzetting van CO₂ tot glucose. Met name door de werking van het enzym PEP-carboxylase met hoge affiniteit voor CO₂ wordt een opslag van C4-carbonzuren gevormd, die in de bundelschedecellen hun CO₂ weer afgeven. Daarnaast hebben C4-soorten een grotere efficiëntie in watergebruik (stomata kunnen verder gesloten zijn zonder dat CO₂-tekorten optreden).

Het C4-voordeel van hogere groeisnelheid bij lage transpiratie bestaat vooral bij hogere temperaturen. Onkruiden in de tropen zijn dan ook meestal C4-planten; in de gematigde streken vinden we vooral C3-soorten. Zo zijn bieten (C3) in warmere streken slecht bestand tegen concurrentie met amarant (*Amaranthus*) (C4) terwijl maïs (C4) in koudere streken zwakker is dan melganzevoet (*Chenopodium album*) (C3), (Pearcy et al., 1981).

2.3.3 Nutriënten en water

Bij minder optimale omstandigheden, zoals bij droogte en nutriëntentekort, komen bepaalde soorten onkruiden door efficiënter gebruik van water en nutriënten meer naar voren. In een minder goed groeiend gewas leveren deze onkruiden dan schade.

Concurrentie om nutriënten en water begint al voordat concurrentie om licht optreedt: de wortelstelsels van de onkruiden dringen al snel door in de wortelzone van een gewasplant en omgekeerd (Pavlichenko, 1940). Van de aanvankelijk nog ruime hoeveelheid nutriënten en water wordt een zeker deel in onkruidbiomassa vastgelegd respectievelijk verdampt. De hoeveelheid water en/of nutriënten raakt sneller uitgeput en de concurrentieschade wordt zichtbaar. Zo vormde eertijds in Nederland spurrie (*Spergula arvensis*), met zijn uitzonderlijk hoge transpiratiecoëfficiënt een bedreiging op de arme, droge zandgronden. In de tropen is deze waterverspilling door onkruiden vaak een belangrijke oorzaak van oogstdepressies.

2.4 Onderzoekperspectieven

In het lopend onderzoek van concurrentiemechanismen tussen onkruiden en gewas richt de aandacht zich met name op de ontwikkeling van onkruidplanten (morphogenese).

Evenals voor de belangrijkste gewassen een ontwikkelingsschaal is opgesteld, waarbij stadia zijn gecorreleerd met temperatuursom, daglengte enz., is nu een begin gemaakt met een dergelijke analyse van enkele onkruidsoorten. Daarbij is behalve de kiemingsbiologie (en de uiteenlopende invloeden van verschillende grondbewerkingsmethoden) de vorming van afzonderlijke bladeren, de vertakkingsgraad en de hoogte van belang. Doel is enerzijds het verkrijgen van beter inzicht in de wijze waarop een in de plant erfelijk aangelegd bouwplan bij gegeven milieu-omstandigheden tot ontwikkeling komt en anderzijds het vaststellen van de betekenis van de relatieve opkomstdatum en van de dichtheden van onkruidsoort en gewasplanten, in samenhang met soorteigenschappen en milieufactoren.

Dat deze aspecten in de concurrentie een belangrijke rol spelen, is hierboven toegelicht. De simulatie van elk ervan is reeds met redelijke resultaten ter hand genomen (hoofdstuk 3).

Samenvatting

De samenvattende conclusie uit het voorgaande met betrekking tot de praktijk is, dat het mogelijk moet zijn om op grond van meer inzicht in de concurrentie tussen gewas en onkruid, een efficiëntere en goedkopere onkruidbeheersing te realiseren, waarbij het gebruik van herbiciden gereduceerd kan worden. Daarbij zijn de volgende vragen van belang: Kan het effect van onkruiden op een gewas voldoende nauwkeurig worden voorspeld op grond van eenvoudig uit te voeren waarnemingen vroeg in het groeiseizoen? Kunnen eventuele problemen in volggewassen worden voorspeld in situaties waarbij de onkruiden niet volledig worden bestreden? Is het mogelijk met een beperkter inzet van chemische middelen de onkruiden afdoende te bestrijden na opkomst van het gewas?

Literatuur

- Firbank, L.G. & A.R. Watkinson, 1985. On the analysis of competition within two-species mixtures of plants. *J. Appl. Ecol.* 22: 503–517.
- Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, New York.
- Groot, W. de & R.M.W. Groeneveld, 1986. Onkruidbestrijding in suikerbieten in relatie tot het begin van de kritieke periode voor onkruidconcurrentie. *Gewasbescherming* 17: 171–178.
- Heemst, H.D.J. van, 1985. The influence of weed competition on crop yield. *Agricultural Systems* 18: 81–93.
- Kropff, M.J., F.J.H. Vossen, C.J.T. Spitters & W. de Groot, 1984. Competition between a maize crop and a natural population of *Echinochloa crus-galli* (L.) P.B. *Neth. J. Agric. Sci.* 32: 324–327.
- Pavlichenko, T.K., 1940. Investigations relating to weed control in Western Canada. *Herbage Publ. Serv. Bull.* 27. Aberystwyth, Wales.
- Pearcy, R.W., N. Tumosa & K. Williams, 1981. Relationship between growth, photosynthesis and competitive interactions for C3 and a C4 plant. *Oecologia* 48: 371–376.
- Radosevich, S.R. & J.S. Holt, 1984. *Weed ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Spitters, C.J.T., 1983. An alternative approach to the analysis of mixed cropping experiments. I. Estimation of competition effects. *Neth. J. Agric. Sci.* 31: 1–11.

Spitters, C.J.T., M.J. Kropff & W. de Groot, 1989. Use of the hyperbolic yield density equation. *Ann. Appl. Biol.* 115: 541-551.

Spitters, C.J.T. & R. Aerts, 1983. Simulation of competition for light and water in crop-weed associations. *Asp. Appl. Biol.* 4: 467-483.

Wit, C.T. de, 1960. On competition. *Versl. Landb. Onderz.* 66: 1-82.

Zimdahl, R.L., 1980. Weed crop competition: a Review. International Plant Protection Centre, Corvallis, Oregon.

Appendix

Additieve experimenten

De wiskundige analyse van additieve experimenten is in principe analoog aan de analyse van vervangingsreeksen (De Wit, 1960; Spitters, 1983; Spitters et al., 1989).

De eenvoudigste vorm van concurrentie is die tussen planten van dezelfde soort. Deze intraspecifieke concurrentie kan worden gekarakteriseerd met een rechthoekige hyperbool (figuur A)

$$Y = \frac{N}{b_0 + b_1 N} \quad (1)$$

$$\text{of } \frac{1}{W} = \frac{N}{Y} = b_0 + b_1 N \quad (2)$$

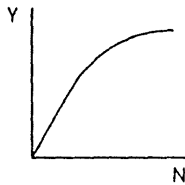


Fig. A

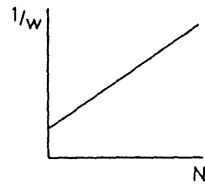


Fig. B

Hierin is Y de biomassa (gm^{-2}), N de plantdichtheid (m^2), W is het gemiddelde per-plantgewicht (g plant^{-1}), en zijn b_0 en b_1 regressiecoëfficiënten. De relatie tussen het inverse per-plantgewicht en de plantdichtheid is lineair ($1/W$) en dus eenvoudig vast te stellen. Als N nadert tot oneindig, nadert Y tot $1/b_1$; deze hoeveelheid geeft de biomassa-productie per eenheid grondoppervlak. De waarde $1/b_0$ ($N \rightarrow 0$) is het gewicht van een vrijstaande plant (figuur B). Door planten van dezelfde soort toe te voegen wordt $1/W$ additief beïnvloed. Dit suggereert dat $1/W$ ook additief beïnvloed wordt door het toevoegen van planten van een andere soort. Voor een gewas met onkruiden betekent dat:

$$\frac{1}{W_g} = b_0 + b_{gg}N_g + b_{go}N_o$$

waarin W_g het per-plantgewicht is van het gewas, N_g het aantal gewasplanten, N_o het aantal onkruidplanten. Een dergelijke vergelijking kan ook worden afgeleid voor het per-plantgewicht van een onkruid. De verhouding b_{gg}/b_{go} is een maat voor de concurrentiekracht van het gewas ten opzichte van het onkruid. Het geeft aan hoeveel onkruidplanten moeten worden toegevoegd om hetzelfde effect op $1/W$ te hebben als wanneer 1 gewasplant wordt toegevoegd. Deze relatie kan worden uitgebreid voor meer soorten.