962E01
1063B24
1209B08

Gewasoecologie in relatie tot Gewasbescherming

M. Hoogerkamp & R. Rabbinge (red.)

BIBLIOTHEEK
PPO sector Bomen
Postbus 118
2770 AC Boskoop
0172 236700

CABO Wageningen 1990

CENTRALE LANDBOUWCATALOGUS
0000 0951 1607

isn 272237

Abstract

M. Hoogerkamp & R. Rabbinge (ed.), 1990. Gewasoecologie in relatie tot Gewasbescherming (Crop ecology in relation to Crop protection). Agrobiologische Thema's 3 (Agrobiological Themes 3). Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO), Wageningen.

The publication consists of seven chapters: Crop protection from the perspective of crop ecology (Ch. 1), crop protection in arable farming - combining agricultural and environmental demands (Ch. 2), reactions of potato crop on biotic and a-biotic stress (Ch. 3), epidemiology and population dynamics in relation to the control of pests and diseases (Ch. 4), weed ecology models - a contribution to integrated weed control (Ch. 5), Perspectives for biological weed control (Ch. 6), strategies for reduction of the use of herbicides on the basis of improved application techniques (Ch. 7)

Free descriptors: crop ecology, weed control, crop protection, arable farming

ISBN 90 73384 03 6

© Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO), Wageningen

Niets uit deze uitgave, met uitzondering van titelbeschrijving en korte citaten ten behoeve van een boekbespreking, mag worden gereproduceerd, opnieuw vastgelegd, vermenigvuldigd of uitgegeven door middel van druk, fotokopie, microfilm, langs elektronische of elektromagnetische weg of op welke andere wijze dan ook zonder schriftelijke toestemming van de uitgever, CABO, Postbus 14, 6700 AA Wageningen. Voor alle kwesties inzake het kopiëren uit deze uitgave: Stichting Reprorecht, Amsterdam.

Gedrukt in Nederland

9.

Gewasoecologie in relatie tot gewasbescherming

Agrobiologische Thema's 3

De reeks Agrobiologische Thema's behandelt actuele landbouwproblemen, met name op het gebied van de plantaardige produktie, vanuit de optiek van de onderzoeksdisciplines van het DLO-Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO): biochemie, fysiologie, oecologie, simulatie en systeemanalyse.
De reeks is een weergave van de voordrachten gehouden tijdens de themadagen, die jaarlijks door het CABO worden georganiseerd in samenwerking met DLO-instituten, proefstations en universitaire vakgroepen.

Inhoud

Woord vooraf 1
J.H.J. Spiertz
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO)

1 **Gewasbescherming vanuit het perspectief van de gewasoecologie** 3
O.M.B. de Ponti
Instituut voor Planteziektenkundig Onderzoek (DLO-IPO), Wageningen

1.1 Inleiding: consequenties van het Meerjarenplan Gewasbescherming 3
1.2 Oecologische aspecten van gewasbescherming 4
1.3 Enkele voorbeelden van gewasoecologische effecten op de beheersing van ziekten, plagen en onkruiden 5
1.4 Conclusies 7

2 **Gewasbescherming in de akkerbouw: verweving van landbouw- en milieudoelstellingen** 9
J. Schans
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO), Wageningen

2.1 Inleiding 9
2.2 Experimenteel onderzoek naar geïntegreerde bedrijfssystemen 10
2.3 Systeemanalyse en -synthese van geïntegreerde bedrijfsvoering 12
2.3.1 Systeemanalyse van bedrijfssystemen in de akkerbouw met betrekking tot verweving van doelen 12
2.3.2 Genereren van bedrijfssystemen voor akkerbouw 12
2.3.3 Doelstellingen van akkerbouw 14
2.3.4 Optimalisering van doelstellingen 15
2.4 Discussie 17
2.5 Literatuur 18

3 **Gewasreacties op biotische en abiotische stress bij aardappelen** 19
A.J. Haverkort en M. van Oijen
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO), Wageningen

3.1 Inleiding 19
3.2 Beschrijving van de groei van het aardappelgewas 20
3.3 Aardappelziekte 21
3.4 Aardappelmoeheid 23

3.5 Verwelkingsziekte 26
3.6 Discussie 28
3.7 Literatuur 29

4 **Populatiedynamica en modelbouw in relatie tot beheersing van ziekten en plagen** 31
W. van der Werf en W.A.H. Rossing,
Landbouwuniversiteit, vakgroep Theoretische Productie-ecologie

4.1 Inleiding 31
4.2 Case-study 1: Seizoensdynamiek van graanluizen 35
4.2.1 Inleiding 35
4.2.2 Levenscyclus, schade en natuurlijke vijanden 36
4.2.3 Beschrijvende modellen 38
4.2.4 Verklarende modellen: aanpak 38
4.2.5 Verklarende modellen: resultaten 42
4.2.6 Modellen voor geleide bestrijding 46
4.3 Case-study 2: seizoensdynamiek van bietevergelingsvirussen en hun overbrenger, *Myzus persicae* 48
4.3.1 Inleiding 48
4.3.2 Veldproeven 50
4.3.3 Modellering 55
4.4 Conclusies 59
4.5 Literatuur 60

5 **Onkruidoecologisch modelonderzoek: een bijdrage tot geïntegreerde onkruidbeheersing** 63
L.A.P. Lotz
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO);
M.J. Kropff
Vakgroep Theoretische Productie-ecologie (TPE),
Landbouwuniversiteit Wageningen

5.1 Inleiding 63
5.2 Simulatiemodellen voor gewas/onkruid-interacties 64
5.3 Onkruidschaderelaties in twee gewassen nader geanalyseerd.... 65
5.4 Toepassingsmogelijkheden van onderzoeksresultaten ten behoeve van geïntegreerde onkruidbeheersing 67
5.5 Conclusies en perspectieven 69
5.6 Literatuur 71

6 **Perspectieven voor biologische onkruidbeheersing** 73
P.C. Scheepens & P.A.M.J. Frantzen,
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO)

6.1 Inleiding 73
6.2 Onkruidbestrijding met inheemse pathogenen: van empirie tot strategie 74
6.2.1 Epidemiologie van pathogenen in een onkruidpopulatie 75
6.2.2 Effect van aantasting op concurrentievermogen en reproduktie van onkruiden 75
6.3 Concretisering van het onderzoeksdoel 76
6.3.1 Bestrijding van Amerikaanse vogelkers met *Chondrostereum purpureum* 76
6.3.2 Bestrijding van akkerdistel met *Puccinia punctiformis*.... 77
6.3.3 Bestrijding van melganzevoet met *Ascochyta caulina* 78
6.4 Conclusie 78
6.5 Literatuur 79

7 **Strategie voor vermindering van herbicidengebruik op basis van een verbeterde toedieningswijze** 81
H. de Ruiter
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO)

7.1 Inleiding 81
7.2 Benadering 82
7.3 Klimaatsfactoren 82
7.4 Toedieningstechniek 85
7.5 Formuleringen en hulpstoffen 87
7.5.1 Achtergrond 87
7.5.2 Invloed toevoegingen op de effectiviteit 87
7.5.3 Invloed van de formulering op de hechting van druppels 89
7.5.4 Invloed van de formulering op de herbicide-opname via het blad 90
7.5.5 De invloed van de formulering op de het transport van herbiciden 92
7.6 Conclusies 92
7.7 Literatuur 93

De auteurs 94

Woord vooraf

In het Meerjarenplan Gewasbescherming wordt veel nadruk gelegd op de vermindering van de afhankelijkheid en het terugdringen van het gebruik van chemische bestrijdingsmiddelen. Om deze doelstellingen te kunnen realiseren is er meer inzicht vereist in het voorkomen en het beheersen van aantastingen door ziekten en plagen en van concurrentie door onkruiden.
Experimenteel en modelonderzoek naar schaderelaties tussen gewas en ziekten en plagen enerzijds en tussen gewas en onkruiden anderzijds leveren de bouwstenen voor het ontwikkelen van geïntegreerde produktiesystemen en voor een optimaal gebruik van resistente en tolerante rassen. Om duurzame oplossingen te vinden voor de vele problemen met bodem- en gewasziekten en plagen en met onkruiden is er een intensieve samenwerking geboden tussen planteziektekundigen, onkruidkundigen, gewaskundigen en teeltkundigen. In de onderzoekprogramma's Geïntegreerde Plantaardige Produktie en Gewasbescherming wordt hieraan gestalte gegeven.
Gaarne wil ik de inleiders en de voorzitters van het ochtend- en middagprogramma bedanken voor hun medewerking.

De directeur,
dr.ir. J.H.J. Spiertz

1 Gewasbescherming vanuit het perspectief van de gewasoecologie

O.M.B. de Ponti
Instituut voor Planteziektenkundig Onderzoek (DLO-IPO), Wageningen

1.1 Inleiding: consequenties van het Meerjarenplan Gewasbescherming

Het Meerjarenplan Gewasbescherming beoogt een drastische ombuiging van de agrarische bedrijfsvoering op het terrein van de gewasbescherming, vooral betreffende het gebruik van chemische bestrijdingsmiddelen. Gestreefd wordt naar een vermindering van het verbruik van ruim 35% in het jaar 1995 en tenminste 50% in het jaar 2000. Belangrijker dan deze streefcijfers is het feit, dat besloten is tot een trendbreuk, om de Nederlandse land- en tuinbouw minder afhankelijk te maken van chemische bestrijdingsmiddelen. Dit zal leiden tot een verbetering van de kwaliteit van het landbouwkundig produktieproces, het landbouwkundig milieu, het natuurlijk milieu, de menselijke woon- en leefruimte en de gezondheid van de toepasser van bestrijdingsmiddelen en de consument.
Met dit nieuwe gewasbeschermingsbeleid beoogt de overheid een beter evenwicht te scheppen tussen de economische belangen van de land- en tuinbouw en de maatschappelijke belangen van de overige gebruikers van de groene ruimte. Om deze doelstelling te bereiken zijn drie strategische hoofdlijnen vastgesteld:
- vermindering van de afhankelijkheid van chemische gewasbescherming;
- vermindering van de omvang van het gebruik van chemische bestrijdingsmiddelen;
- vermindering van de emissie van bestrijdingsmiddelen naar het milieu.

In de uitwerking van deze hoofdlijnen wordt het gebruik van chemische bestrijdingsmiddelen teruggebracht tot het uiterste minimum, wanneer een heel scala van alternatieve gewasbeschermingsmaatregelen en -methoden onvoldoende resultaat boekt. Met andere woorden het gebruik van chemische bestrijdingsmiddelen wordt teruggebracht tot correctiemiddelen, meer overeenkomstig de ware betekenis van de fytofarmacie. Het uitsluitend verstrekken op recept van bepaalde categorien van risicovolle middelen bevestigt deze ombuiging. Een dergelijke fytofarmaceutische apotheek moet wel over een ruime sortering blijven beschikken om steeds het meest effectieve middel te kunnen inzetten.
Het nieuwe beleid is in belangrijke mate gericht op het voorkómen van ziekten, plagen en onkruiden. Om dit te bereiken, of beter gezegd om dit te optimaliseren, zullen we onze kennis over het vóórkomen van deze gewasbelagers moeten

verbeteren. Nader onderzoek naar de oecologie van deze gewasbelagers in nauwe relatie met de oecologie van het gewas zal ons nieuwe inzichten verschaffen, die zullen leiden tot een betere beheersing van ziekten, plagen en onkruiden zonder direkt naar een chemisch middel te grijpen. De gewasoecologie is daarom een belangrijk onderzoeksterrein in het kader van de gewasbescherming.

1.2 Oecologische aspecten van gewasbescherming

Als wij de oecologie omschrijven als de studie van relaties van organismen met hun biotische en abiotische omgeving, dan zal het duidelijk zijn, dat het moeilijk is om in het kader van de gewasbescherming de gewasoecologie los te zien van de oecologie van de respectievelijke gewasbelagers en hun natuurlijke antagonisten. Laatstgenoemde onderzoeksterreinen worden uitvoerig bestudeerd door diverse onderzoekssecties van het IPO. Vanwege de genoemde verwevenheid met het gewasoecologische onderzoek wordt in deze nauw samengewerkt met het Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO) en de vakgroep Theoretische Produktie-ecologie (TPE) van de Landbouwuniversiteit. Ook de proefstations zijn nauw betrokken bij de verdere synthese en implementatie van dit multidisciplinaire onderzoek. Ondanks genoemde verwevenheid van diverse soorten oecologisch onderzoek zal ik me in deze voordracht zo veel mogelijk beperken tot gewasoecologische aspecten van de gewasbescherming. Dit betreft met name de mate waarin de inrichting van de teelt het optreden van gewasbelagers beinvloedt, of liever zoveel mogelijk kan voorkomen.
Hoewel de plantenveredeling in strikte zin niet gerekend wordt tot de gewasoecologie, is de genetische samenstelling van een gewas een zeer belangrijke factor in de oecologie van een gewas en zijn belagers. De meest voor de hand liggende eigenschap is de mate waarin een plant of gewas resistent is tegen zijn belagers. In de gewasbescherming neemt de teelt van resistente rassen al tientallen jaren een prominente plaats in voor het beheersen van vooral schimmel-, virus- en bakterieziekten en aaltjes. Ook zijn er goede perspectieven voor resistentie tegen insekten en mijten. Een van de inherente problemen van de grootschalige toepassing van resistente rassen is de genetische aanpassing van de ziekteverwekker, ofwel het doorbreken van de resistentie. Dit proces van natuurlijke selectie moeten we beter gaan besturen door een zorgvuldiger management van resistentiegenen. Daarbij valt te denken aan (1) het niet langer toelaten van extreem vatbare rassen, (2) het bevorderen van de teelt van rassenmengsels en (3) het telen van zomer- en wintergranen van verschillende genetische samenstelling. Daarnaast moet het kweken en telen van gedeeltelijk resistente rassen verder worden gestimuleerd. Het effect op de beheersing van ziekten en plagen wordt vaak onderschat. Zo bevat het huidige sortiment van aardappelrassen een heel scala van resistenties tegen de verschillende pathotypen van het aardappelcysteaaltje. Dit is nog niet nauwkeurig in kaart gebracht en wordt daardoor onvoldoende benut in de beheersing van deze voor Nederland wellicht meest belangrijke plaag. Ook de bouw van een plant is van groot belang voor de mate waarin een gewas wordt belaagd door ziekten, plagen en onkruiden. Een open gewas creëert een

microklimaat, dat ongunstig is voor tal van ziekteverwekkers en de toegankelijkheid voor een eventuele bespuiting met chemische middelen bevordert. Een snelle bodembedekking remt de ontwikkeling van onkruiden. Deze planteigenschappen kunnen alleen worden geïdentificeerd door een goed samenspel tussen gewasoecologen, onkruidkundigen, planteziektenkundigen en plantenveredelaars.

1.3 Enkele voorbeelden van gewasoecologische effecten op de beheersing van ziekten, plagen en onkruiden

Zoals eerder opgemerkt speelt de gewasoecologie een belangrijke rol in de beheersing van ziekten, plagen en onkruiden. Dit zal aan de hand van enkele voorbeelden worden geïllustreerd, waarbij niet alleen de inrichting van een specifieke teelt, maar ook die van een totaal bouwplan aan de orde is.
Op het niveau van het bouwplan is het maximaal benutten van de ziekte-, plaag- en onkruidonderdrukkende effecten door een goede afwisseling van gewassen en rassen van groot belang. Hoewel dit soms moeilijk te combineren is met de hoge mate van specialisatie van diverse sectoren van de Nederlandse land- en tuinbouw, zoals de fabrieksaardappelen- en bloembollenteelt, zal toch naar oplossingen moeten worden gezocht, wellicht door een andere inrichting van deze gespecialiseerde bedrijven. In dit verband kan ook nog eens gewezen worden op het belang van het handhaven van een rendabele graanteelt om het aandeel granen in het bouwplan niet verder terug te dringen.
Ook op het niveau van het bouwplan kan genoemd worden het onderzaaien van graangewassen met klaver of raaigras en het inzaaien van een stoppelgewas als gele mosterd, bladramenas en rogge. Omdat het inzaaien van een stoppelgewas gepaard gaat met een grondbewerking heeft het een betere sanerende werking op het hele complex van graanziekten dan onderzaai. Bovendien kan organische mest met de stoppel worden ondergewerkt, waardoor uitspoeling van nutriënten wordt tegegegaan. Onderzaaien heeft echter een beter effect op het complex van nuttige loopkevers, omdat er na de oogst geen grondbewerking wordt toegepast.
In ditzelfde kader kan genoemd worden het gebruik van vanggewassen, die een lokkende werking hebben op pathogenen met ruststructuren, zoals cysteaaltjes en de het rhizomanievirus dragende schimmel *Polymixa betae*. Crucifere groenbemesters, zoals bladramenas en Hesperis blijken een sanerende werking te hebben op het bietecysteaaltje en *P. betae*. Winterkoolzaad vermeerdert weliswaar het bietecysteaaltje, maar heeft een beter sanerende werking op *P. betae*. De beste oplossing zou zijn een vanggewas als bladramenas verder te veredelen, zodat het maximaal sanerende effecten heeft op zoveel mogelijk aaltjes en bodempathogenen. Wellicht bieden moleculair biologische technieken hiervoor nieuwe perspectieven.
Door bij de keuze van de zaaidatum meer rekening te houden met planteziektenkundige effecten kan aantasting worden voorkomen of beperkt. Een zaaidatum van wintertarwe na medio oktober reduceert in belangrijke mate het optreden van virussen en alle belangrijke ziekten in het voorjaar en heeft daarmee een belangrijk effect op het verdere verloop van deze ziekten. Zomergranen dienen

om die reden vroeg te worden gezaaid. Het vroeg zaaien van bieten reduceert de schade van het bietecysteaaltje aanzienlijk, dat bij lage temperatuur nog niet actief is, terwijl het bieteplantje voldoende tolerantie tegen dit aaltje heeft opgebouwd, als de temperatuur hoger wordt. In algemene zin kan worden gesteld, dat een vroege en snelle groei om genoemde redenen belangrijk is voor het beperken van schade door bodempathogenen, vooral *Pythium* en aaltjes. In de veredeling moet daar in kombinatie uiteraard met koudetolerantie meer aandacht aan worden besteed.
Verschillen in rijafstand zijn met name van belang voor het beheersen van onkruiden. Daarbij kan men bijvoorbeeld bij granen kiezen voor een hele nauwe rijafstand, waardoor het gewas zich snel sluit, of juist voor een ruime rijafstand, waardoor het gewas zich leent voor mechanisch schoffelen en aanaarden. Verschillen in rijafstand lijken voorlopig weinig effect te hebben op het optreden van ziekten. Wel kan een ruimere rijafstand de kans op legering vergroten.
Het is bijna een open deur, maar de omvang van de bemesting, vooral stikstof, heeft een belangrijk effect op het optreden van ziekten, plagen en onkruiden. Een beperkte bemesting vermindert daarom niet alleen de belasting van het milieu met kunstmest en nutriënten, maar ook met pesticiden.
Recentelijk is het onderzoek naar de effecten van onderzaai in vollegrondsgroentegewassen weer opgepakt in samenwerking tussen IPO en CABO. Een onderzaai van onderaardse klaver in een witte-koolgewas bleek een negatief effect te hebben op enkele schadelijke insekten, een positief effect op hun natuurlijke vijanden en een onderdrukkend effect op onkruiden, terwijl de opbrengstderving door competitie met het hoofdgewas zeer beperkt was. Daarnaast werd stikstof gebonden door dit vlinderbloemig gewas. Een mooi voorbeeld van hoe veelzijdig een dergelijke teelthandeling aangrijpt. Dit onderzoek zal in samenwerking met het PAGV worden vervolgd en in de praktijk getoetst.
Aangezien de gewasoecologie zich bezighoudt met alle fasen van de groei van een gewas, moet ook de behandeling van gewasresten in ogenschouw worden genomen. Gewasresten zijn vaak aangetast door tal van gewasbelagers en vormen zo een belangrijk reservoir voor een nieuwe en vroege aantasting in een volgend seizoen, tenzij adequaat wordt ingegrepen. Een snelle compostering te velde of anderszins, al dan niet na toevoeging van antagonisten en decomposterende micro-organismen, kan dit risico aanzienlijk beperken. Het direct na de oogst onderploegen van de gewasresten samen met organische mest en/of het inzaaien van een stoppelgewas of winterdekvrucht heeft ook een gunstig effect.
Het grootschalig gebruik van herbiciden voor het doden van aardappelloof is niet alleen bezwaarlijk om milieuredenen, maar bevordert tevens het optreden van lakschurft, wat weer leidt tot extra gebruik van fungiciden. Door over te gaan op groenrooien wordt het loof mechanisch gescheiden van de aardappelknollen, die worden ondergedekt in een luchtig grondbed voor een goede afrijping. Deze methode vervangt loofdodende middelen, beperkt het optreden van lakschurft en biedt goede mogelijkheden om gangreen en wellicht ook bakterieziekten biologisch te bestrijden. Vooralsnog lijkt deze methode goede perspectieven te bieden voor de pootaardappelteelt en de vroege oogsten van consumptieaardappelen.

1.4 Conclusies

Bovengenoemde voorbeelden geven duidelijk aan, dat er een zeer nauwe relatie is tussen gewasoecologie en gewasbescherming. Van deze kennis is op ruime schaal gebruik gemaakt bij de inrichting van het geintegreerde OBS-bedrijf. Door een nauwkeurige analyse van de diverse bouwplannen en de opeenvolgende teelthandelingen in hun effecten op gewasbelagers zal ons inzicht in de planteziektenkundige gevolgen nog aanzienlijk toenemen. Dit zal leiden tot verdere wijzigingen in bouwplannen en teelthandelingen, die het schadelijk optreden van gewasbelagers zodanig zal beperken, dat de noodzaak om chemische bestrijdingsmiddelen in te zetten zal afnemen.
We mogen ons gelukkig prijzen, dat er in het landbouwkundig onderzoek al lange tijd sprake is van een goede samenwerking tussen genoemde disciplines. Deze samenwerking wordt verder versterkt in een aantal additionele onderzoeksprogramma's, die gestart zijn of worden in het kader van het Meerjarenplan Gewasbescherming. Met name het bevorderen van de geintegreerde bedrijfsvoering in alle sectoren van land- en tuinbouw is sterk afhankelijk van deze kennisvermeerdering en -integratie op het grensvlak van gewasoecologie en gewasbescherming. Deze aanpak vraagt in toenemende mate een holistische naast een reductionistische onderzoeksbenadering. Het onderzoek op de OBS-bedrijven is daar een goed voorbeeld van. Om de horizon van het onderzoek te verleggen verdient het aanbeveling op bedrijfsniveau grondig studie te maken van de perspectieven en beperkingen van de oecologische land- en tuinbouw.

2 Gewasbescherming in de akkerbouw: verweving van landbouw- en milieudoelstellingen

J. Schans
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO), Wageningen

Samenvatting

De geïntegreerde bedrijfsvoering, zoals ontwikkeld op het proefbedrijf OBS, wordt door PAGV/IKC/DLV geïntroduceerd op praktijkbedrijven, verspreid over heel Nederland. In dit hoofdstuk wordt een methode gepresenteerd, waarmee de optimale toepassing van geïntegreerde teeltprincipes onder uiteenlopende omstandigheden modelmatig wordt verkend. Door systematische variatie van teeltelementen worden regio-specifieke bedrijfssystemen voor akkerbouw gegenereerd, die variëren van lage tot hoge inzet van produktiefactoren. Deze bedrijfssystemen worden geoptimaliseerd naar saldo, naar inzet van pesticiden en naar de combinatie van beide doelen in verschillende verhoudingen. Op deze wijze wordt de 'uitruilwaarde' van de doelen zichtbaar. De met deze methode geselecteerde bedrijfssystemen zijn te beschouwen als kansrijke scenario's voor geïntegreerde akkerbouw. Ze kunnen met bedrijfseconomische modellen verder worden bewerkt tot voorbeeldsystemen voor praktijkbedrijven, die omschakelen naar geïntegreerde bedrijfsvoering.

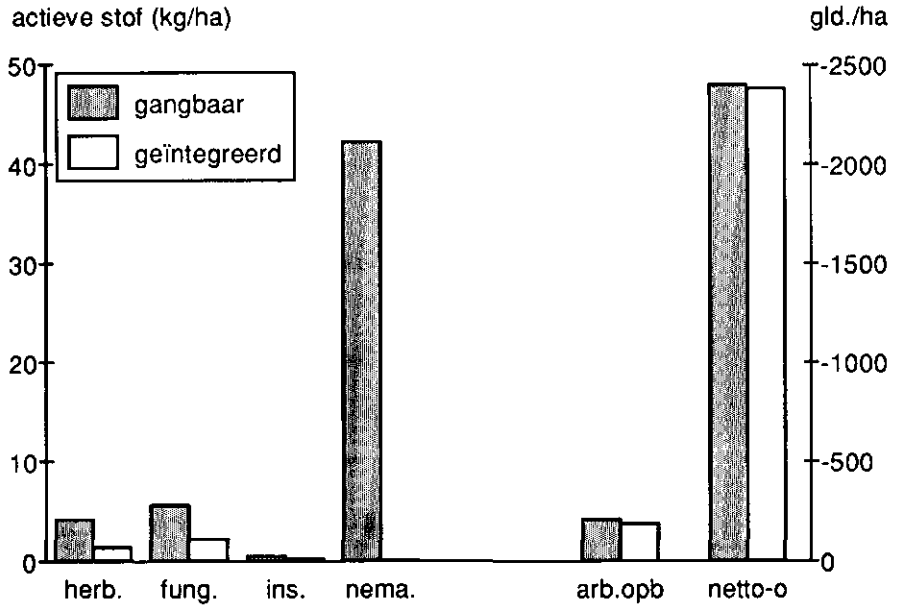
2.1 Inleiding

Met het beschikbaar komen van effectieve pesticiden na 1945 is de gewasbescherming sterk vereenvoudigd, waardoor de opbrengsten per hectare enorm zijn gestegen en grote besparingen op arbeid zijn gerealiseerd, met name bij de onkruidbestrijding. Echter, de landbouw is daardoor sterk afhankelijk geworden van pesticiden. Een hoogproductieve en arbeidsextensieve landbouw zonder chemicaliën lijkt tegenwoordig onhaalbaar. Chemische bestrijding is niet alleen uitgangspunt van de teelt, ook in het gewasbeschermingsonderzoek ligt het accent op (rationalisering van) chemische bestrijding. Pesticiden hebben echter ook hun keerzijde. Het milieu wordt ernstig belast en de volksgezondheid wordt bedreigd.
De samenleving eist steeds nadrukkelijker dat er minder en veiliger pesticiden

worden gebruikt. In 2000 moet het gebruik van grondontsmettingsmiddelen zijn teruggebracht tot 20 % en het gebruik van overige pesticiden tot 50 % van het niveau in 1989 (Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 1990). Dit is echter niet de enige eis die aan de landbouw wordt gesteld. Andere eisen zijn minimale verliezen van N, P en K, een uniforme, hoge kwaliteit van de voortgebrachte produkten en bedrijfssystemen, die zonder subsidies voldoende winstgevend zijn. Om aan het totale eisenpakket te kunnen voldoen, moeten schadelijke organismen worden beheerst met minimale inzet van pesticiden. Bedrijfssystemen, die dit eisenpakket integraal nastreven met inzet van alle daartoe geëigende methoden en technieken, worden gedefinieerd als geïntegreerde bedrijfssystemen (Vereijken, 1989).
De effecten van schadelijke organismen kunnen worden bestudeerd op het niveau van gewas, bedrijf, sector of regio. Op gewasniveau zijn de interacties van vruchtwisseling, populatiedynamiek van (bodemgebonden) schadeverwekkers en bedrijfssaldo onvoldoende zichtbaar. Onderzoek op het niveau van sector of regio gaat voorbij aan het feit, dat de meeste keuzes en beslissingen op het bedrijf worden genomen. Daarom kan de optimale verweving van landbouwkundige en milieukundige doelstellingen het best op bedrijfsniveau worden onderzocht. Dat neemt niet weg, dat kennis van processen op het niveau van het gewas of de plant onontbeerlijk is. Ook worden belangrijke economische en ecologische randvoorwaarden aan agrarische bedrijfsvoering gesteld op regionaal en sectoraal niveau. In dit artikel zal experimenteel en modelmatig onderzoek naar geïntegreerde bedrijfssystemen nader worden belicht.

2.2 Experimenteel onderzoek naar geïntegreerde bedrijfssystemen

Met de geïntegreerde bedrijfsvoering op het proefbedrijf Ontwikkeling Bedrijfs-Systemen (OBS) te Nagele is men er in geslaagd de inzet van chemische bestrijdingsmiddelen met 60 tot 90 % te reduceren, waarbij het netto overschot en het arbeidsinkomen werden gehandhaafd (Figuur 2.1). Landbouwkundige en milieukundige doelen kunnen blijkbaar met succes worden verweven. Dit resultaat werd verkregen door een combinatie van een vierjarige vruchtwisseling, resistente en/of tolerante rassen, aangepaste grondbewerking, gematigde stikstofbemesting en minimale inzet van pesticiden op basis van bodem- en gewasobservaties en schadedrempels. In vergelijking met gangbare bedrijfsvoering zijn tactische bestrijdingsmaatregelen vervangen door strategische maatregelen, gericht op preventie van dichtheden van schadeverwekkers waarbij chemisch ingrijpen noodzakelijk is (Vereijken, 1990b). Aangemoedigd door deze resultaten worden door het PAGV en de regionale onderzoekscentra ook op andere grondsoorten dan zeeklei prototypen voor geïntegreerde akkerbouwsystemen ontwikkeld. Voor dalgrond is dit proefbedrijf Borgerswold bij Veendam (sinds 1986) en voor zandgrond proefbedrijf Vredepeel bij Venray (sinds 1989). Daarnaast wordt vanaf 1989 door PAGV, IKC en DLV samengewerkt bij de experimentele introductie van de geïntegreerde bedrijfsstrategie op praktijkbedrijven, verspreid over



Figuur 2.1 Inzet van herbiciden, fungiciden en nematiciden (kg/ha actieve stof, gemiddeld over 1986-1988) en arbeidsopbrengst en netto-overschot (gld./ha, gemiddeld over 1985-1988) van de gangbare en geïntegreerde teeltsystemen op proefbedrijf OBS (naar Vereijken, 1990a).

heel Nederland. Dit project wordt ondersteund door teelttechnisch, evaluerend en modelmatig onderzoek van PAGV, LEI en CABO.
Door chemische bestrijding volledig te vervangen door andere methoden wordt de milieukundige doelstelling gemaximaliseerd. Een dergelijke ecologische bedrijfsvoering is eveneens op de OBS onderzocht. Beheersing van schadelijke organismen geschiedt louter met een combinatie van strategische maatregelen (vruchtwisseling, resistente rassen, etc.) en niet-chemische cultuurmaatregelen (mechanische onkruidbestrijding, aangepaste zaaidata, etc.). Dit bedrijfssysteem leidde tot 30 á 40 % lagere opbrengsten ten opzichte van het gangbare bedrijfssysteem (Vereijken, 1985-1988). Een specifieke vergelijking van de economische consequenties van de gewasbescherming in het ecologische en gangbare systeem wordt echter bemoeilijkt omdat bij de ecologische bedrijfsvoering meer doelstellingen dan uitsluitend reductie van pesticidengebruik worden nagestreefd, en omdat de ecologisch geteelde produkten tegen hogere marktprijzen worden afgezet dan de gangbare produkten.

2.3 Systeemanalyse en -synthese van geïntegreerde bedrijfsvoering

2.3.1 Systeemanalyse van bedrijfssystemen in de akkerbouw met betrekking tot verweving van doelen

Tussen de uitersten van een bedrijfsvoering, waarbij een maximaal financieel resultaat het voornaamste doel is, en een bedrijfsvoering, die in de eerste plaats op doelen van milieu, natuur en landschap is gericht, ligt een scala van bedrijfsvoeringen die de doelen in uiteenlopende verhoudingen kunnen verweven. De geïntegreerde bedrijfsvoering van de OBS is daarvan één praktisch uitgewerkt voorbeeld, maar hoeft niet per sé de maatschappelijk meest gewenste verweving van doelen te geven. Bovendien is deze bedrijfsvoering gerealiseerd onder goed beheerste proefomstandigheden en is daardoor geen blauwdruk voor uiteenlopende praktijkbedrijven in verschillende regio's van Nederland. Het is tijdrovend en kostbaar om een heel scala van dergelijke experimentele bedrijfssystemen aan te leggen. Een alternatief is de principes van geïntegreerde bedrijfsvoering modelmatig te formuleren, zodat ze met behulp van systeemanalyse kunnen worden getoetst aan de te verweven doelen. In dit hoofdstuk wordt een methode gepresenteerd waarmee doelstellingen op een continue schaal tussen minimaal en maximaal haalbaar niveau worden verweven, en waarmee de consequenties van de verweving voor de bedrijfsstrategie worden geanalyseerd.
De methode is gebaseerd op Interactieve DoelProgrammering (IDP), zoals toegepast voor evaluatie van landgebruik in o.a. Egypte (Ayyad & van Keulen, 1987). IDP is een methode voor de gelijktijdige optimalisering van meerdere doelstellingen en lijkt daarom geschikt voor de analyse van akkerbouwsystemen die zijn gericht op verweving van landbouwkundige en milieukundige doelen. Er wordt een aantal bedrijfssystemen voor akkerbouw gedefinieerd, waarbij elk systeem is gekarakteriseerd door specifieke inzet van produktiefactoren en afvoer van produkten. Landbouwkundige en milieukundige doelen worden geformuleerd in termen van deze inputs en outputs. In de eerste ronde van IDP wordt ieder doel geoptimaliseerd zonder beperkingen op de overige doelstellingen. Op deze wijze worden de maximale en de minimale waarden van elk doel en de bijbehorende produktiesystemen bepaald. In volgende ronden wordt elk doel geoptimaliseerd onder stapsgewijs toenemende beperkingen van de andere doelen. Hiermee wordt de waarde van iedere doelstelling uitgedrukt in termen van de andere. Bovendien worden de verschuivingen in bedrijfsstrategie, die nodig zijn voor verweving van de doelen, zichtbaar.

2.3.2 Genereren van bedrijfssystemen voor akkerbouw

Bedrijfssystemen voor akkerbouw worden met behulp van een computermodel gegenereerd, waarbij de inputniveaus uiteenlopen van zeer laag tot zeer hoog. De bedrijfssystemen worden geformuleerd als een combinatie van teeltmethoden en

Tabel 2.1 Componenten van teelt van consumptieaardappelen in relatie tot gewasbescherming.

COMPONENT	VARIANTEN
vruchtwisseling:	1:6
	1:4
	1:3
ras:	Santé
	Van Gogh
	Bintje
totale N-gift:	tussen 50 en 300 kg/ha
niveau pesticidengebruik:	geen
	lage inzet zonder grondontsmetting
	idem, met grondontsmetting
	hoge inzet zonder grondontsmetting
	idem, met grondontsmetting

-technieken in een gedefinieerde omgeving. In dit artikel wordt dit uitgewerkt voor het gewas consumptieaardappelen op zeeklei in de Flevopolders. Er wordt uitgegaan van gemiddelde regionale weersomstandigheden, omdat de basisgegevens voor de bedrijfssystemen zijn verkregen uit meerjarig onderzoek in Flevoland. De fosfaat- en kalitoestand van de bodem wordt binnen de gangbare streeftrajecten verondersteld. De benodigde kennis en mechanisatie worden aanwezig geacht. In het model is de helft van het areaal besmet met *Globodera rostochiensis* en de andere helft met *G. pallida*. Ontwikkeling van nieuwe pathotypen van aardappelcysteaaltjes blijft buiten beschouwing. Andere schadeverwekkers in het model zijn onkruiden, *Rhizoctonia solani* (lakschurft), *Phytophthora infestans* (aardappelziekte) en *Macrosyphum euphorbiae* (toprol). Deze modelomgeving wijkt hier en daar af van werkelijke omstandigheden, teneinde de verschillende elementen van het model te profileren.
De teeltmethoden en -technieken zijn opgebouwd uit verschillende componenten, waarbij voor elke component een aantal contrasterende varianten is geformuleerd. De teeltcomponenten, die bij gewasbescherming van consumptieaardappelen een rol spelen, zijn weergegeven in Tabel 2.1. De extreme varianten zijn primair gericht op minimale milieu-effecten met gewasopbrengsten als ondergeschikte factor, óf primair gericht op maximale gewasopbrengsten zonder met milieu-effecten rekening te houden. Tussenliggende varianten houden rekening met beide doelstellingen. Elke combinatie van varianten vormt een apart teeltsysteem, waarvoor de inputs en outputs worden gekwantificeerd op basis van inzichten in gewasgroei, nutriëntenstromen en schade door ziekten, plagen en onkruiden. Alle inputs en outputs worden weergegeven in fysieke grootheden. De gewasopbrengsten bij verschillende combinaties van teeltcomponenten worden berekend, uitgaande van een basisopbrengst bij optimale bemesting en volledige bescherming tegen ziekten, plagen en onkruiden. Deze basisopbrengst wordt aangepast voor effecten van vruchtwisseling, ras en N-gift. Dit opbrengst-

Tabel 2.2 Bestrijdingsmiddelen op de zwarte lijst van het ministerie van VROM, middelen die hieraan door de Stichting Natuur en Milieu (SNM) zijn toegevoegd en overige middelen, zoals gebruikt in het model van aardappelteeltsystemen. Bron: Hegeman & Vos, 1989.

VROM	dichloorpropeen
	dinoseb
	maneb/fentin
SNM	maneb
	metribuzin
overige	pencycuron
	pirimicarb

niveau wordt vervolgens gecorrigeerd voor schade door ziekten, plagen en onkruiden, waarvan de dichtheid afhankelijk is van de combinatie van teeltcomponenten (vruchtwisseling, ras en niveau van pesticidengebruik). De omvang van de schade door sommige schadeverwekkers wordt tevens beïnvloed door tolerantie-eigenschappen van het ras en het niveau van N-bemesting.
Bestrijdingsmiddelen worden gerangschikt naar werkingsspectrum, persistentie en mobiliteit. Op basis van deze eigenschappen zijn door verschillende instanties 'zwarte lijsten' samengesteld van bestrijdingsmiddelen, waarbij de criteria van de verschillende instanties duidelijk verschillen (Hegeman & Vos, 1989). In deze studie worden de pesticiden voor aardappelteelt ingedeeld in drie groepen: middelen die voorkomen op de zwarte lijst van het Ministerie van VROM ('VROM'-pesticiden), middelen die hieraan zijn toegevoegd door de Stichting Natuur en Milieu ('SNM'-pesticiden) en 'overige' middelen (Tabel 2.2).

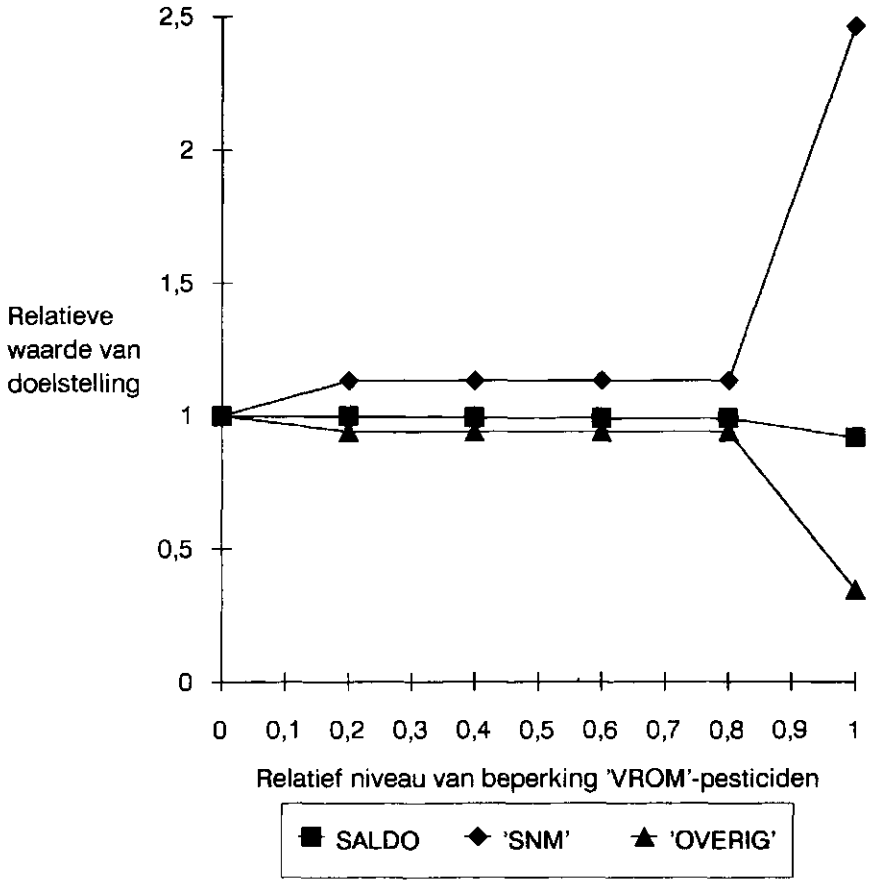
2.3.3 Doelstellingen van akkerbouw

De te optimaliseren doelstellingen zijn een essentieel onderdeel van de inputs en outputs van de bedrijfssystemen. De landbouwkundige doelstelling is geformuleerd als maximalisatie van het saldo van de vruchtwisseling bij volledig eigen mechanisatie. In het geval van consumptieaardappelteelt wordt dit saldo berekend als totale baten verminderd met toegerekende kosten van aardappelteelt, plus de saldo's van de andere gewassen, gemiddeld per hectare. De financiële inputs en outputs worden uit de fysieke berekend via vaste prijzen.
De milieukundige doelstelling, minimalisatie van de inzet van bestrijdingsmiddelen, is in drie elkaar aanvullende doelen gedefinieerd. Het eerste doel is minimalisatie van de inzet van 'VROM'-pesticiden. Het tweede doel, dat geoptimaliseerd wordt als het eerste doel volledig is bereikt, is minimalisatie van de inzet van 'SNM'-pesticiden. Het derde doel, te optimaliseren na het realiseren van de eerste twee, is minimalisatie van het gebruik van 'overige' pesticiden.

2.3.4 Optimalisering van doelstellingen

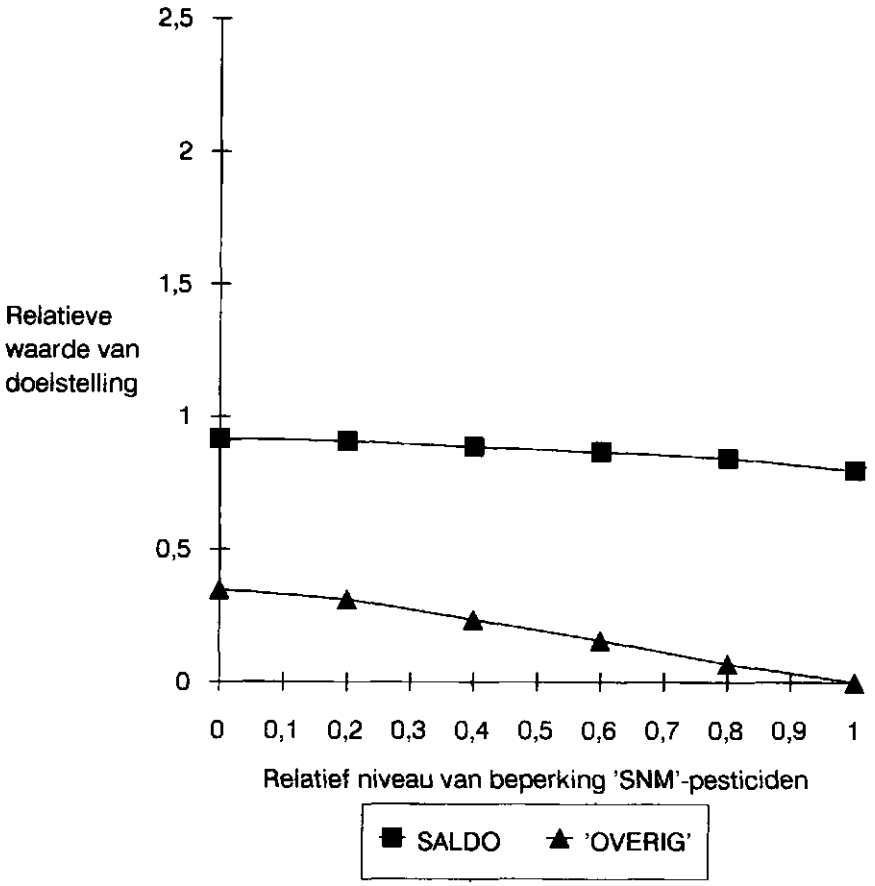
Uitgangspunten
Voor de inputs en outputs worden prijzen volgens Kwantitatieve Informatie 1989-1990 (Noordam & van de Wiel, 1989) gebruikt. De marktprijs voor 'Bintje' is hoger dan voor 'Van Gogh' en 'Santé'. De prijs voor knollen, groter dan 55 mm, is 25 % hoger dan voor kleine knollen. Gezien de beperkte vraag naar 'Van Gogh' en 'Santé' zijn voor deze rassen produktiebeperkingen aangebracht.

Resultaten
Het maximale saldo bij ongelimiteerde inzet van bestrijdingsmiddelen bedraagt 3900 gld./ha. Hierbij wordt 100 kg 'VROM'-pesticiden, 6 kg 'SNM'-pesticiden en 0,4 kg 'overige' pesticiden (alle actieve stof) per hectare gebruikt. Het bijbehorende teeltsysteem bestaat uit 1:3 aardappelen; 'Bintje' afgewisseld met 'Van Gogh' op areaal besmet met *G. rostochiensis* en 'Bintje' met grondontsmetting



Figuur 2.2 Saldo van rotatie, inzet van 'SNM'-pesticiden in aardappel en inzet van 'overige' pesticiden in aardappel bij toenemende beperking op gebruik van 'VROM'-pesticiden.

op het overige areaal; een totale N-gift van 275 kg/ha en inzet van pesticiden op het hoogste niveau. Dichloorpropeen maakt 85 % uit van de 'VROM'-pesticiden. Bij stapsgewijze beperking van de inzet van 'VROM'-pesticiden tot nul daalt het maximale saldo tot 92 % van de oorspronkelijke waarde (Figuur 2.2). Het gebruik van maneb/fentin wordt vervangen door maneb, zodat de inzet per hectare van 'SNM'-pesticiden (Tabel 2.2) in de laatste reductiestap ruim verdubbeld. De inzet per hectare van 'overige middelen' daalt tot 35 % van de oorspronkelijke waarde. Op een steeds groter deel van het areaal wordt de teeltstrategie aangepast door vervanging van het vatbare 'Bintje' door 'Van Gogh' of 'Santé' tot de produktieplafonds, verminderd gebruik van bestrijdingsmiddelen en lagere N-giften. In de laatste reductiestap wordt op een deel van het areaal de vruchtwisseling verruimd tot 1:4.
Bij de daaropvolgende stapsgewijze beperking van de inzet van 'SNM'-pesticiden tot nul daalt het maximale saldo tot 79 % van de oorspronkelijke waarde en de inzet van 'overige' pesticiden tot nul (Figuur 2.3). Omdat verdere vervanging van



Figuur 2.3 Saldo van rotatie en inzet van 'overige' pesticiden in aardappel bij toenemende beperking op gebruik van 'SNM'-pesticiden.

'Bintje' door andere rassen niet mogelijk is, kan alleen chemische onkruidbestrijding worden vervangen door aangepaste grondbewerking. De schade door andere organismen neemt toe.
Met deze gegevens kunnen de kosten van beperking van pesticidengebruik worden berekend in termen van saldoreductie. Een beperking van de inzet van 'VROM'-middelen tot 20 % van de inzet bij ongelimiteerde maximalisatie van het saldo, analoog aan het beleid ten aanzien van grondontsmettingsmiddelen (Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 1990) kost bij de gebruikte marktprijzen en produktiebeperkingen 40 gld/ha, gemiddeld over de vruchtwisseling. Een totaal verbod op 'VROM'-pesticiden kost 320 gld/ha. Deze kostenberekening is sterk afhankelijk van de economische randvoorwaarden in het model. Wanneer bijvoorbeeld de produktiebeperkingen van 'Van Gogh' en 'Santé' worden opgeheven en de marktprijzen verder gelijk blijven, kost een verbod op 'VROM'-middelen slechts 120 gld/ha. Genoemde absolute waarden hebben alleen betrekking op de gedefinieerde modelomgeving en gelden niet voor de werkelijke situatie.

2.4 Discussie

Deze studie toont aan dat op basis van bedrijfssystemen, die zijn geformuleerd door systematische combinatie van teeltcomponenten, een verweving van doelen mogelijk is op een continue schaal tussen maximaal en minimaal haalbaar niveaus. De 'uitruilwaarde' van de ene doelstelling in termen van de andere kan hiermee worden berekend. De verandering van teelt- en bedrijfsstrategie, nodig om een gewenste mate van verweving te realiseren, wordt duidelijk gemaakt. Economische en politieke randvoorwaarden en de omgeving, waarin de bedrijfssystemen zich bevinden, worden expliciet in het model geformuleerd, zodat de bedrijfsysstemen en doelstellingen onder verschillende omstandigheden kunnen worden geanalyseerd. Op deze wijze geselecteerde bedrijfssystemen kunnen worden toegepast in regionale en sectorale economische modellen, zodat een hoge graad van technisch detail in deze modellen mogelijk is ('nested optimizations'; Veeneklaas, 1990).
De methode wordt toegepast in het ondersteunend onderzoek bij de introductie van geïntegreerde bedrijfsstrategieën op praktijkbedrijven. Afhankelijk van specifieke regionale omstandigheden worden bedrijfsscenario's geselecteerd met een hoog niveau van verweving van economische en ecologische doelen. Deze kansrijke scenario's worden verder bewerkt tot bedrijfssystemen, die richtinggevend zijn voor de praktijkbedrijven. Gelet op de problematiek rond de fabrieksaardappelteelt zal het onderzoek eerst op Noordoost-Nederland worden gericht.
Zoals bij elke systeemanalyse worden conclusies gebaseerd op een vereenvoudigd beeld van de werkelijkheid. De produktiesystemen met lage inzet van produktiefactoren zijn echter noodzakelijkerwijs sterker vereenvoudigd dan die met hoge inzet, omdat doorgaans geen experimenten worden uitgevoerd bij lage niveaus van meer dan één factor tegelijk. Bovendien zijn onvoldoende empirische gegevens beschikbaar over ecologische landbouw (zonder inzet van pesticiden)

onder variabele omstandigheden om bedrijfssystemen, die maximale prioriteit leggen bij milieukundige doelstellingen, goed te kwantificeren. Omdat juist deze systemen nodig zijn voor de vérgaande verweving van landbouwkundige en milieukundige doelen, is meer kennis nodig van ecologische bedrijfssystemen, van groei en productiviteit van rassen bij matige dichtheden van schadeverwekkers en gematigde N-bemesting, en van populatiedynamiek van ziekten en plagen onder deze omstandigheden.

2.5 Literatuur

Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij. 1990. Structuurnota landbouw. Regeringsbeslissing. SDU, Den Haag. 174 pp.

Ayyad, M.A. & van Keulen, H. 1987. The 'Mariut' Project. Final report submitted to Directorate General for International Cooperation (DGIS), Part 3. CABO, Wageningen.

Hegeman, H. & Vos, A. 1989. Prikkel of pressie? Beleidsinstrumenten voor het terugdringen van bestrijdingsmiddelen. Instituut voor Milieuvraagstukken, Vrije Universiteit, Amsterdam. 106 pp.

Noordam, W.P. & van de Wiel, E. 1989. Kwantitatieve informatie voor de akkerbouw en de groenteteelt in de vollegrond. Bedrijfssynthese 1989-1990. PAGV, Lelystad. 184 pp.

Veeneklaas, F.R. 1990. Dovetailing technical and economic analysis. Proefschrift Erasmus Universiteit, Rotterdam. 159 pp.

Vereijken, P. 1985-1988. Jaarverslagen OBS van 1983 tot 1985. PAGV, Lelystad.

Vereijken, P. 1989. Experimental systems of integrated and organic wheat production. Agricultural Systems 30: 187-197.

Vereijken, P. 1990a. Proefbedrijf OBS. In: Vereijken, P. & Wijnands, F.G. Geïntegreerde akkerbouw naar de praktijk. CABO-PAGV, Lelystad: 11-19.

Vereijken, P. 1990b. Geïntegreerde gewasbescherming meer dan efficiënter gebruik van chemische middelen. In: Vereijken, P. & Wijnands, F.G. Geïntegreerde akkerbouw naar de praktijk. CABO-PAGV, Lelystad: 36-44.

3 Gewasreacties op biotische en abiotische stress bij aardappelen

A.J. Haverkort en M.A. van Oijen
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO), Wageningen

Samenvatting

Het onderzoek aan biotische stress richt zich op de processen en mechanismen die van belang zijn voor de schaderelaties tussen gewassen en pathogenen. Deze relaties, mede beïnvloed door abiotische stressoren zoals droogte, worden hier beschreven met behulp van modellen voor interceptie en benutting van straling door het gewas. Het onderzoek levert inzicht in de wijze waarop opbrengstderving tot stand komt, en geeft een kader voor teeltbegeleidingssystemen.
De aardappelziekte, veroorzaakt door de schimmel *Phytophthora infestans*, beïnvloedt slechts de hoeveelheid door het gewas opgevangen straling en niet de doelmatigheid voor de knolproduktie. Bij de bodemgebonden ziekten zoals aardappelmoeheid, veroorzaakt door cysteaaltjes (*Globodera spp.*), en verwelkingsziekte, veroorzaakt door de schimmel *Verticillium dahliae*, veranderen naast de lichtopvang ook de efficiëntie van drogestofproduktie, de drogestofverdeling en de mineralen- en watergehalten van de verschillende organen.

3.1 Inleiding

De planteziektenkunde heeft zich in de laatste decennia meer gericht op de biologie van de ziekteverwekker, schade en bestrijding dan op het fysiologisch functioneren van het gewas na aantasting. De plant- en gewaskunde negen er ook sterk toe om de zieke planten en gewassen buiten beschouwing te laten. Met de sterke bouwplanvernauwing tot enkele winstgevende gewassen in de akkerbouw en het doorvoeren van continuteelt bij maïs en een aantal vollegrondsgroenten, treden biotische bodemstressfactoren meer op dan voorheen, terwijl hun bestrijding een niet steeds gerechtvaardigde belasting voor de natuurlijke omgeving vormt. De aardappelteelt, voornamelijk in 2-, 3- en 4-jarige gewasrotaties, is de grootste gebruiker van biociden in de Nederlandse akkerbouw. Het gaat daarbij om nematiciden die op grote schaal worden ingezet tegen het aardappelcysteaaltje (*Globodera spp.*) in de Veenkoloniën, fungiciden, gebruikt tegen de aardappelziekte (*Phytophthora infestans*), insecticiden voornamelijk gebruikt tegen bladluizen (waaronder *Myzus persicae*) die als vector van virussen optre-

den. Tenslotte worden op grote schaal herbiciden ingezet ter beheersing van onkruid maar ook als loofdodingsmiddel. Grondontsmettingsmiddelen vormen meer dan de helft van de circa 50000 ton actieve stof van bestrijdingsmiddelen, die jaarlijks in de Nederlandse landbouw worden gebruikt (Langeweg, 1988). Het gebruik van deze biociden zal in de toekomst steeds sterker aan banden worden gelegd. Schade, nu toegebracht aan de natuurlijke omgeving, en kosten van bestrijding zullen moeten worden beperkt, wat gepaard zal gaan met een toename van schade aan het gewas.
Het biotische stressonderzoek richt zich op de processen en mechanismen die van belang zijn voor de schaderelaties tussen gewas en pathogeen. Het draagt gegevens aan voor simulatiemodellen en teeltbegeleidingssystemen en het bestudeert de resistentie- en tolerantiekenmerken die van belang zijn voor de veredeling en de teelt.
Dit hoofdstuk gaat in op de wijze waarop gewasfysiologische parameters van de aardappel worden beïnvloed door *Phytophthora infestans* verantwoordelijk voor de aardappelziekte, *Globodera* spp. verantwoordelijk voor aardappelmoeheid, en *Verticillium dahliae* verantwoordelijk voor de verwelkingsziekte. Deze drie ziekten zijn gekozen vanwege hun economisch belang en vanwege de verschillende wijzen waarop zij de gewasgroei beïnvloeden. In de Veenkoloniën is het aardappelcysteaaltje verantwoordelijk voor opbrengstdaling en grote kosten van bestrijding (Mulder & Veninga, 1986) terwijl een complex van schimmels, een actinomyceet en bacteriën de opbrengsten doen dalen als gevolg van een te nauwe vruchtwisseling in de Flevopolder (Bollen et al. 1989). Deze ziekten dienen als voorbeelden van gewasoecologische interacties tussen pathogenen en waardplanten.

3.2 Beschrijving van de groei van het aardappelgewas

Planten benutten zonnestraling voor het produceren van droge stof. De produktie van droge knolmassa door aardappelen blijkt vaak te beschrijven als een rechtlijnig verband met de hoeveelheid straling die een gewas opvangt nadat de knolaanleg is begonnen (Haverkort & Harris, 1986). Daarom kan de volgende vergelijking worden opgesteld:

$$Y_k = (IR_t - IR_i) \times E_k \qquad (1)$$

waarin Y_k de droge knolmassa is (g m^{-2}), IR_t en IR_i de hoeveelheid straling opgevangen door het gewas over het totale groeiseizoen, respectievelijk tot begin knolaanleg (MJ m^{-2}), en E_k de efficiëntie waarmee straling benut wordt voor knolproduktie (g MJ^{-1}). Met dit eenvoudige model kan worden volstaan indien de hoeveelheid opgevangen zonnestraling na knolaanleg de enige gewasparameter is die door de stress-factor wordt beïnvloed zoals bij een aantasting door *P. infestans*. Als het drogestofgehalte van de knollen (DSG) bekend is, kan met dit model de verse knolopbrengst (Y_{kv}) berekend worden:

$$Y_{kv} = Y_k \,/\, DSG \qquad (2)$$

Een vollediger beschrijving van de gewasgroei is mogelijk als in de loop van de ontwikkeling ook de geproduceerde drogestof van de overige plantedelen (loof, wortels, stolonen) wordt bepaald. De totale drogestof (Y_t) wordt dan berekend met vergelijking (3) en de oogstindex (HI) met vergelijking (4):

$$Y_t = IR_t \times E_t \quad (3)$$
$$HI = Y_k / Y_t \quad (4)$$

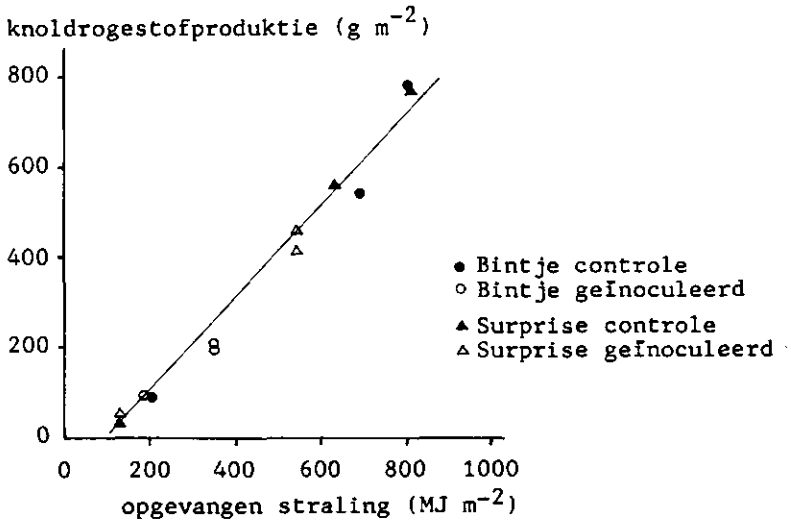
waarin E_t de efficiëntie voor totale drogestofproduktie voorstelt. Als van een gewas de bovengenoemde basisparameters bekend zijn kan dus op elk moment de verse knolmassa worden berekend met behulp van de vergelijking:

$$Y_{kv} = HI \times IR_t \times E_t / DSG \quad (5)$$

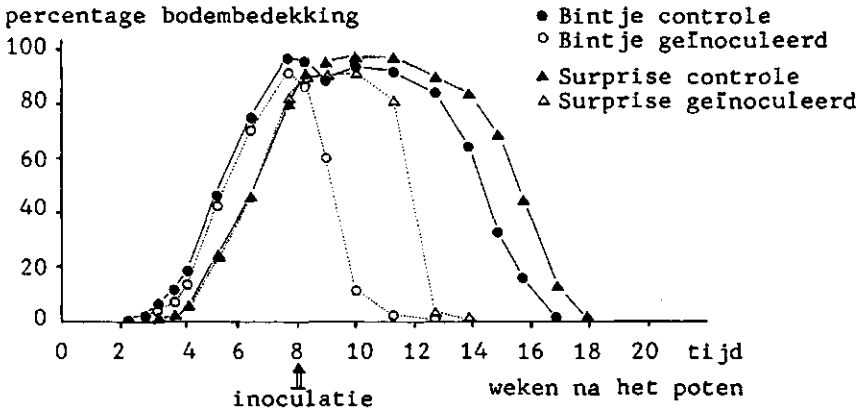
Door het uitvoeren van getrapte oogsten bij gewassen die verschillende behandelingen hebben ontvangen kunnen de waarden van de parameters beschreven in (5) worden vastgesteld, evenals hun relatieve bijdrage aan veranderingen in de opbrengst.
Ter vergroting van het inzicht in de wijze waarop de veranderingen in de parameters tot stand komen dienen de achterliggende processen te worden bestudeerd. Aldus komt tevens een mechanistischer model tot stand. Zo kan de opgevangen straling worden berekend uit de bebladeringsindex (LAI) en uit een lichtuitdovingscoëfficiënt, maar een eenvoudiger benadering maakt gebruik van een meting van de bodembedekking met groen blad (Haverkort et al. 1990). De efficiëntie voor drogestofproduktie kan ook worden afgeleid uit de fotosynthesesnelheid van de individuele bladeren, rekening houdend met de verademing. Zo kan elk achterliggend proces nauwkeuriger worden beschreven dan in vergelijkingen 1-5 is gedaan. Dit kan gebeuren om de juistheid van de modelaannames te toetsen. Vele van de parameters in de complexe modellen veranderen in de loop van de ontwikkeling van het gewas en hangen af van omgevingsfactoren zoals de temperatuur. Met name de beschikbaarheid van bodemvocht oefent via de waterrelaties en huidmondjesregulatie een invloed uit op de fotosynthese en efficiëntie, alsook op de drogestofgehalten van de verschillende plantedelen waaronder de knollen. Voorts kunnen stressoren, waaronder pathogenen, de omvang en ontwikkeling van verschillende planteorganen wijzigen, wat leidt tot een veranderende efficiëntie en drogestofverdeling. Meer complexe modellen zijn ook nodig indien de studie zich richt op door biotische stress veranderde gehaltes van gesynthetiseerde inhoudsstoffen (bv. zetmeel) en mineralen (Ca).

3.3 Aardappelziekte

De produktie van knoldrogestof door aardappelgewassen aangetast door *P. infestans*, laat zich goed analyseren met de eenvoudigste vergelijking gegeven in de vorige paragraaf: $Y_k = (IR_t\text{-}IR_i) \times E_k$ (vgl. 1). Haverkort en Bicamumpaka (1986) verkregen in Rwanda resultaten bij veldproeven, waaruit bleek dat de aardappelziekte de E_k, de efficiëntie waarmee aardappelplanten licht omzetten



Figuur 3.1 Relatie tussen drogestofopbrengst in knol en onderschepte straling van de rassen Bintje en Surprise in 1988 te Wageningen, als beïnvloed door *P. infestans*.



Figuur 3.2 Ontwikkeling van de bodembedekking van de rassen Bintje en Surprise in 1988 te Wageningen. Behandelingen als in Figuur 3.1.

in knoldrogestof, niet beïnvloedt. Dit werd bevestigd voor Nederlandse rassen en omstandigheden door van Oijen & Budding (1988), die eveneens alleen een reductie van lichtinterceptie (IR_t-IR_i) vonden, bij gelijkblijvende efficiëntie van lichtbenutting (E_k). Figuur 3.1 toont voor de rassen Bintje en Surprise een constante E_k van 1,03 g MJ^{-1}, ongeacht het niveau van aantasting door de aardappelziekte. Dit blijkt uit het lineaire verband tussen knolopbrengst en lichtonderschepping.

Aangezien de ziekte alleen IR reduceert en E_k onbeïnvloed laat, mogen we verwachten dat de ziekte weliswaar leidt tot versnelde afsterving van blad, maar de fotosynthese van groen blad niet remt. Dit wordt bevestigd door metingen van

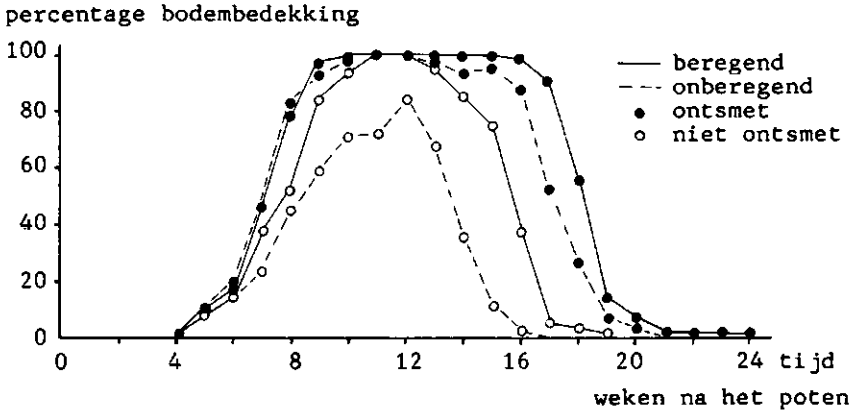
Tabel 3.1 Relatieve waarden van de snelheid van fotosynthese bij lichtverzadiging (AMAX), en donkerademhaling (RD). Metingen aan groen blad van twee rassen, al dan niet geïnfecteerd met *P. infestans* (CPO-gegevens; van Oijen, 1990).

Ras	Geïnfecteerd	AMAX	RD
Bintje	niet	1,00	1,00
	wel	0,99	1,11
Surprise	niet	1,00	1,00
	wel	0,94	1,07

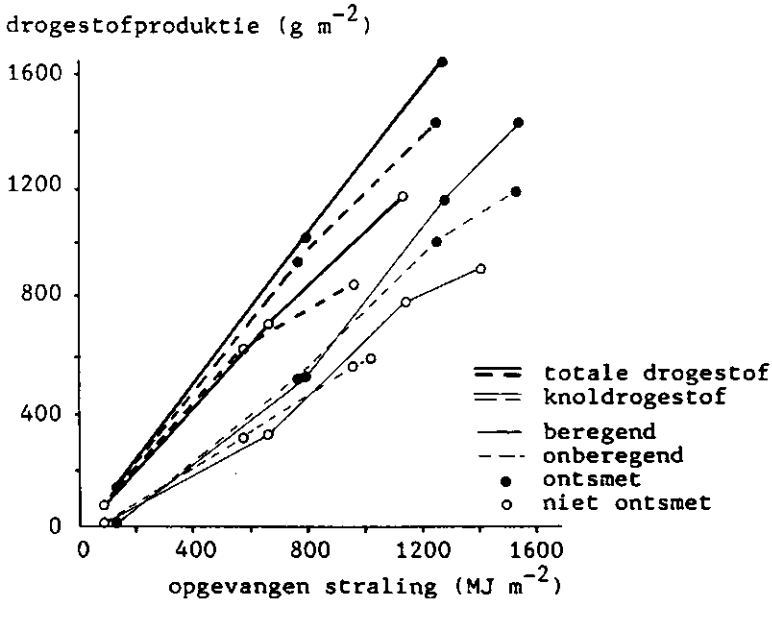
bodembedekking en fotosynthese (respectievelijk Figuur 3.2 en Tabel 3.1). Figuur 3.2 laat voor de rassen Bintje en Surprise zien dat aantasting door *P. infestans* tot een versnelde verlies van groen blad leidt, waarbij opvalt dat Bintje het vatbaarst is. Tabel 3.1 toont dat fotosynthese en ademhaling van groen blad van beide rassen aanzienlijk minder sterk beïnvloed worden door de ziekte. We zien dat de eenvoudige analyse van opbrengst in termen van lichtonderschepping en efficiëntie van lichtbenutting aan kan geven welke processen in de plant door een ziekte worden beïnvloed: *Phytophthora* beinvloedt de bladsterfte sterker dan de fotosynthese.

3.4 Aardappelmoeheid

Het besmettingsniveau van het geel en wit aardappel-cysteaaltje, respectievelijk *Globodera rostochiensis* en *G. pallida*, in de Veenkoloniën is sterk gedaald tussen 1968 en 1972, maar het neemt sinds 1978 weer toe vanwege het op de voorgrond treden van de pathotypen Pa-2 en -3 waartegen geen resistentie was ingekruisd (Mulder & Veninga, 1986). Naast het besmettingsniveau en de resistentie van het geteelde ras (dat bepaalt hoe sterk de aaltjes zich kunnen vermeerderen) is de tolerantie van het ras voor het aaltje maatgevend voor de opbrengstderving. Daarnaast is waargenomen dat schade ernstiger wordt naarmate andere stressoren optreden zoals bijvoorbeeld droogte. Sinds 1988 onderzoekt het CABO samen met het Hilbrandslaboratorium voor Bodemziekten (HLB) de gewasparameters die tolerantie voor aaltjes en droogte bepalen. Daartoe werden een aantal rassen geteeld op een zwaar besmet perceel dat gedeeltelijk was ontsmet en waarin op beide besmettingsniveaus de helft additioneel werd beregend om droogtestress tegen te gaan. De bodembedekking met groen blad werd wekelijks bepaald met behulp van een raster wat een zeer goede maat geeft voor de hoeveelheid door het gewas opgevangen fotosynthetisch actieve straling (Haverkort et al., 1990). Het produkt van de dagelijkse globale zonnestraling en het aandeel bodembedekking levert de door het gewas opgevangen straling op die werd geaccumuleerd over het seizoen (IR_t). Een voorbeeld van een ras waarvan



Figuur 3.3 Ontwikkeling van de bodembedekking van het ras Mentor in 1989 te Eeserveen, als beïnvloed door beregening en ontsmetting tegen *G. pallida.*



Figuur 3.4 Relaties tussen drogestofopbrengsten en onderschepte straling van het ras Astarte in 1989 te Eeserveen, als beïnvloed door beregening en ontsmetting tegen *G. pallida.*

het bladapparaat sterk reageerde op aaltjes en droogte, als tot uiting komend in de bodembedekkingsduur, is cv. Mentor (Figuur 3.3).
Bij maandelijkse oogsten werden de drogestofopbrengsten van de knol en overig plantemateriaal bepaald. Afgezet tegen de geaccumuleerde hoeveelheid opgevangen straling levert dit rechten op waarvan de hellingen de E_t en de E_k weergeven. Een voorbeeld van een ras dat zich aanpaste aan de stressoren door

Tabel 3.2 Relatieve waarden van opbrengstcomponenten van een veldproef in 1989 in Eeserveen (CABO/HLB-gegevens). Twee rassen, al dan niet beregend en al dan niet na ontsmetting gericht tegen aardappelcysteaaltjes. Acronymen zie vergelijkingen 1-5.

Ras	Beregend	Ontsmet	Y_{kv}	HI	IR_t	E_t	DSG
Astarte	wel	wel	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	wel	niet	0,60	0,89	0,92	0,78	1,04
	niet	wel	0,77	0,94	1,00	0,88	1,06
	niet	niet	0,37	0,80	0,66	0,67	1,11
Mentor	wel	wel	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	wel	niet	0,64	0,93	0,77	0,86	1,03
	niet	wel	0,77	0,88	0,96	0,94	1,07
	niet	niet	0,36	0,93	0,49	0,94	1,09
Elles	wel	wel	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	wel	niet	0,76	0,96	0,94	0,89	1,05
	niet	wel	0,96	1,10	1,00	0,83	1,05
	niet	niet	0,55	1,01	0,90	0,70	1,08

sterk gewijzigde efficiënties is Astarte (Figuur 3.4 en Tabel 3.2). Aanvullende informatie zoals het percentage drogestof in de knollen, het snijpunt van de rechten van knolproduktie met de IR-as (Figuur 3.4) gelijkgesteld aan de IR_t, en de HI berekend uit de maximale hoeveelheid loof bij een oogst en de knoldrogestof bij de eindoogst, stellen ons in staat om de mate van tolerantie voor aaltjes en droogte weer te geven met een klein aantal eenvoudig te bepalen gewasgroeiparameters. Dit is zichtbaar gemaakt in Tabel 3.2 waar de waarde van de opbrengstcomponenten van de controle (ontsmet en beregend) op 1 is gesteld. De verse knolopbrengsten (Y_{kv}) van de beregende en ontsmette objecten bij eindoogst waren 50,6, 48,3 en 48,4 t ha^{-1} voor respectievelijk Astarte, Mentor en Elles. Een dubbele ontsmetting met Monam voor het poten resulteerde in een lichte besmetting met circa 250 levende larven per 100 ml grond, terwijl de niet ontsmette percelen een zeer zware besmetting hadden met circa 2600 levende larven per 100 ml grond. De beregende veldjes ontvingen ongeveer 100 mm regen meer in het hele seizoen dan de onberegende. Het produkt van de waarden van HI, IR_t, E_t en 1/DSG (vergelijking 5) komt in Tabel 3.2 bij benadering overeen met de waarde van Y_{kv}. Afwijkingen komen voort uit proeftechnische variatie en afrondingen.

Het voor aaltjes tolerante ras Elles bleek ook minder gevoelig voor droogte. Vanwege zijn laatheid werd de totale knoldrogestofopbrengst zelfs niet door het achterwege laten van beregening beïnvloed. De totale hoeveelheid opgevangen straling en de efficiëntie voor totale drogestofproduktie werden bij Elles minder door de zwaardere besmetting beïnvloed dan bij Astarte. Dat Astarte meer van beide stressoren te lijden had is voorts af te leiden uit de mate waarin de

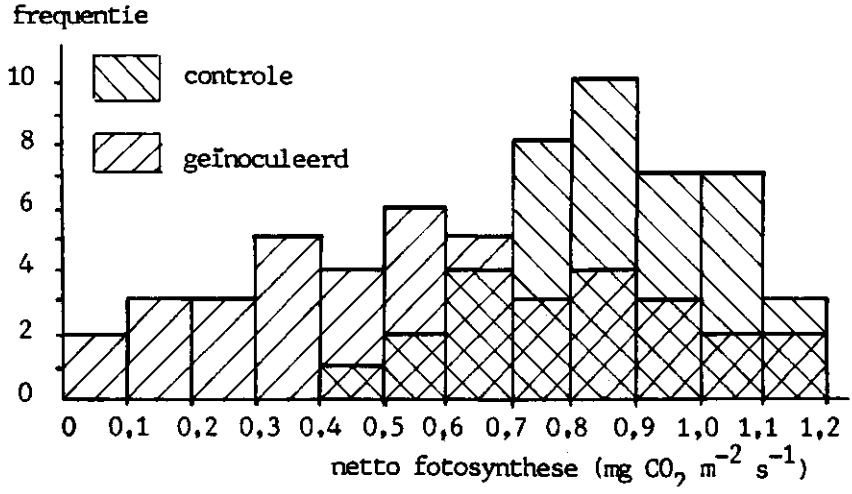
oogstindex daalde (bij Elles zelfs niet beïnvloed) en uit het sterker toegenomen drogestofgehalte van de knollen bij de eindoogst. Dergelijke rasverschillen ten aanzien van tolerantie-indicerende gewasgroeicomponenten helpen bij de keuze van het ras, afhankelijk van teeltmaatregelen zoals beregening in dit geval.

3.5 Verwelkingsziekte

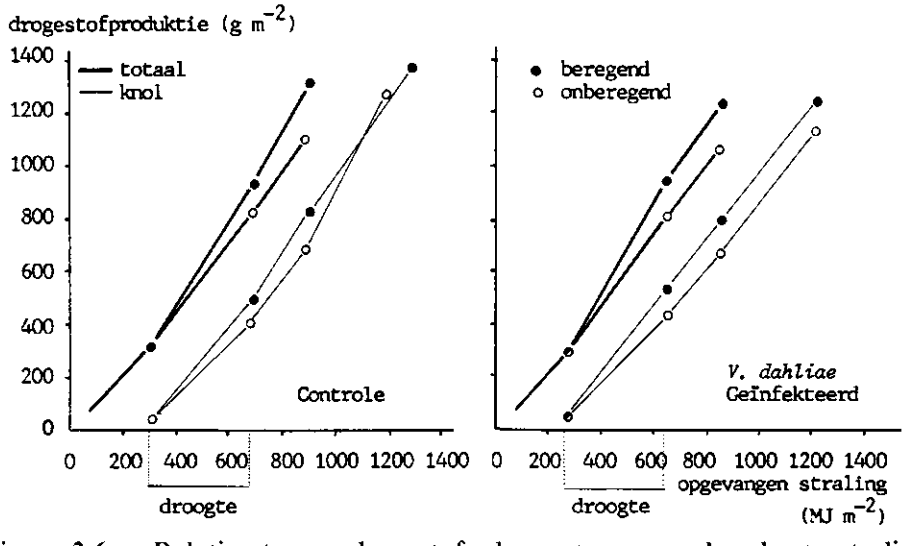
De in de Flevopolder op proefveld "de Schreef" gevonden opbrengstderving bij een 3-jarige rotatie, vergeleken met een 6-jarige rotatie, wordt voornamelijk geassocieerd met een verhoogde stengelinfectie met de schimmel *Verticillium dahliae* (Bollen et al., 1989). In droge jaren was de opbrengstderving door verwelkingsziekte groter dan in natte jaren en deze kon oplopen tot 25 % (Haverkort et al. 1989). Sinds 1988 onderzoekt het CABO met het IPO de invloed van droogte en *V. dahliae* op de gewasgroei. In experimenten met mobiele containers onder een regenscherm werd de invloed van een vroege in vergelijking met een late droogteperiode in het seizoen op al dan niet geinoculeerde aardappelplanten nagaan aan de hand van verscheidene bepalingen. In 1989 werd een veldproef aangelegd met vier rassen, waarbij *V. dahliae*-inoculatie en het achterwege laten van de beregening gedurende de maand juni, de proeffactoren waren. In dat jaar werden bij al dan niet bij het poten geïnoculeerde veldjes eveneens de gewasfotosynthese en -transpiratie met behulp van gewaskappen bepaald.
De schimmel *V. dahliae* dringt de plant binnen via de wortels en infecteert gaandeweg de stengel waarbij hij in steeds hogere stengeldelen kan worden gevonden. Niet aangetaste stengels geven geen symptomen te zien terwijl bladeren van aangetaste stengels verwelken en verkleuringen van de deelblaadjes aan één zijde van de hoofdnerf te zien geven. Uit de container- en veldproeven bleek dat opbrengstderving vooral optreedt indien de planten aanvankelijk ruim van bodemvocht zijn voorzien, en later droogte ondervinden. Infectie vanuit de bodem kan dan optimaal plaatsvinden tenzij een minder omvangrijk wortelstelsel wordt aangelegd. Droogtestress later in het groeiseizoen wordt dan versterkt door de aanwezigheid van de schimmel in de stengel. Tabel 3.3 laat zien hoe geïnfecteerde planten een kleiner wortelaandeel hebben en dat bij droogtestress

Tabel 3.3 Spruit/wortel verhoudingen van aardappelen in de *Verticillium*-proef in containers onder het regenscherm in 1989 (betrokken op drogestofopbrengsten, knollen uitgezonderd, LSD 0,05 = 2,5).

Droogte	*V. dahliae*	
	Controle	Geïnoculeerd
Controle	44,4	47,8
Vroeg	40,0	44,4
Laat	35,9	45,0



Figuur 3.5 Frequentieverdelingen van de netto fotosynthesesnelheden gemeten met bladfotosynthesemeter van het laatst volgroeide blad van het ras Saturna in 1989 (43 dagen na poten) te Wageningen, als beïnvloed door *V. dahliae*.



Figuur 3.6 Relaties tussen drogestofopbrengsten en onderschepte straling van het ras Eigenheimer in 1989 te Wageningen, als beïnvloed door *V. dahliae* en het onthouden van beregening gedurende de met "droogte" aangegeven periode.

niet blijken te kunnen uitbreiden. Via waterrelaties en huidmondjesregulatie (Haverkort et al. 1990) leidde dit tot een gemiddeld lagere fotosynthese van de individuele bladeren, reeds vroegtijdig in het groeiseizoen (Figuur 3.5). Het bleek dat sommige bladeren in het aangetaste gewas volledig gesloten huidmondjes hadden, terwijl andere bladeren in hetzelfde gewas even produktief waren

als de meest produktieve in het gezonde gewas. Metingen van de gewasfotosynthese met gewaskappen van 2 m^2 toonden overigens een geringere daling van de fotosynthese dan Figuur 3.5 te zien geeft omdat bij de gewaskapmethode ook de bovenste (nog) niet aangetaste bladeren bijdragen aan de gewasfotosynthese. De symptomen van *V. dahliae* onderscheiden zich van die van droogte, waarbij alle bladeren een verlaagde gasuitwisseling vertonen (Vos & Groenwold, 1988).
In de veldproef van 1989 werd in de droogtebehandeling de additionele beregening in de maand juni gestaakt. De gewasanalyse vond op dezelfde wijze plaats als hiervoor beschreven voor aaltjes (2.4). Het effect van de droogtebehandeling en de *V. dahliae* infectie op de relaties tussen de drogestofopbrengsten en de onderschepte straling bij het ras Eigenheimer is weergegeven in Figuur 3.6. De droogte resulteerde in een verlaagde efficiëntie, maar bij afwezigheid van *V. dahliae* trad na het opheffen van de droogtestress een vergrote efficiëntie op voor knolproduktie. Bij inoculatie met *V. dahliae* bleef deze vergrote efficiëntie na het opheffen achterwege. Mogelijk werd dit veroorzaakt door het onvermogen van de geïnfecteerde planten om via een herstel van de wortelgroei voldoende water aan te voeren.

3.6 Discussie

De reactie van aardappelen op biotische stress blijkt afhankelijk te zijn van het geteelde ras en van eventuele interacties met abiotische stress, zoals droogte. Verschillende ziekten blijken verder op verschillende wijze de fysiologie van het gewas te beïnvloeden. Een beter begrip hiervan is van groot belang voor het juist inschatten van risico's voor het optreden van opbrengstderving.
Van de drie onderzochte ziekten roept de aardappelziekte, veroorzaakt door de schimmel *Phytophthora infestans*, het meest eenvoudige reactiepatroon op. Deze schimmel leidt tot een vermindering van lichtonderschepping door bladaantasting, terwijl het de efficiëntie waarmee nog niet aangetast blad straling omzet in droge stof, niet vermindert. Dat de effekten van de schimmel niet uitgaan buiten de zichtbaar aangetaste plekken, wordt bevestigd door de gaswisselingsmetingen, die onveranderde fotosynthesesnelheden te zien geven.
De twee andere ziekten verstoren de efficiëntie van lichtbenutting wel, hetgeen voor de verwelkingsziekte reeds bevestigd is door waarnemingen van verlaagde fotosynthesesnelheden. Deze ziekten hebben dus een systemische werking op het functioneren van de plant: de gevolgen van de ziekte zijn merkbaar buiten de plantedelen waar de pathogenen aanwezig zijn. De gevonden resultaten geven voor geen der ziekten aanleiding om te veronderstellen dat de fysiologie van de waardplant verstoord wordt door de afscheiding van toxinen, of door de beinvloeding van de hormonenhuishouding. Bij aardappelmoeheid is aangetoond dat het verminderd vermogen van de wortels om water aan te voeren leidt tot sterk verlaagde bladwaterpotentialen. De bij verwelkingsziekte gevonden samenhang tussen de verhoogde huidmondjesweerstand en de verlaagde fotosynthese zouden eveneens kunnen wijzen op door waterrelaties gereguleerde schademechanismen. Hier zijn toch nog vragen onbeantwoord, zoals waarom het calcium-

gehalte van de plant toeneemt bij aaltjesbesmetting terwijl verwacht mocht worden dat het (zoals bij droogte) af zou nemen omdat de transpiratiestroom afneemt. Er zijn zelfs aanwijzingen dat de Ca-concentraties tot fytotoxische waardes oplopen. Dit zou het verband kunnen verklaren dat bestaat tussen Ca-gehalten en tolerantie van verschillende genotypen, en daardoor tevens tussen pH van gronden (sterk gecorreleerd met Ca-beschikbaarheid) en de schade als gevolg van het aardappelcysteaaltje. Ook weten we niet waarom bij aantasting met *V. dahliae* het drogestofgehalte van de knol afneemt terwijl dat bij aardappelmoeheid toeneemt.
Het onderzoek heeft aangetoond welke mogelijkheden de analyse van opbrengst in termen van lichtonderschepping en stralingsbenuttingsefficiëntie biedt. We weten nu meer over de effekten van de drie bestudeerde ziekten op grootte en effektiviteit van het bladapparaat, maar een verklaring van het complexe schadebeeld bij vooral aardappelmoeheid en verwelkingsziekte vereist meer gedetailleerd plantfysiologisch onderzoek. Met name de invloed van bodemziekten op de groei, ontwikkeling en efficiëntie van het wortelstelsel behoeft meer onderzoek. De analyse gebaseerd op lichtonderschepping, -benutting en drogestofverdeling van de spruit kan op analoge wijze plaatsvinden voor waterrelaties en wortelfunkties in de bodem. Daarvoor moet de invloed van stressoren op worteleigenschappen worden bestudeerd. Er valt te denken aan wortellengte, -oppervlakte en de doelmatigheid van gebruik van opgenomen water en voedingsstoffen voor de drogestofproduktie. Dergelijke gewaseigenschappen als beïnvloed door biotische en abiotische stressoren completeren het beeld van de schaderelaties en zullen verder bijdragen aan het begrip van de complexe relaties die bestaan tussen het gewas, de bodem en het bodemleven. Dit begrip is essentieel voor het op een juiste wijze implementeren van teeltbegeleidingssystemen.

Verantwoording

Het onderzoek dat in dit artikel is beschreven, werd uitgevoerd in samenwerking met de volgende instellingen: CPO (aardappelziekte), HLB (aardappelmoeheid) en IPO (verwelkingsziekte).

3.7 Literatuur

Bollen, G.J., Hoekstra, O., Scholte, K., Hofman, T.W., Celetti, M.J. & Schirring, A., 1989. Incidence of soil borne pathogens in potato related to the frequency of potato growing on a clay loam. In: J. Vos, C.D. van Loon & G.J. Bollen (Eds.), Effects of crop rotation on potato production in the temperate zones. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 203-222.

Haverkort, A.J., Bicamumpaka, M., 1986. Correlation between intercepted radiation and yield of potato crops infested by *Phytophthora infestans* in central Africa. Netherlands Journal of Plant Pathology 92: 239-247.

Haverkort, A.J., Vos, J. & Hoekstra, O., 1989. Crop characteristics and yield reduction of potato due to biotic stress in short crop rotations In: J. Vos, C.D. van Loon & G.J. Bollen, Eds.) Effects of crop rotation on potato production in the temperate zones. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 273-290.

Haverkort, A.J., Harris, P.M., 1986. Conversion coefficients between intercepted solar radiation and tuber yields of potato crops under tropical highland conditions. Potato Research 29: 529-533.

Haverkort, A.J., Rouse, D.I. & Turkensteen, L.J., 1990. The influence of *Verticillium dahliae* and drought on potato crop growth. I Effects on gas exchange and stomatal behaviour of individual leaves and crop canopies. Netherlands Journal of Plant Pathology 96: (accepted).

Haverkort, A.J., Uenk, D., Veroude, H. & Waart, M. van de, 1990. Relationships between ground cover, intercepted solar radiation, leaf area index and infrared reflectance of potato crops. Potato Research 33.

Langeweg, F. (Ed.), 1988. Zorgen voor morgen: nationale milieuverkenning 1985-2010. RIVM Bilthoven, pg. 231.

Mulder, A, Veninga, G., 1986. Praktijkonderzoek naar het verloop van het besmettingsniveau van het aardappelcysteaaltje in het N.O. zand- en dalgrondgebied. Samenvattend verslag van de periode 1968-1985. Onderzoek 1986: 143-146.

Oijen, M. van, 1990. Photosynthesis is not impaired in healthy tissue of blighted potato plants. Netherlands Journal of Plant Pathology 96: 55-63.

Oijen, M. van, Budding, D.J., 1988. Perspectieven van veredeling op partiële resistentie of tolerantie tegen *Phytophthora infestans*. Prophyta bijlage januari 1988, 11-16.

Vos, J., Groenwold, J., 1988. Water relations of potato leaves. I. Diurnal changes, gradients in the canopy and effects of leaf insertion number, cultivar and drought. Annals of Botany 62: 363-371.

4 Populatiedynamica en modelbouw in relatie tot beheersing van ziekten en plagen

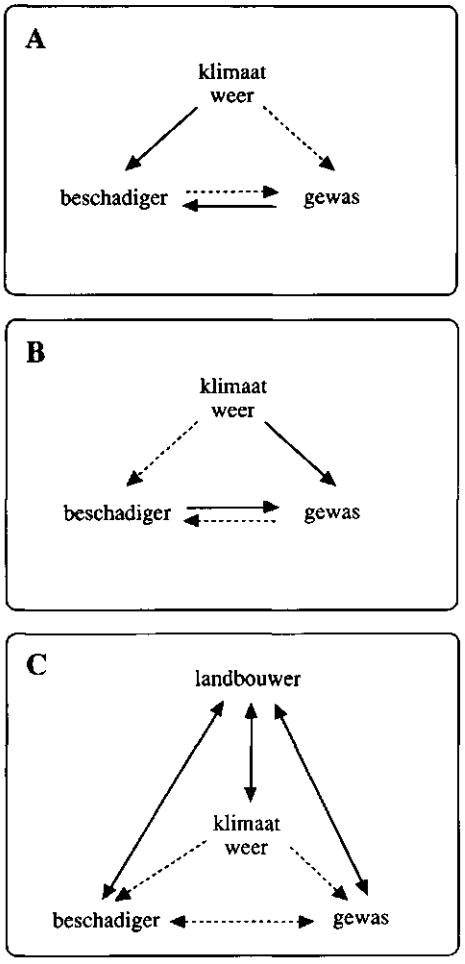
W. van der Werf en W.A.H. Rossing,
Landbouwuniversiteit, vakgroep Theoretische Produktie-ecologie

Samenvatting

De studie van de populatiedynamica van gewasbeschadigers, zoals insekten en schimmels, heeft tot doel inzichten en kwantitatieve modellen te ontwikkelen die de boer houvast bieden bij het nemen van teelt en bestrijdingsbeslissingen. In dit stuk wordt aan de hand van twee voorbeelden, graanluizen en bietevergelingsvirussen, aangegeven op welke wijze populatiedynamische inzichten worden verworven door een combinatie van experimenteel en modelonderzoek. Twee typen modellen worden onderscheiden: (1) verklarende modellen, welke de onderzoeker helpen meer inzicht te krijgen in het systeem gewas-beschadiger-natuurlijke vijand-weer waarmee hij werkt, en (2) voorspellende modellen, welke in het kader van geleide bestrijding het toekomstige aantalsverloop van een beschadigerpopulatie en de te verwachten schade berekenen, uitgaande van waarnemingen in het veld. De aangehaalde voorbeelden illustreren de grote invloed die het gewasstadium heeft op de populatiedynamica van beschadigers. Verder blijkt dat natuurlijke vijanden onder bepaalde voorwaarden beschadigerpopulaties aanmerkelijk kunnen reduceren en zo schade voorkomen.

4.1 Inleiding

Aantallen van organismen fluctueren in tijd en ruimte. De discipline die deze fluctuaties bestudeert noemt men populatiedynamica of populatie-ecologie. Fytopathologen gebruiken de term epidemiologie. In deze bijdrage richten we de aandacht op de populatiedynamica van beschadigers in de landbouw, organismen die het gewas als voedselbron gebruiken en daardoor schade veroorzaken: insekten, aaltjes, schimmels, bacteriën en virussen. De populatie-ecologie van onkruiden, welke een competitieve relatie met het gewas onderhouden, wordt besproken in Hoofdstuk 5. Als tijdschaal bij de studie van de populatiedynamica van deze organismen kiezen we het groeiseizoen, te beginnen bij zaai of poten, en eindigend bij oogst van het gewas. Als ruimteschaal kiezen we het perceel. De langjarige dynamiek van beschadigers, welke bepalend is voor strategische teeltbeslissingen, blijft dus buiten beschouwing.



Figuur 4.1 De ziektedriehoek met nadruk op (A) de populatiedynamica van de schadeverwekker, (B) beschadiging en schade en (C) gewasbescherming.

De aandacht voor de populatiedynamica in deze bijdrage staat in het teken van de beheersing van ziekten en plagen in gewassen. De ziektedriehoek (Figuur 4.1) geeft schematisch de relaties weer die hierbij een rol spelen. Weer en gewas beïnvloeden de populatie beschadigers (Figuur 4.1A), waardoor fluctuaties in tijd en ruimte optreden. Aspecten van het weer die hierbij van belang zijn, zijn bv. temperatuur en luchtvochtigheid. Het gewas beïnvloedt de populatie beschadigers door de structuur, het microklimaat en de kwaliteit als voedingsbron. In Figuur 4.1B is de situatie weergegeven waarin het gewas centraal staat en het weer en de populatie beschadigers als gegeven worden beschouwd bij het bestuderen van schade. Deze benadering wordt gevolgd in Hoofdstuk 3. In Figuur 4.1C is "in de derde dimensie" aangegeven dat beslissingen van de teler effecten kunnen hebben op zowel het gewas als op de populatie beschadigers en dat deze beslis-

singen beïnvloed worden door de toestand van het gewas en de beschadigerpopulatie.
De bescherming van gewassen tegen beschadigers is op te vatten als een optimalisatieprobleem: welke beslissingen moet een teler nemen opdat beoogde doelen worden bereikt? Beoogde doelen kunnen betrekking hebben op fysieke opbrengst, geldelijke opbrengst en/of omvang van de inputs nodig voor een bepaalde produktieomvang. Beslissingen kunnen strategisch, taktisch of operationeel van aard zijn. Strategische beslissingen hebben effect over een periode langer dan één jaar, taktische beslissingen hebben betrekking op een jaar en worden in principe aan het begin van het jaar genomen. Operationele beslissingen worden genomen van dag tot dag. Tot deze laatste categorie beslissingen behoort de keuze al of niet een chemische bestrijding uit te voeren op een bepaalde dag, afhankelijk van het gewas, het weer en de beschadigerpopulatie. Een voorbeeld van een strategische beslissing is de keuze van de vruchtopvolging. Rassenkeuze en aard van de stikstofbemesting behoren tot de taktische beslissingen.
Naast doelstellingen en beslissingen omvat het optimalisatieprobleem input-output-relaties. Deze beschrijven het effect van de beslissingen (de inputs) in termen van de doelstellingen (de outputs). Voorbeelden van input-output-relaties voor strategische en taktische beslissingen zijn te vinden in Hoofdstuk 2. Input-output-relaties voor operationele beslissingen beschrijven bijvoorbeeld de schade veroorzaakt door een aantasting van een bepaalde beschadiger bij al dan niet uitvoeren van een chemische bestrijding. In het verleden werd bij de chemische bestrijding van ziekten en plagen dikwijls gebruik gemaakt van overgesimplificeerde input-output-relaties waardoor ziekten en plagen werden bestreden zonder dat aan bedrijfseconomische, laat staan milieukundige, doelstellingen werd voldaan. In toenemende mate vindt tegenwoordig afweging van kosten en baten van chemische bestrijding plaats gebaseerd op ecologische kennis van de gewas-beschadiger interactie en de gevolgen van ingrepen door de teler op die interactie. Georganiseerd in adviessystemen als EPIPRE (Drenth et al., 1989) wordt deze kennis toegankelijk voor grote groepen telers. Bij de ontwikkeling van adviessystemen vragen de volgende aspecten aandacht (Rabbinge, 1988):
1 de wijze van bemonstering,
2 de toename van de populatie beschadigers in de tijd,
3 het effect van aantasting op de groei,
4 de effecten van maatregelen op gewas en populatie beschadigers.
Onderzoek kan deze bouwstenen aanleveren. Zo'n benaderingswijze draagt bij tot een beheersing van ziekten en plagen bij een zo gering mogelijk gebruik van pesticiden.
De vraag naar de toename van de populatie beschadigers in de tijd is te splitsen in een aantal deelvragen:
1 welke aantallen zijn te verwachten op verschillende tijdstippen?
2 waar in het gewas?
3 zijn de individuen van de beschadiger gelijkwaardig?
Ad 1) De aantallen beschadigers in de tijd bepalen de aard en mate van schade. Twee bladluizen zuigen twee keer zoveel floëemsap als één, en veroorzaken navenant meer schade (hoewel niet noodzakelijkerwijs twee keer zoveel). De

Kop van een bladluis, *Myzus persicae*, gefotografeerd met de scanningelektronenmicroscoop. (Met dank aan W. Heybroek, IRS, Bergen op Zoom)

synchronisatie tussen beschadigerpopulatie en gewas speelt hierin een belangrijke rol: tien zwarte bonenluizen per plant in een volledig gesloten suikerbietengewas doen weinig kwaad; de assimilatenonttrekking bedraagt bij benadering 150 g suikers per ha per dag, tegenover een assimilatiesnelheid van om en nabij de 400 kg suikers per ha per dag. In een suikerbietengewas in het tweebladstadium, waar de assimilatiesnelheid minder dan 1000 g suikers per ha per dag bedraagt, is dezelfde suikeronttrekking een significante kostenpost voor de plant, en veroorzaakt deze groeireductie. Daarnaast heeft de leeftijd van de planten vaak nog invloed op de populatiedynamica. Bladluizen vermenigvuldigen zich over het algemeen sneller op jonge dan op oude planten.

Ad 2) Ook de plaats van de aantasting in het gewas is van belang. Zowel de positie langs de vertikaal, onder of bovenin het gewas, als langs de horizontaal, pleksgewijs in het veld of homogeen, is van belang. Aan deze aspecten wordt pas sinds kort meer aandacht besteed (Rabbinge et al., 1985; Hughes, 1990). Ter illustratie, meeldauw in tarwe veroorzaakt aanzienlijk grotere schade bij aantasting bovenin

het gewas, waar het meeste licht wordt onderschept, dan bij aantasting in de beschaduwde onderste bladlagen (Rabbinge et al., 1985). Een 10% uitval van kiemplanten in suikerbieten is niet abnormaal en leidt niet tot noemenswaardige opbrengstderving als de uitval homogeen over het veld plaatsvindt, daar dan buurplanten de opengevallen "ruimte" benutten (Jones et al., 1955). Is de uitval daarentegen pleksgewijs, bijvoorbeeld ten gevolge van springstaarten, aaltjes of rhizoctonia, dan zal door het ontbreken van compensatiemechanismen de opbrengstreductie de 10% niet ver ontlopen.
Ad 3) Individuen in een populatie zijn zelden gelijkwaardig. Bladluizen die plantevirussen verspreiden kunnen bijvoorbeeld in gevleugelde (alate) of ongevleugelde (aptere) vorm voorkomen. Ongevleugelde luizen verspreiden virus terwijl ze van plant tot plant lopen. De korte actie-radius van dit verspreidingsgedrag resulteert in haardvormige verspreidingspatronen. Gevleugelde luizen kunnen daarentegen zowel lopend als vliegend verspreiden. Verspreiding door gevleugelden heeft een grotere reikwijdte en kan aanleiding geven tot meer diffuse verspreidingspatronen.
Populatiedynamische vragen kan men op twee manieren stellen: 1) als inzichtvraag; hoe werkt het, of 2) als voorspellingsvraag; waarmee moet ik als teler rekening houden. Afhankelijk van de aard van de vraag worden bij de beantwoording verschillende hulpmiddelen gebruikt. Bij inzichtvragen wordt gebruik gemaakt van verklarende dynamische simulatiemodellen. In deze modellen wordt een integrale beschrijving van het systeem verkregen door de relevant geachte processen vrij gedetailleerd te formuleren, veelal in de vorm van differentiaalvergelijkingen. Het gedrag van het systeem als geheel en de wijze waaop de afzonderlijke onderliggende processen hierop inwerken kan aan de hand van het model als analogon van het echte systeem worden onderzocht. Bij het beantwoorden van voorspellingsvragen worden veelal eenvoudige modellen, vaak regressievergelijkingen, gehanteerd. Deze simpele beschrijvende modellen komen beter tegemoet aan de vaak geringe hoeveelheid beschikbare gegevens en de noodzaak het model goed te calibreren op veldgegevens. Dit is voor parameter-spaarzame modellen eenvoudiger dan voor complexe systeem-modellen. Populatiedynamische onderzoeks- en voorspellingsvragen worden aan de hand van twee case-studies, graanluizen en bietevergelingsvirussen, nader uitgewerkt.

4.2 Case-study 1: Seizoensdynamiek van graanluizen

4.2.1 Inleiding

Bladluizen zijn sinds de tweede helft van de jaren zestig belangrijke beschadigers in wintertarwe. Als oorzaken van de toename van de schade door bladluizen worden genoemd: de verlenging van het groeiseizoen door het toedienen van kunstmest-stikstof in gedeelten, het gebruik van produktievere cultivars en het zaaien in hogere dichtheden. Bovendien kwamen in de tweede helft van de jaren zeventig effectieve fungiciden tegen meeldauw en roesten beschikbaar waardoor

Alatiforme (gevleugelde) vierde-stadiumlarven van de grote graanluis, *Sitobion avenae*, op een tarwe-aar. (Met dank aan P.H. Vereijken, CABO)

opbrengsten verder toenamen en natuurlijke vijanden van de bladluizen direct of indirect in aantal afnamen (Zadoks, 1989). De kosten van bestrijding van bladluizen zijn laag (15-30 gulden per hectare aan bestrijdingsmiddel) en een bestrijding kan eenvoudig gecombineerd worden met een bestrijding van schimmelziekten. Deze omstandigheden leidden aan het einde van de jaren zeventig tot het in zwang komen van routinematige chemische bestrijding van graanluizen rond de bloei van wintertarwe (Daamen, 1990). In het kader van het adviessysteem EPIPRE (Zadoks, 1981), waarin gestreefd werd naar rationalisatie van chemische bestrijding in wintertarwe door afweging van bedrijfseconomische kosten en baten, werd door de vakgroepen Theoretische Produktie-ecologie en Entomologie van de Landbouwuniversiteit onderzoek uitgevoerd naar bemonsteringsmethoden (Rabbinge & Mantel, 1981), populatiedynamica (Rabbinge et al., 1979; Vereijken, 1979) en schade van graanluizen (Vereijken, 1979; Rabbinge et al., 1981; van Roermund et al., 1986). Aanpak en resultaten van het populatiedynamisch onderzoek zullen hier nader worden toegelicht.

4.2.2 Levenscyclus, schade en natuurlijke vijanden

Drie soorten bladluizen spelen een rol in granen: de grote graanluis (*Sitobion avenae* F.), de roos-grasluis (*Metopolophium dirhodum* (Wlk.)) en de vogelkersluis (*Rhopalosiphum padi* L.). *S. avenae* heeft een voorkeur voor wintertarwe, *M. dirhodum* prefereert gerst en *R. padi* prefereert grassen boven granen. De gevleugelde vormen die de wintertarwe eind mei tot begin juni binnenvliegen produceren ongeslachtelijk en vivipaar ongevleugelde nakomelingen. Via twee

of meer ongevleugelde generaties neemt de populatie verder toe in aantal. *S. avenae* migreert naar de aar zogauw deze verschijnt terwijl *M. dirhodum* zich voedt op de onderste groene bladeren. Met het voortschrijden van de korrelvulling neemt de kwaliteit van het gewas als bron van voedsel af en ontstaan er in de volgende generatie gevleugelde vormen welke het gewas verlaten. Er is een sterke synchronisatie van de populatiedynamica met het gewasstadium: piekdichtheden worden zeer vaak tussen de gewasstadia midden en laat melkrijp gevonden. Na een verblijf op grassen in wegbermen en op graanopslag gedurende de nazomer, migreren de bladluizen in september en begin oktober naar de winterwaarden, granen voor *S. avenae*, roos voor *M. dirhodum* en vogelkers voor *R. padi*. Op de winterwaarden worden eieren geproduceerd welke overwinteren. Alle drie soorten bladluizen kunnen ook als larve of adult op granen en grassen overwinteren. In het voorjaar ontwikkelen zich uit de eieren op de winterwaarden één of twee ongevleugelde generaties; de derde generatie is gevleugeld en migreert naar de zomerwaarden (zie referenties in Carter et al., 1982). Schade ontstaat door onttrekking van floëemsap aan de plant door voedende bladluizen en verlaging van de fotosynthese als gevolg van honingdauwafzetting op bladeren (Rabbinge et al., 1981; Roermund et al., 1986; Rossing, 1990). *S. avenae* en *M. dirhodum* zijn hierbij globaal even schadelijk. Bovendien dragen alle drie soorten het gerstevergelingsvirus over.
Natuurlijke vijanden van graanluizen behoren tot drie categorieën: bladluisspecifieke predatoren, polyfage predatoren en parasitoïden. Ook schimmelziekten zijn van belang. Veel onderzoek aan natuurlijke vijanden van bladluizen concentreert zich op bladluis-specifieke predatoren, zoals lieveheersbeestjes (Coleoptera: Coccinellidae), zweefvliegen (Diptera: Syrphidae) en gaasvliegen (Neuroptera: Chrysopidae). De larven van deze soorten en de adulten van de lieveheersbeestjes prederen op bladluizen.
Tot de groep van de polyfage predatoren behoren onder andere de loopkevers (Coleoptera: Carabidae), kortschildkevers (Coleoptera: Staphylinidae), oorwormen (Dermaptera) en spinnen (Araneae). Kennis over de levenswijze en het effect van deze polyfage predatoren op de populatie bladluizen neemt geleidelijk toe (zie onder ander Sopp & Wratten, 1986). Een moeilijk aspect vormt het grotendeels onbekende relatieve belang van alternatieve prooien.
Parasitoïden van graanluizen behoren tot twee families van de Hymenoptera: Aphelinidae en Aphidiidae (Carter et al., 1980). Volwassen vrouwtjes leggen in een bladluis-larve één ei dat zich ontwikkelt tot een pop. De bladluis sterft als de parasitoïd het popstadium heeft bereikt. Uit de "gemummificeerde" bladluis ontpopt zich na verloop van tijd een volwassen parasitoïd.
Het effect van schimmelziekten op graanluispopulaties is beperkt tot het einde van de infestatie. Infektie van de bladluis vindt plaats via op de cuticula kiemende conidiën. Hierbij is vocht nodig.
Kwantificeren van het aantal en belang van de in het veld aanwezige natuurlijke vijanden is gecompliceerd omdat zij in het algemeen slechts in geringe aantallen voorkomen en weinig opvallen door kleur, afmeting en/of dag-nacht-ritme.

4.2.3 Beschrijvende modellen

Aanvankelijk werd, met name in Engeland, getracht te komen tot een regionale voorspelling van de verwachte populatieomvang op basis van correlatie met weersgegevens of aantallen gevangen graanluizen in 12 m hoge zuigvallen, beheerd door de Rothamsted Insect Survey. Vickerman (1977) vond een positieve correlatie tussen de verwachte populatieomvang, uitgedrukt in de piek dichtheid in de zomer, en het aantal vorstdagen in april. Hij verklaarde dit resultaat door te veronderstellen dat de koude had geleid tot sterfte onder de alternatieve prooien en gastheren van natuurlijke vijanden, waardoor deze laatsten tot onvoldoende dichtheden konden toenemen om in een later stadium een explosie van graanluizen te voorkomen. Het gevonden verband bleek echter niet tot voorspellingen te leiden die een consistente relatie met de situatie in graanpercelen hadden (Carter et al., 1982). Het aantal in het voorjaar gevangen bladluizen in de zuigvallen in een regio bleek evenmin een goede maat voor de populatieontwikkeling in het veld, met name omdat grote vangsten niet altijd resulteerden in hoge populatiedichtheden in het veld (Dewar & Carter, 1984).

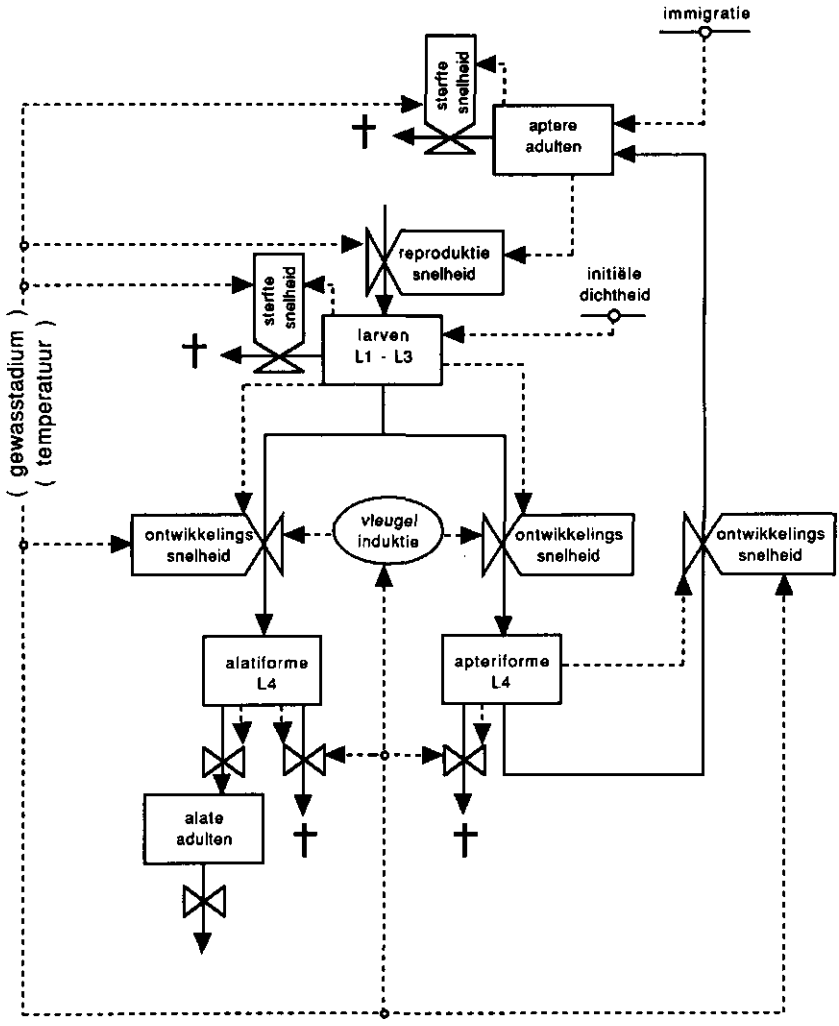
4.2.4 Verklarende modellen: aanpak

Een benadering waarin meer recht wordt gedaan aan de oorzaken van de in het veld waargenomen aantalsfluctuaties is een analyse van de sleutelprocessen in het systeem en hun relatie met sturende variabelen, gevolgd door synthese van deze beschrijvingen van processen in een simulatiemodel en bestudering van de uitkomsten van het model in relatie tot veldwaarnemingen (Rabbinge & De Wit, 1989). Een dergelijke systeemanalytische benadering is gevolgd voor *S. avenae* (Rabbinge et al., 1979; Carter et al., 1982, later geactualiseerd door Carter (1985)) en voor *M. dirhodum* (Zhou & Carter, 1989). Voor beide schadeverwekkers is uitgegaan van een populatie in een veld wintertarwe, geteeld bij niet-limiterende beschikbaarheid van water en nutrienten. De beschrijving van het systeem is op te delen in vier onderdelen: abiotische factoren, gewas, bladluizen en natuurlijke vijanden.

Abiotische factoren. Temperatuur heeft een belangrijk effect op tal van biologische processen en is derhalve als sturende variabele opgenomen in de beschrijving van het systeem. Luchtvochtigheid speelt met name bij de ontwikkeling van entomofage schimmels een rol. Gezien de geringe kennis van deze pathogenen is deze omgevingsvariabele echter buiten beschouwing gelaten.

Gewas. In de modellen voor beide soorten bladluizen wordt aangenomen dat het gewasstadium de kwaliteit van het gewas voor de bladluizen bepaalt. Dit impliceert dat verschillen in kwaliteit tussen gewassen in hetzelfde gewasstadium verwaarloosd worden. Onder kwaliteit kan bijvoorbeeld het gehalte macronutriënten in de drogestof verstaan worden. Bekend is dat de concentratie stikstof in de plant een effect heeft op fecunditeit en vleugelinductie bij graanluizen (Vereijken, 1979). Verwaarlozing van verschillen in kwaliteit is te verantwoorden door uitsluitend gebruik te maken van gegevens van gewassen geteeld

bij niet-limiterende beschikbaarheid van water en nutriënten. Deze situatie is gebruikelijk op de zwaardere gronden in Nederland en Oost-Engeland, waarvoor deze modellen zijn ontwikkeld.
Carter et al. (1982) and Zhou & Carter (1989) gebruikten een tweedegraads polynoom om het verband tussen gewasstadium (in decimale code (Zadoks et al., 1974)) en temperatuursom vanaf het begin van stengelstrekking te beschrijven. Zij hanteerden een drempelwaarde van 6 °C. Rabbinge et al. (1979) relateerden het gewasstadium aan de temperatuursom vanaf opkomst. Hun benadering veronderstelt een lineair verband tussen de snelheid van gewasontwikkeling en de temperatuur boven een drempelwaarde van 2,9 °C vòòr en 8,3 °C na bloei. Het gewasstadium werd hierbij uitgedrukt in een dimensieloos getal van 0 (opkomst) via 1 (bloei) tot 2 (rijp).
Bladluizen - ontwikkeling, sterfte, reproduktie en morfdeterminatie. Om de populatiedynamica van de bladluizen te simuleren is er een ruimtelijk homogeen populatiemodel geconstrueerd. Daarbij werden individuen ingedeeld naar ontwikkelingsstadium, te weten de larvale stadia L1, L2 en L3 en L4 (apteriforme of alatiforme morf) en het adulte stadium (apteer of alaat). Door per klasse de ontwikkeling, sterfte en reproduktie bij te houden, kan de dynamiek van de leeftijdsverdeling van de populatie worden berekend (zie bv. Rabbinge (1976) voor deze benadering).
Experimenten bij verschillende temperaturen in een klimaatcel met *S. avenae* en *M. dirhodum* op bladschijven van gerst (Dean, 1974) en met *S. avenae* op jonge tarweplanten (Rabbinge et al., 1979) wijzen uit dat in ieder bladluisstadium de ontwikkelingssnelheid (de reciproke van de ontwikkelingsduur) onmiddellijk reageert op veranderingen in de temperatuur. De ontwikkelingssnelheid voor de stadia L1, L2, L3 en apteriforme L4 is ongeveer gelijk en hangt lineair samen met de temperatuur in het traject van 10 tot 22,5 °C. Het lineair verband tussen ontwikkelingssnelheid en temperatuur houdt in dat binnen het geldige temperatuurtraject het bladluisstadium beschreven kan worden door een temperatuursom met een drempeltemperatuur van -3,6 °C voor *S. avenae* en -2,2 °C voor *M. dirhodum*. Buiten het traject 10 tot 22,5 °C zijn geen gegevens beschikbaar en zijn aannamen nodig voor extrapolatie. Voor alatiforme L4 wordt de ontwikkelingsduur verondersteld 1,5 keer zo lang te zijn als die voor apteriforme L4 (Carter et al., 1982). De levensduur van aptere adulten wordt bepaald door het gewasstadium en bereikt lage waarden aan het einde van het seizoen. Alate adulten worden verondersteld uit het gewas te migreren. De variatie in ontwikkelingsduur tussen individuen is minder dan 5% en wordt verwaarloosd, hoewel numerieke technieken beschikbaar zijn om dispersie in rekening te brengen (Goudriaan & van Roermund, 1989). De hier beschreven verbanden zijn weergegeven in een relatiediagram (Figuur 4.2).
In Figuur 4.2 is tevens de sterfte in de verschillende leeftijdsklassen weergegeven. De sterfte wordt uitgedrukt als een relatieve snelheid daar uit proeven blijkt dat bij constante temperatuur een vaste fractie dieren per eenheid van tijd sterft. De relatieve sterftesnelheid is een functie van de temperatuur (Dean, 1974) en het gewasstadium (Watt, 1979); naarmate de temperatuur hoger is, neemt de relatieve snelheid hogere waarden aan, evenals na gewasstadium vroeg melkrijp (decimale code 73). Omdat de verschillen tussen zowel de ontwikkelingssnelhe-

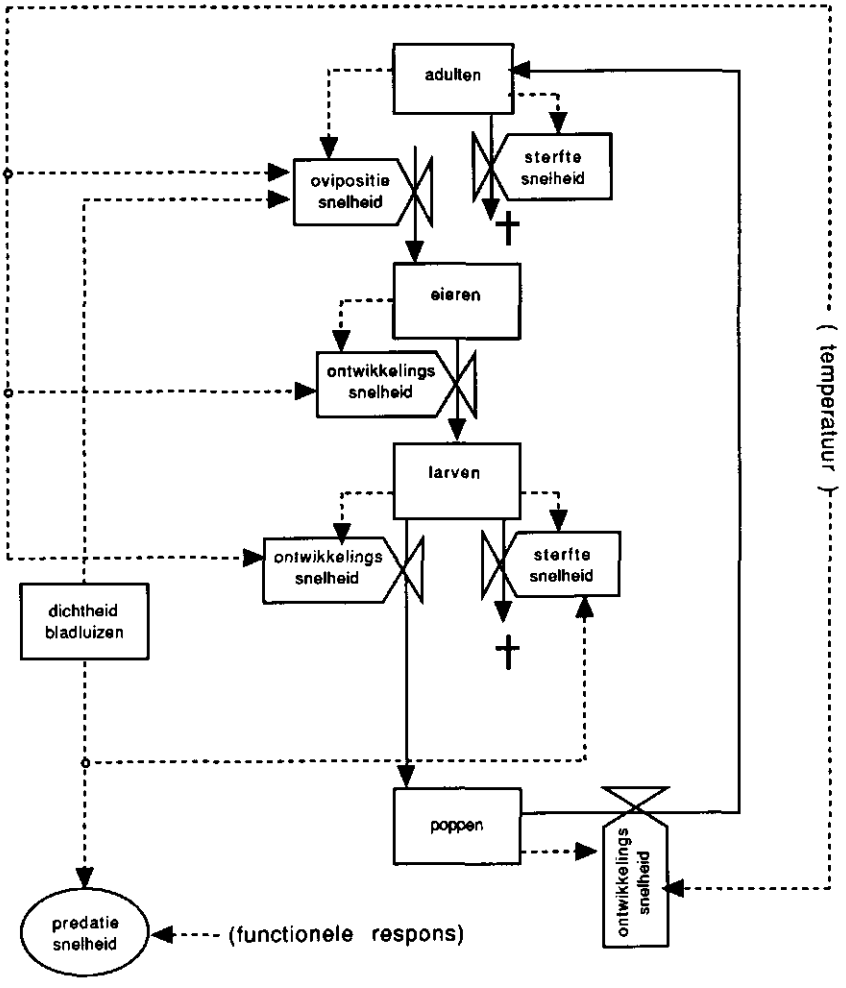


Figuur 4.2 Relatiediagram van populatiegroei en ontwikkeling van *Sitobion avenae*. Bron: Rabbinge et al., 1979.

den als de relatieve sterftesnelheden van de eerste drie larvale stadia niet significant zijn, worden de stadia L1, L2 en L3 in het relatiediagram (en het simulatiemodel) als één leeftijdscategorie behandeld.
Aangenomen wordt dat alate adulten bij aankomst in het gewas meteen tot reproduktie overgaan. Aptere adulten daarentegen maken een rijpingsfase door alvorens reproduktief te worden. De duur van de rijpingsfase hangt af van het gewasstadium. De reproduktiesnelheid wordt bepaald door de morf van de adult, de temperatuur en het gewasstadium. Aptere adulten hebben een grotere fecunditeit dan alate adulten van hetzelfde gewicht (Wratten, 1977) en adulten die voeden op aren tijdens de bloei en de water-rijpe fase hebben een grotere fecunditeit dan adulten tijdens andere gewasstadia of op andere delen van de plant (Watt, 1979).

Korte tijd na de geboorte wordt vastgelegd of een larve zich ontwikkelt tot een gevleugeld of een ongevleugeld individu. Macroscopisch onderscheid treedt pas in het L4-stadium op doordat de vleugelaanleg zichtbaar wordt. De fractie nakomelingen met vleugelaanleg wordt bepaald door het gewasstadium en de mate van overbevolking, uitgedrukt als het aantal bladluizen per spruit gedurende de oudergeneratie (Watt & Dixon, 1981). De relatie wordt beschreven door een multiple-regressiemodel, geparameteriseerd met veldgegevens (Carter et al., 1982).

Natuurlijke vijanden. Het effect van natuurlijke vijanden kan op twee manieren in rekening worden gebracht: verklarend en empirisch. In een verklarend model is het effect van predatoren, parasieten en pathogenen op de populatie bladluizen de resultante van de numerieke en de functionele respons. De numerieke respons wordt, analoog aan de populatiedynamica van de bladluizen, gesimuleerd door

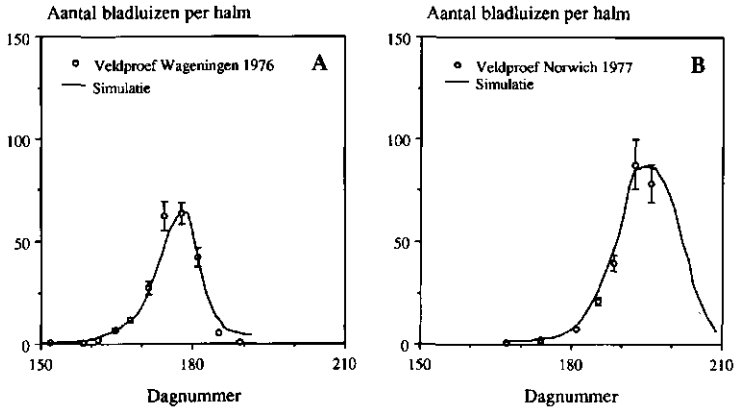


Figuur 4.3 Relatiediagram van populatiegroei en ontwikkeling van *Syrphus corollae*. Bron: Rabbinge et al., 1979.

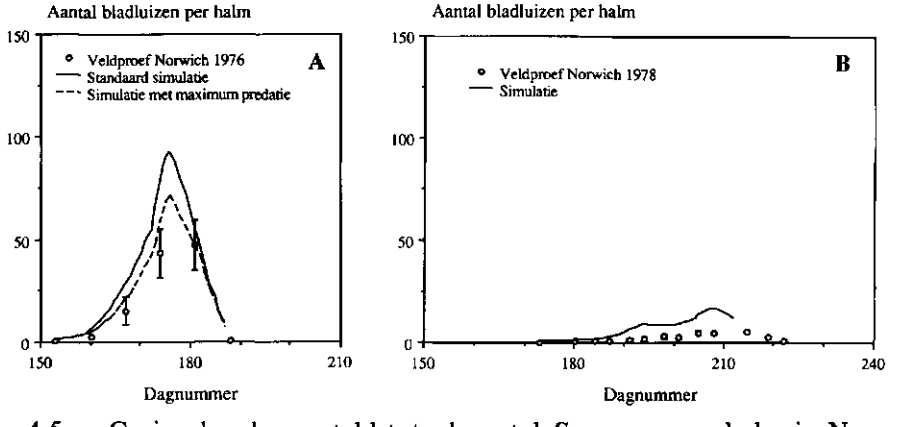
beschrijving van ontwikkeling, sterfte en reproduktie in de leeftijds-gestructureerde populatie van de natuurlijke vijand. In Figuur 4.3 is hiervan een voorbeeld gegeven in de vorm van een relatiediagram. Als extra complicatie treedt mogelijk gebrek aan substraat op de voorgrond bij lage dichtheden van prooien en gastheren. De functionele respons, het aantal gedode prooien of gastheren per natuurlijke vijand per tijdseenheid, is een functie van de dichtheid van de prooien/gastheren en wordt beschreven met een verzadigingscurve.
Deze verklarende benadering werd gebruikt voor de zweefvlieg *Syrphus corollae* (Rabbinge et al., 1979) en het lieveheersbeestje *Coccinella septempunctata* (Carter et al., 1982) en de parasitoïd *Aphidius rhopalosiphi* (Rabbinge et al., 1984). Dergelijke modellen zijn nog niet ontwikkeld voor entomofage schimmels en andere pathogenen daar onvoldoende kwantitatief inzicht bestaat in de levenscyclus en de relatie met omgevingsfactoren.
Gezien de geringe kennis over de populatiedynamica van natuurlijke vijanden onder veldomstandigheden, wordt hun numerieke respons gewoonlijk niet gesimuleerd in modellen van de populatiedynamica van bladluizen maar worden in het veld waargenomen dichtheden van de belangrijkste natuurlijke vijanden in het model ingevoerd. In combinatie met de uit literatuur of experimenten afkomstige functionele respons gegevens wordt het aantal gepredeerde bladluizen berekend, verdeeld over de leeftijdscategorieën. Op deze wijze wordt voorkomen dat fouten in de simulatie van de numerieke respons fouten in andere onderdelen van het model versluieren zodat de oorzaken van verschillen tussen modeluitkomsten en veldwaarnemingen niet meer te achterhalen zijn.
De simulatiemodellen voor *S. avenae* en *M. dirhodum* bestaan uit met elkaar verbonden gewone differentiaalvergelijkingen welke door numerieke integratie met een tijdstap van ongeveer 15 minuten worden opgelost.

4.2.5 Verklarende modellen: resultaten

De uitkomsten van de modellen voor *S. avenae* en *M. dirhodum* zijn vergeleken met veldwaarnemingen in veldproeven gedurende verschillende jaren (1975-1979 en 1985,1986) met verschillende wintertarwecultivars (Caribo, Clement, Maris Huntsman, Maris Freeman), op verschillende lokaties in Engeland en Nederland. Iedere 7 tot 14 dagen van mei tot augustus werd het aantal bladluizen geteld op 40 tot 600 halmen. De steekproefgrootte werd zodanig gekozen dat een ongeveer constante nauwkeurigheid van de dichtheidsschatting (uitgedrukt als variatiecoëfficiënt) werd verkregen. De waargenomen seizoensdynamiek volgde één van twee mogelijke patronen: (1) immigratie van grote aantallen gevleugelde bladluizen en/of snelle toename resulterend in een explosie van de aantallen en hoge dichtheden; (2) immigratie van geringe aantallen en/of langzame toename resulterend in lage piek dichtheden. De uitkomsten van de verklarende modellen komen meestal goed overeen met de waarnemingen in de eerste categorie maar zijn onnauwkeurig voor de tweede categorie waarbij met name overschatting van de aantallen bladluizen optreedt. Twee voorbeelden uit de eerste categorie worden gegeven in Figuur 4.4: Wageningen 1976 en Norwich 1977. Tijdens de



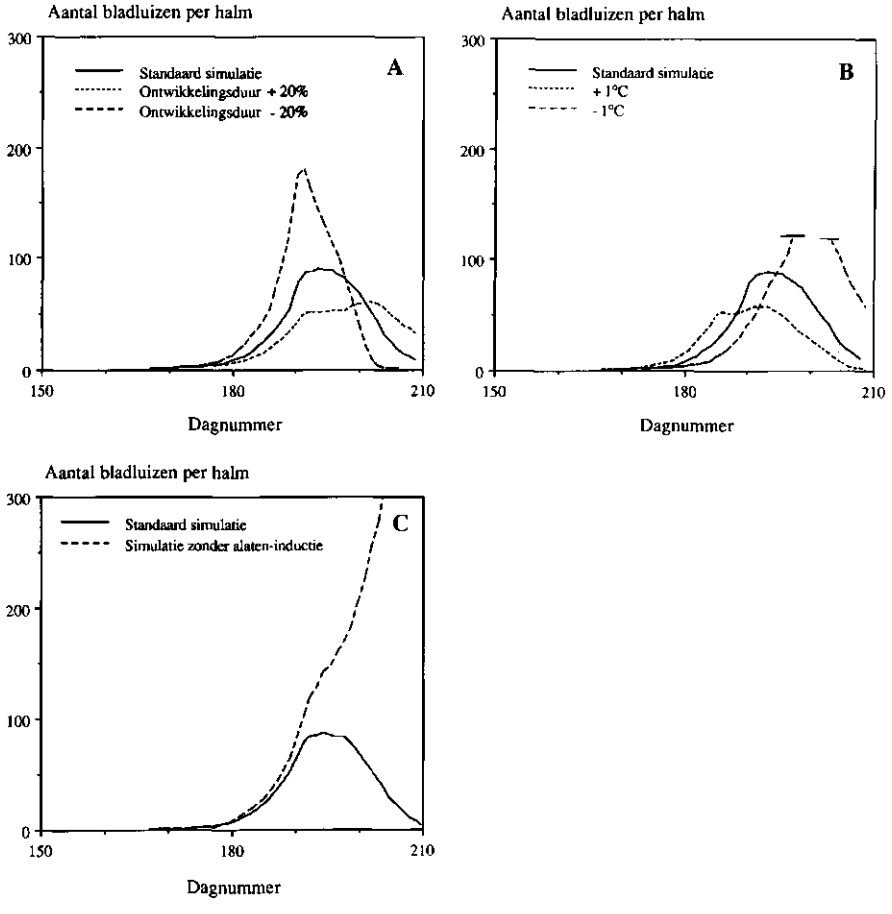
Figuur 4.4 Gesimuleerd en geteld totaal aantal *S. avenae* per halm in Wageningen, 1976 (A) en Norwich, Engeland, 1977 (B). De verticale lijnen geven de standaardfout van de tellingen. Het simulatiemodel is voor 1976 geïnitialiseerd met de eerste veldtellingen. Voor 1977 werden zuigvalwaarnemingen gebruikt voor berekening van het initieel aantal bladluizen. Bronnen: Rabbinge et al, 1979 (A) en Carter et al., 1982 (B).



Figuur 4.5 Gesimuleerd en geteld totaal aantal *S. avenae* per halm in Norwich, Engeland, in 1976 (A) en 1978 (B). De vertikale lijnen geven de standaardfout van de tellingen. De gestippelde lijn geeft het gesimuleerde aantal bladluizen weer bij maximale predatie door lieveheersbeestjes. Het initieel aantal bladluizen in het simulatiemodel werd berekend uit zuigvalvangsten. Bron: Carter et al., 1982.

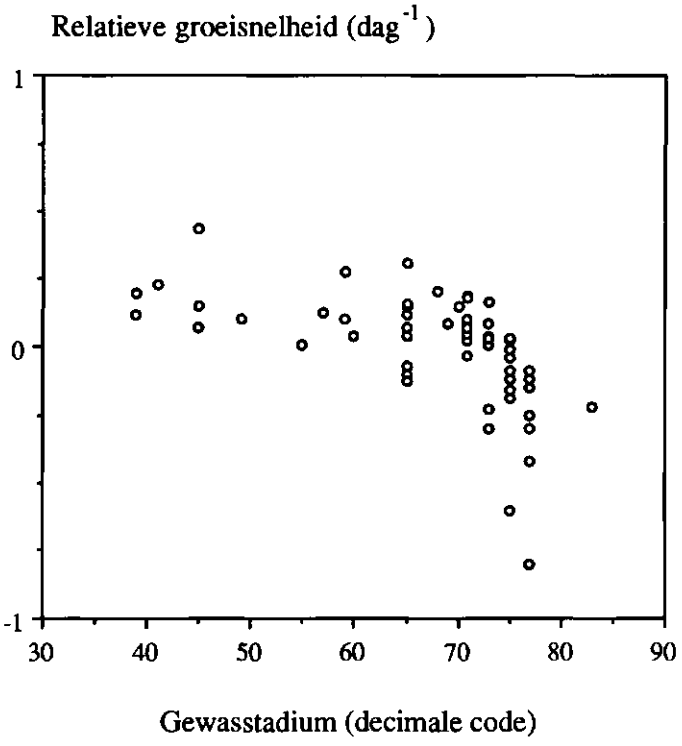
exponentiële groeifase is er goede overeenstemming tussen waarnemingen en modelberekeningen terwijl ook het tijdstip en de omvang van de piekdichtheid alsmede de snelheid van afname goed voorspeld worden.
In Figuur 4.5 worden voorbeelden uit de tweede categorie gegeven. In 1976 werden natuurlijke vijanden, m.n. lieveheersbeestjes, veelvuldig aangetroffen in

de veldproef in Norwich, Engeland. De functionele respons van deze predatoren is in het model verwerkt door te veronderstellen dat het dagelijks geconsumeerde aantal prooien rechtlijnig met de prooidichtheid toeneemt tot een maximum. De verschillen tussen modeluitkomsten en veldwaarnemingen duiden er mogelijk op dat de efficiëntie van de lieveheersbeestjes bij lage prooidichtheden onderschat wordt. De kwantitatieve gevolgen van deze hypothese werden onderzocht door het model opnieuw te draaien met een maximale predatiesnelheid bij alle prooidichtheden. De modelresultaten zijn beter in overeenstemming met de veldwaarnemingen (Figuur 4.5A, gestippelde curve), zowel tijdens de exponentiële fase als wat betreft de piekdichtheid. Naast lieveheersbeestjes zijn andere predatoren actief in tarwevelden. De modelresultaten suggereren dat zij een belangrijke bijdrage hebben geleverd aan de reductie van de bladluispopulatie in Norwich in 1976. Ook Rabbinge et al. (1979) vonden een overschatting van de piekdichtheid en een onderschatting van de snelheid van afname na de piek bij analyse met het simulatiemodel van een in 1977 in Wageningen uitgevoerde veldproef. Zij schreven de discrepantie tussen modelresultaten en waarnemingen toe aan het ontbreken van informatie over parasitoïden en schimmelziekten zodat de effecten daarvan op het populatieverloop niet konden worden meegenomen in de simulatie.
De veldgegevens uit Norwich in 1978, toen slechts zeer lage aantallen natuurlijke vijanden in het veld werden aangetroffen, worden door het model overschat. De vorm van de populatiecurve wordt echter wel goed door het model gereproduceerd (Figuur 4.5B). De discrepantie tussen modeluitkomsten en veldgegevens heeft twee mogelijke oorzaken: (1) het initiële aantal bladluizen, dat werd berekend aan de hand van zuigvalvangsten, werd overschat; (2) lage temperaturen en grote hoeveelheden neerslag gedurende de zomer van 1978 hebben extra mortaliteit onder de bladluizen tot gevolg gehad, waarmee in het model geen rekening wordt gehouden.
De hier beschreven verklarende modellen vormen de mathematische weergave van hypothesen over het wintertarwe-bladluizen-natuurlijke vijanden-systeem. De modellen worden gekenmerkt door een structuur, bv. de indeling van de populatie in leeftijdscategorieën, en door parameters welke zijn geschat uit literatuurgegevens of uit detailexperimenten. In beide componenten kunnen fouten optreden. In een gevoeligheidsanalyse wordt het effect van variatie in parameters en structuur op de uitkomsten van het model geëvalueerd. Drie voorbeelden van gevoeligheidsanalyse van het bladluismodel worden hier besproken. Als referentie geldt de versie van het model met de gegevens van de veldproef in Norwich in 1977 (Figuur 4.4B).
Verandering van de duur van de larvale en adulte stadia met 20% leidt tot grote veranderingen in de uitkomsten van het model (Figuur 4.6A). Parameters die betrekking hebben op de ontwikkelingsduur van de verschillende stadia dienen dus nauwkeurig bekend te zijn. In Figuur 4.6B is het effect van verandering van de temperatuur op de dichtheid van de bladluispopulatie weergegeven. Verlaging van de temperatuur leidt tot een vertraging van de populatiegroei en hogere piekdichtheid. De hogere piekdichtheid is het gevolg van een verschillend effect van temperatuur op de ontwikkelingssnelheden van het gewas en de bladluispopulatie. Bij lage temperaturen blijft het gewas langer geschikt voor de bladluizen



Figuur 4.6 Gevoeligheidsanalyse van het model voor populatiegroei van *S. avenae*, geïnitialiseerd met gegevens van Norwich, Engeland, 1977. A: het effect van kleine veranderingen in de dagelijkse minimum- en maximumtemperatuur op het voorspelde aantal bladluizen per halm; B: het effect van kleine veranderingen in de duur van de diverse stadia op het voorspelde aantal bladluizen per halm; (C): het effect van weglaten van de inductie van vleugelvorming uit het model op het voorspelde aantal bladluizen per halm. Bron: Carter et al., 1982.

terwijl bij hoger temperaturen het gewas de bladluizen "er uit groeit". In Figuur 4.6C is weergegeven wat het gevolg zou zijn van het niet optreden van het gevleugelde stadium. In plaats van een piek te bereiken in het melkrijpe stadium blijven de aantallen bladluizen dan toenemen tot in het deegrijpe stadium. Hoewel het effect van verwijderen van de morfdeterminatie uit het model wordt versterkt door het ontbreken van intra-specifieke concurrentie, geeft het resultaat duidelijk het belang van vleugelvorming voor de ineenstorting van de populatie aan.



Figuur 4.7 Verband tussen relatieve groeisnelheid (dag^{-1}) van de populatie *S. avenae* berekend over een periode van 7 dagen, en het gewasstadium (decimale code) aan het begin van de periode. Gegevens van veldproeven in Nederland over 7 jaar, in 8 cultivars. Bron: Rossing & Daamen, in bewerking.

4.2.6 Modellen voor geleide bestrijding

De simulatiestudie heeft bijgedragen aan verbetering van het inzicht in de factoren die leiden tot waargenomen populatiefluctuaties door systematisch kwantificeren en evalueren van hypothesen over sleutelprocessen in het wintertarwebladluizen-natuurlijke vijanden-systeem. Voor voorspelling van de aantalsfluctuaties in het kader van geleide bestrijding van graanluizen zijn de complexe simulatiemodellen echter minder zinvol, gezien de gebrekkige kennis over onderdelen van het systeem. Wel kunnen de modelresultaten aanwijzingen geven over kansrijke eenvoudige benaderingen. Naar aanleiding van de simulatiestudie kunnen de volgende conclusies over het systeem worden getrokken:

1 het gebruik van zuigvalvangsten voor het schatten van de initiële populatiedichtheid in het veld introduceert fouten die nagenoeg proportioneel doorwerken in de voorspelling;
2 de snelheid van gewasontwikkeling bepaalt in belangrijke mate de snelheid van populatiegroei en de piekdichtheid;

3 het effect van natuurlijke vijanden en extreme weersfactoren op de snelheid van toename van de populatie is variabel maar potentieel belangrijk.

Deze conclusies hebben gevolgen gehad voor de ontwikkeling van eenvoudige voorspellende modellen ten behoeve van geleide bestrijding.

ad 1) In het waarschuwingssysteem EPIPRE (Drenth & Stol, 1990) wordt de telers gevraagd de populatie bladluizen te bepalen in het perceel waarvoor een advies over al dan niet bestrijden moet worden berekend. Dit maatwerk voorkomt fouten ten gevolge van schatting van de dichtheid uit zuigvalvangsten.

ad 2) Analyse van de relatie tussen de relatieve groeisnelheid van de populatie graanluizen gedurende één week en het gewasstadium aan het begin van de week (Figuur 4.7) wijst uit dat ongeveer 40 procent van de variatie in de relatieve groeisnelheid statistisch verklaard wordt door de verschillen in gewasstadium. Daarenboven is er een significant jaareffect dat voor een belangrijk deel toe te schrijven is aan de gemiddelde temperatuur gedurende de periode waarover de relatieve groeisnelheid is berekend (Rossing & Daamen, in voorbereiding).

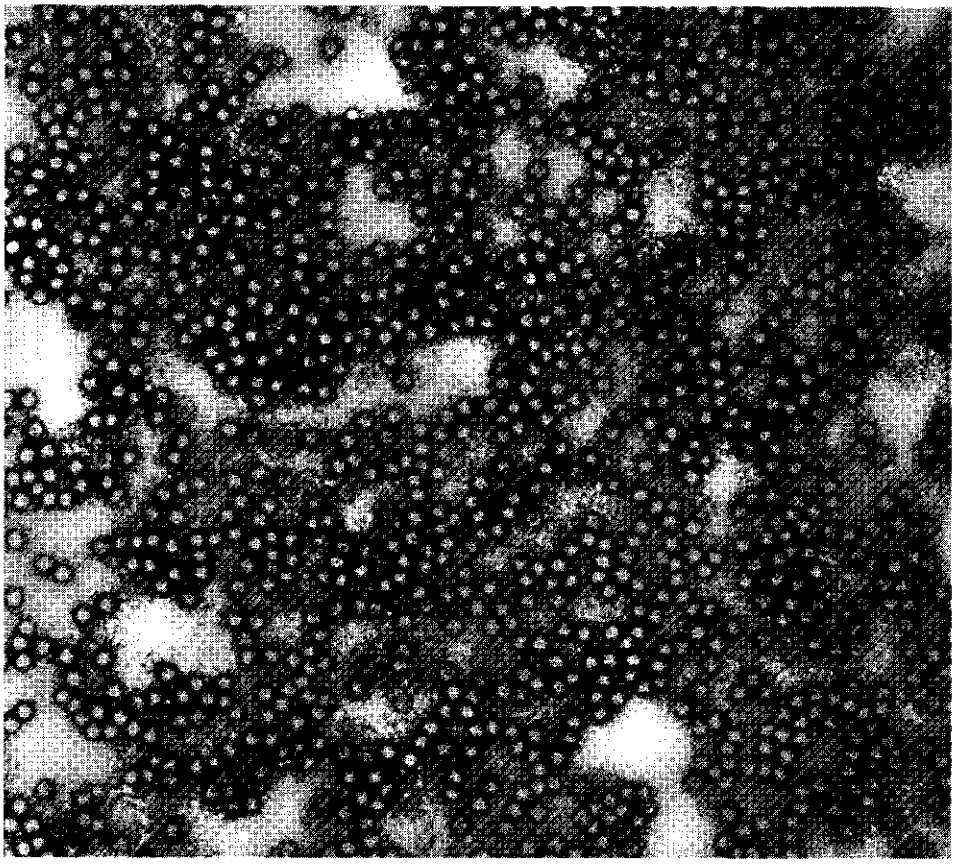
ad 3) Carter et al. (1982) beschreven de relatie tussen de piekdichtheid en de dichtheid van de populatie in twee referentiegewasstadia (DC 59 en DC 65) met een niet-lineair verband van het type $Y=a\ X^b$. De verklaarde variantie bedroeg respectievelijk 60 en 80%. Gezien de mogelijke variatie in relatieve groeisnelheden (Figuur 4.7) is de slechtere fit in het vroegere gewasstadium niet verwonderlijk. Op grond van het door Carter et al. (1982) beschreven verband wordt in EPIPRE een exponentieel model gebruikt om het verloop van de populatiedichtheid te voorspellen tot aan de piekdichtheid (Drenth en Stol, 1990). Het regressiemodel van Carter et al. (1982) leverde evenwel geen beschrijving op voor veldproeven waarin relatief hoge initiële dichtheden resulteerden in relatief lage piekdichtheden. Entwistle & Dixon (1986) vonden dat uitbreiding van het regressiemodel met de relatieve groeisnelheid onmiddellijk voorafgaand aan het referentiegewasstadium tot een significant betere beschrijving van de variatie in de piekdichtheid leidde. Zo'n in het veld bepaalde relatieve groeisnelheid weerspiegelt het effect van natuurlijke vijanden en andere factoren die de snelheid van populatietoename beinvloeden (zonder deze nader te specificeren). Deze benadering levert momenteel de meest nauwkeurige voorspelling van de piekpopulatiedichtheid voor de meest voorkomende graanluis, *S. avenae* (Entwistle & Dixon, 1986).

Bij de afweging van kosten en baten van een chemische bestrijding moeten aannamen gedaan worden over het effect van een bestrijding op de populatiedynamica van de bestreden soort. In EPIPRE wordt verondersteld dat een chemische bestrijding van bladluizen resulteert in een onmiddellijke reductie van de populatiedichtheid met 90%, onafhankelijk van de leeftijdsopbouw. Tevens neemt de populatie ten gevolge van nawerking van het middel 5-21 dagen niet in aantal toe, afhankelijk van het gebruikte insecticide (Drenth & Stol, 1990). Deze schattingen zijn "guestimates"; over de werkelijke populatiedynamische aspecten van chemische bestrijding in een gewas-beschadiger-systeem is weinig informatie beschikbaar.

4.3 Case-study 2: seizoensdynamiek van bietevergelingsvirussen en hun overbrenger, *Myzus persicae*

4.3.1 Inleiding

Terwijl bladluizen in granen een probleem vormen door de veroorzaakte zuigschade, zijn bladluizen in suikerbieten vooral van belang door de overdracht van virussen. Vergelingsziekte is na rhizomanie de belangrijkste virusziekte van suikerbieten in Nederland en de rest van Europa en kan worden veroorzaakt door twee virussen, beet mild yellowing virus (BMYV, in het Nederlands het zwakke bietevergelingsvirus genoemd) en beet yellows virus (BYV, aangeduid als het bietevergelingsvirus of ter onderscheiding van het zwakke virus als het sterke bietevergelingsvirus). Aantasting door vergelingsziekte is in Nederland meestal te wijten aan het zwakke virus. Dit virus is daarom voor de praktijk het belangrijkst. Het sterke bietevergelingsvirus komt in mindere mate voor maar kan grotere opbrengstreducties veroorzaken dan het zwakke virus.



Deeltjes van het zwakke bietenvergelingsvirus (BMYV). Diameter van de deeltjes is 25 nm (10^{-9} m). (Met dank aan J.F.J.M. van den Heuvel, LUW, afdeling Virologie)

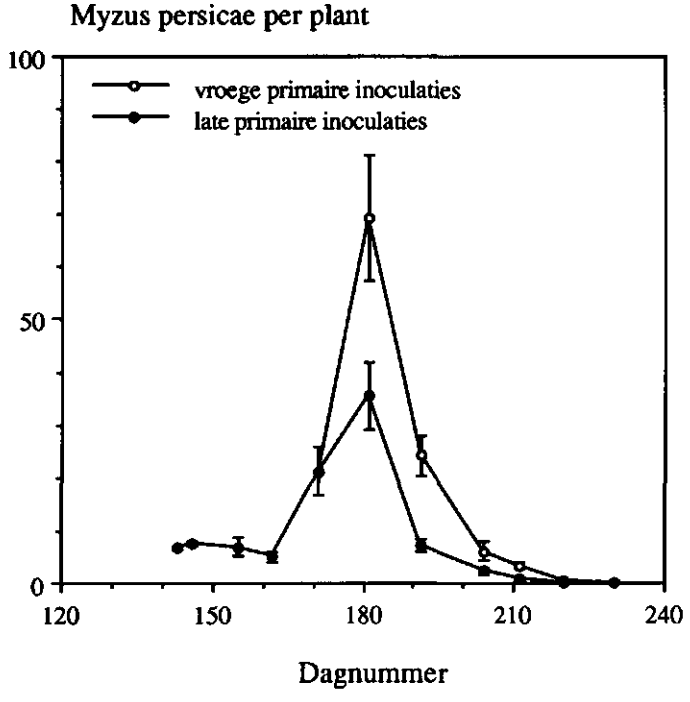
De twee virussen hebben, hoewel ze niet verwant zijn, een overeenkomstige jaarcyclus. Overwintering vindt plaats in een grote reeks van kruidachtigen. De bladluizen die hierop leven vormen in het voorjaar gevleugelde vormen welke de primaire infecties in de jonge bietegewassen tot stand brengen. Het is niet met zekerheid bekend welke bladluissoorten verantwoordelijk zijn voor de primaire infectie. Waarschijnlijk is de groene perzikluis, *Myzus persicae*, in de meeste jaren het belangrijkst. Na de primaire infectie en vestiging van groene perzikluizen in het gewas vindt er vermenigvuldiging van het virus in de planten plaats en van de bladluizen op de planten. Na verloop van enige tijd verspreiden zich de perzikluizen vanaf de oorspronkelijk geïnfesteerde planten. Daarbij vindt virusoverdracht naar buurplanten plaats: secundaire verspreiding. Meestal is het verspreidingspatroon haardvormig. Hieruit kunnen we afleiden dat lopende luizen een belangrijke rol spelen bij de verspreiding. In de loop van juli storten de bladluispopulaties in ten gevolge van verminderende waardplantkwaliteit en toenemende mortaliteit veroorzaakt door natuurlijke vijanden. De verspreiding in het gewas stopt dan en de verdere toename van het aantal gele planten is louter het gevolg van de ontwikkeling van symptomen op planten die reeds besmet waren. De tijd die nodig is voor symptoomontwikkeling is minimaal ongeveer twee weken (in jonge planten bij warm weer) en maximaal twee maanden (bij late infectie en koele omstandigheden). Sluiting van de jaarcyclus vindt plaats doordat bladluizen virus weer van suikerbietenpercelen naar overwinterende kruidachtige vegetaties overbrengen.
De boer heeft een aantal mogelijkheden om aantasting en schade door vergelingsziekte te beperken. Allereerst is van belang om overwinteringsmogelijkheden voor virus en infectieuze bladluizen, bijvoorbeeld in bietenkuilen, te beperken. Gedurende het groeiseizoen kan de boer ingrijpen door:
1 vroege zaai
2 bevorderen van een vlotte begingroei van het gewas
3 toepassing van granulaat-insecticiden bij zaai
4 gewasbespuitingen met insecticide
Ad 1) Vroege zaai heeft twee effecten. Ten eerste heeft het tot gevolg dat de planten groter zijn op het moment dat ze besmet worden. De opbrengstderving is dan geringer. Verder is in oudere gewassen de verspreidingssnelheid geringer.
Ad 2) Een vlotte begingroei van het gewas heeft tot gevolg dat een groter aandeel van het bladapparaat niet door de ziekte wordt aangetast. Virus wordt namelijk alleen naar de bladeren getransporteerd die zich nà de infectie ontwikkelen. Oudere bladeren ontsnappen aan infectie voor zover ze niet door infectieuze bladluizen worden besmet (Van der Werf et al., 1989a).
Ad 3) Toepassing van granulaatinsecticiden bij zaai vertraagt de initiële opbouw van bladluispopulaties en de vroege secundaire verspreiding. Dit vermindert de kans op latere sterke secundaire verspreiding in het perceel.
Ad 4) Gewasbespuitingen met insecticide reduceren de vectorpopulatie en kunnen zo de verspreiding verminderen.
Sleutelvragen in het epidemiologisch onderzoek aan vergelingsvirussen zijn:
- In welk gewasstadium vindt de virusverspreiding plaats?
- Welke bladluisvormen zijn (het meest) verantwoordelijk voor de verspreiding?
- Welke factoren bevorderen verspreiding?

- Welke factoren remmen verspreiding?
- Kunnen natuurlijke vijanden worden aangewend om verspreiding te verminderen?
- Wat zijn optimale bestrijdingstijdstippen en met hoe weinig bespuitingen kun je toe?

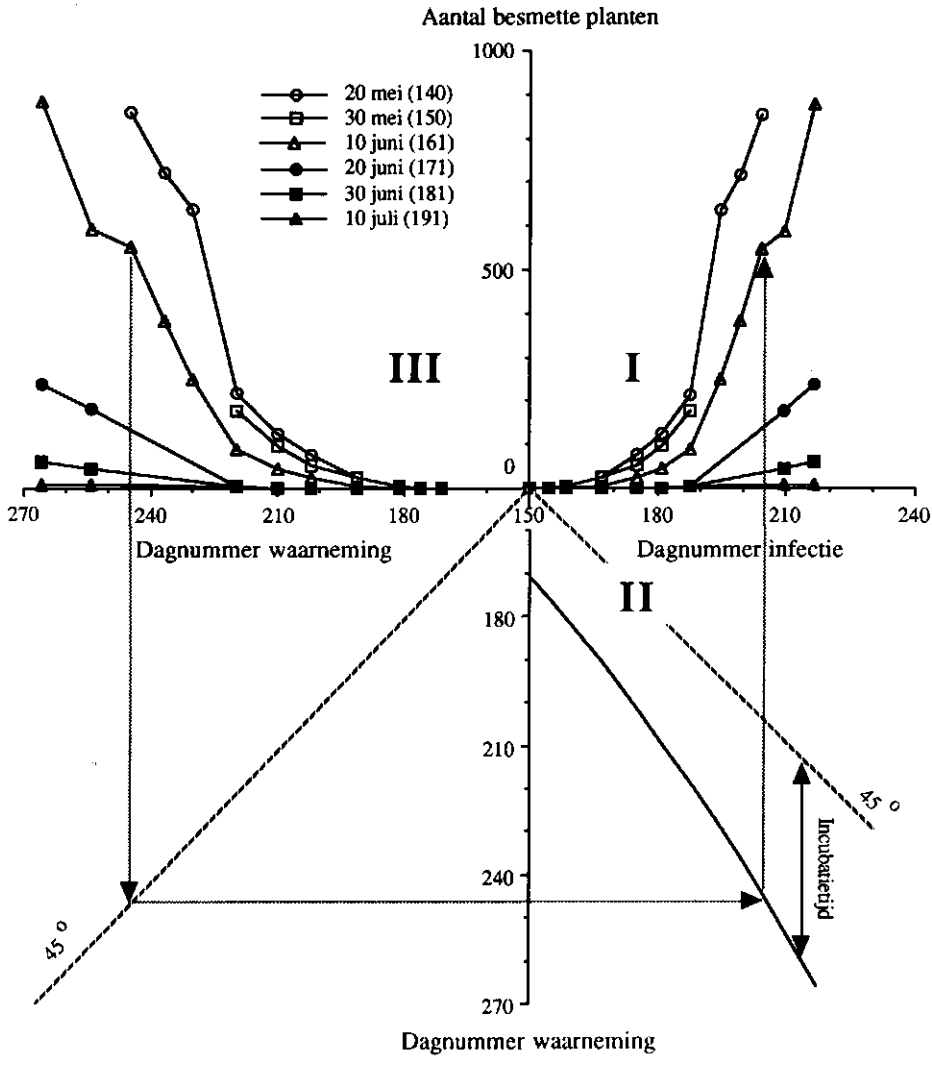
Om op deze vragen antwoorden te verkrijgen zijn veldproeven uitgevoerd en is een model ontwikkeld.

4.3.2 Veldproeven

Primaire infectiedatum
In een serie van drie veldproeven in 1985 en 1986 werd de invloed van de primaire infectiedatum op de secundaire verspreiding onderzocht (Van der Werf, 1988). De primaire infectie werd experimenteel nagebootst door in het veld één tot drie planten met virus (BYV of BMYV) te besmetten, de infectieuze bladluizen te verwijderen en nieuwe niet-infectieuze volwassen bladluizen op de geïnfecteerde



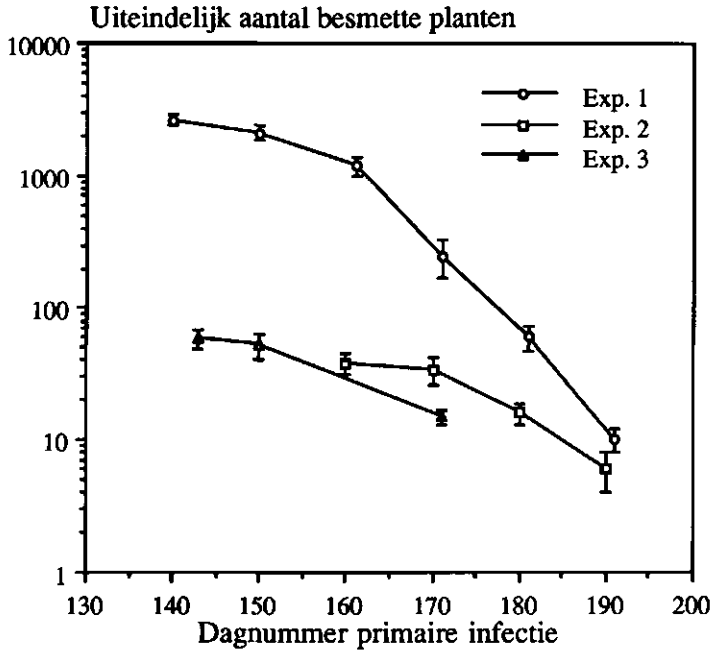
Figuur 4.8 Populatiedynamica van *Myzus persicae* in de eerste veldproef over het effect van de primaire infectiedatum op de verspreiding van het sterke vergelingsvirus in suikerbieten. Bladluizen werden geteld op 9 planten, waaronder de drie geïnoculeerde planten, waarop *Myzus persicae* oorspronkelijk was uitgezet. Staafjes geven de standaardfout van het gemiddelde aan. Bron: van der Werf, 1988.



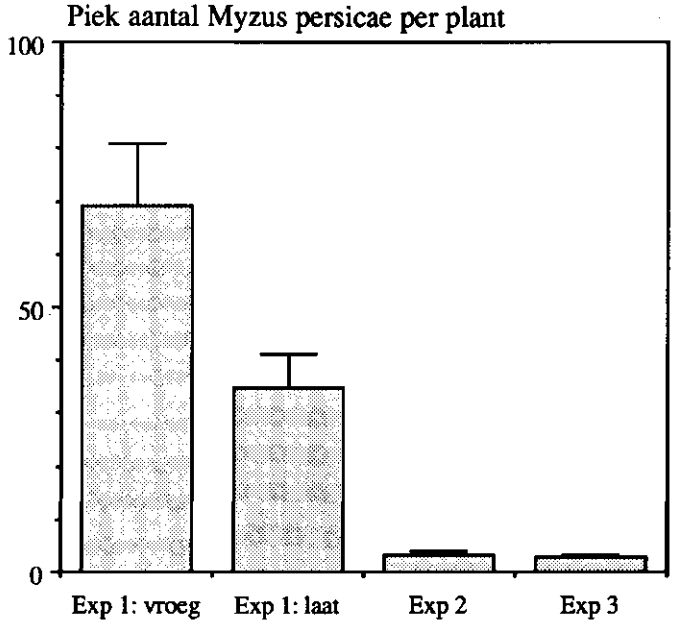
Figuur 4.9 Secundaire verspreiding van het sterke vergelingsvirus in suikerbieten, afhankelijk van de primaire infectiedatum (resultaten van eerste veldproef). Kwadrant I: toename van aantal besmette planten met de tijd. Kwadrant II: relatie tussen infectiedatum en datum waarop de symptomen worden waargenomen. Kwadrant III: toename van aantal gele planten met de tijd. De relatie in kwadrant III is waargenomen in het betreffende perceel. De relatie in kwadrant II is afgeleid uit een aantal veldproeven (Van der Werf, 1989a). De relatie in kwadrant I is afgeleid uit die in kwadrant II en III en is epidemiologisch het meest interessant. Het concept van de weergave in drie kwadranten is ontleend aan de Wit, 1953. Gegevens uit van der Werf, 1988.

"bronplanten" los te laten. De primaire inoculaties werden gemaakt tusen 20 mei en 10 juli, corresponderend met gewasstadia 2-blad en ongeveer 25-blad (volledige bodembedekking). Vervolgens werden de aantallen en verspreiding van de bladluizen in de tijd gevolgd en werd de aanwas van het aantal planten met ziektesymptomen bijgehouden. In één experiment, uitgevoerd met het bietevergelingsvirus, bereikten de bladluispopulaties flinke aantallen en trad veel virusverspreiding op. In twee andere experimenten, één met het zwakke en één met het sterke virus, bleef het aantal bladluizen laag en was de verspreiding gering. Het eerste experiment gaf een interessante tweedeling van de experimentele behandelingen te zien. De vroege inoculaties (op 20 en 30 mei en op 10 juni) resulteerden in hoge bladluisaantallen (Figuur 4.8) en een vroege start van de secundaire verspreiding, namelijk rond 20 juni (dagnummer 171; Figuur 4.9, kwadrant I). Verder bereikte de verspreidingssnelheid tussen 10 en 20 juli hoge waarden in de vroeg geïnoculeerde veldjes. In de laat geïnoculeerde veldjes was de verspreidingssnelheid daarentegen laag. De secundaire verspreiding ging hier ongeveer 20 dagen later van start dan in de vroeg geïnoculeerde veldjes en het aantal bladluizen bleef er lager.
De resultaten van de proef suggereren het volgende scenario voor vergelingsvirusverspreiding in suikerbieten:
Eerst is er een *introductiefase*. Bladluizen en virussen komen het nog jonge gewas binnen en starten hun vermenigvuldiging. Resultaat is een aantal over het veld verspreide geïsoleerde besmette planten. Dispersie van bladluizen is nog gering door het ontbreken van bladcontact, lage temperaturen en goede waardplantgeschiktheid van jonge bieteplantjes. Wanneer de planten elkaar met hun bladeren beginnen te raken begint de *vestigingsfase*. In deze fase treedt een geringe mate van secundaire verspreiding op (in de proef rond 20 juni). Omdat *Myzus persicae* zich snel vermeerdert op jonge planten en de latentieperiode van het sterke virus in jonge planten kort is (Van der Werf, 1988), ontstaat snel een reservoir van virusbronplanten en infectieuze bladluizen. De reproductiesnelheid van *Myzus persicae* ligt bovendien op viruszieke bieteplanten hoger dan op gezonde planten. Tenslotte is er een *verspreidingsfase*. Door een nog onvolledig begrepen complex van factoren zoals afnemende waardplantkwaliteit, toenemende populatiedichtheid van de bladluizen en toenemende verstoring door natuurlijke vijanden, worden de bladluizen mobiel en treedt versterkte verspreiding van virus op. Opbouw van een flink reservoir tijdens de vestigingsfase is een voorwaarde voor een hoge verspreidingssnelheid gedurende de verspreidingsfase.
Zoals gezegd trad in twee veldproeven geen verspreiding van belang op (Figuur 4.10). De oorzaak van het uitblijven van significante virusverspreiding was ongetwijfeld het onvermogen van *Myzus persicae* om kolonies te vormen in deze proeven (Figuur 4.11). Dit onvermogen heeft vermoedelijk te maken met een grote impact van natuurlijke vijanden, vooral lieveheersbeestjes, in deze twee proeven.

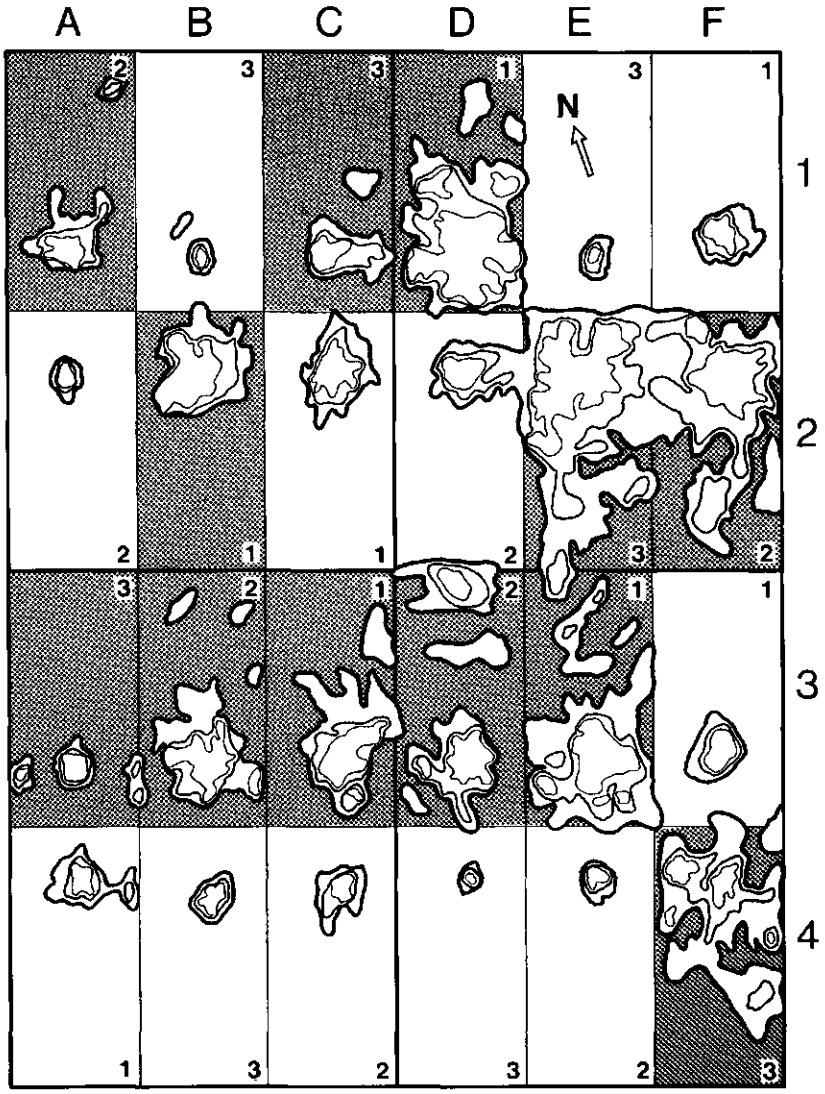
Zaaidatum
In een veldproef in 1986 werd het effect van de zaaidatum op de secundaire verspreiding van het sterke vergelingsvirus onderzocht. Veldjes werden gezaaid op 18 april (normaal) of 20 mei (laat). Primaire inoculaties werden gemaakt op 23 juni. Het resultaat van de proef is te zien in Figuur 4.12. In de laat gezaaide



Figuur 4.10 Relatie tussen primaire infectiedatum en verspreiding van bietevergelingsvirussen in drie veldproeven (van der Werf, 1988).



Figuur 4.11 Piekaantal *Myzus persicae* in drie veldproeven over de relatie tussen de primaire infectiedatum en de verspreiding van bietevergelingsvirussen. In het eerste experiment was er een significant verschil in aantal bladluizen tussen vroeg en laat geïnoculeerde veldjes. Gegevens uit van der Werf, 1988.

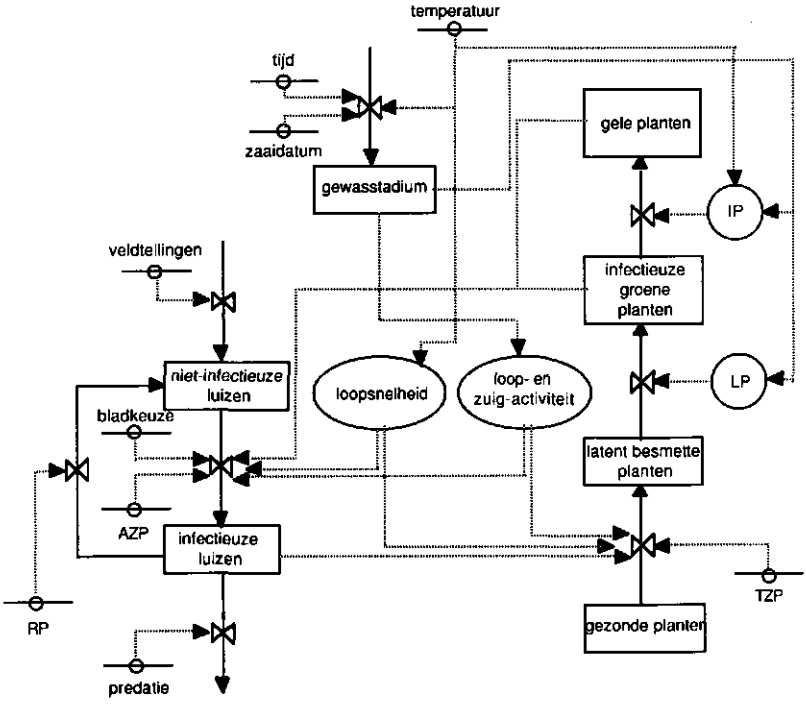


Figuur 4.12 Ruimtelijke verspreidingspatronen van het sterke vergelingsvirus in veldjes vroeg- en laat gezaaide suikerbieten (24 x 12 m^2). De laat gezaaide veldjes zijn gearceerd. De nummers 1, 2 en 3 in de veldjes geven verschillende aantallen oorspronkelijk geïntroduceerde *Myzus persicae* weer: 69, 9 en 2 per veldje. De plaats van primaire inoculatie ligt excentrisch. Opmerkelijk is het uitblijven van virusverspreiding van de laat gezaaide veldjes E2 en F2 naar de aangrenzende vroeg gezaaide veldjes E1 en F1. Bron: van der Werf, 1988.

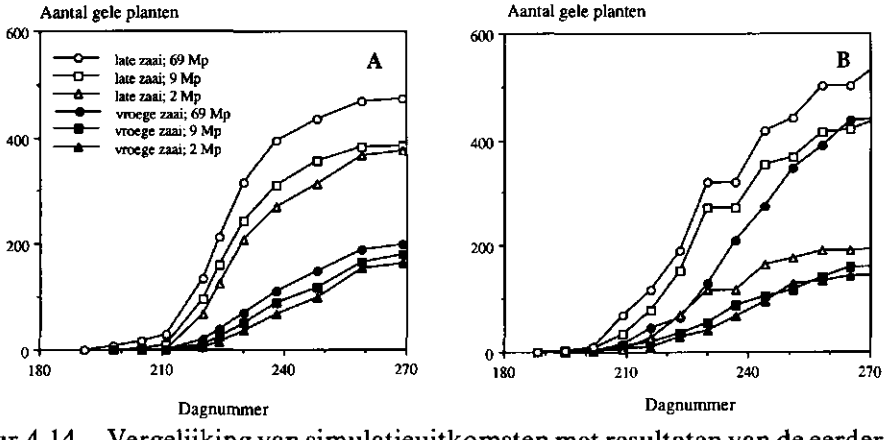
veldjes trad aanzienlijk grotere virusverspreiding op dan in de vroeg gezaaide veldjes. Dit resultaat bevestigt de uitkomsten van het eerst beschreven experiment waarin ook reeds werd gevonden dat inoculatie in een vroeg gewasstadium tot aanzienlijk grotere verspreiding aanleiding geeft. Merkwaardig is de abrupte begrenzing van vergelinghaarden op de overgang van laat naar vroeg gezaaide bieten (Figuur 4.12). Dit resultaat suggereert dat *Myzus persicae* afkomstig van jonge met BYV besmette bieteplanten geen virus overdraagt op oudere gezonde planten. Weigering van de luizen om zich te voeden op nutritioneel inferieure vroeg gezaaide gezonde planten kan hieraan ten grondslag liggen.

4.3.3 Modellering

Modelbouw is het enige instrument dat ter beschikking staat om de kennis op procesniveau te integreren en een (hypothetisch) integraal beeld te vormen van het systeem en z'n gedrag. Het model is een expliciete mathematische formulering van kennis en hypothesen, corresponderend met het beeld van het systeem dat we in gedachten hebben. Modelsimulaties leveren aan praktijkresultaten toetsbare voorspellingen op. Discrepanties tussen modelvoorspellingen en werkelijkheid zetten de onderzoeker op het spoor van eventuele onjuiste aannamen in het model, dus foute ideeën over het systeem, en dragen zo bij tot verdieping van inzicht. Op langere termijn kunnen modellen door heuristische verbetering op basis van toetsing en nieuwe experimenten nuttige hulpmiddelen voor beheer worden.
Omdat virusverspreiding in suikerbieten een ruimtelijk proces is hebben we gekozen voor een expliciet ruimtelijk gestructureerd modeltype. Twee soorten individuen worden onderscheiden, planten en bladluizen. In het model zijn 1152 suikerbieteplanten op een oppervlakte van 12 x 12 m^2 gerepresenteerd, net als in de veldproeven. Iedere plant wordt gekarakteriseerd door twee kenmerken (1) standplaats, beschreven door x- en y-coördinaat, en (2) tijdstip van eerste infectie. Het tijdstip van infectie bepaalt middels een serie in het model ingebouwde biologische relaties welke bladeren er besmet zijn, of de plant symptomen vertoont, en of de plant latent besmet is dan wel reeds als bron voor virus fungeert. Het aantal bladluizen is variabel. Afhankelijk van geboorte en sterfte zijn er meer of minder in het model gerepresenteerd (zie verderop). Elke bladluis wordt gekarakteriseerd door (1) locatie, x en y coordinaat, (2) tijdstip van geboorte, (3) tijdstip van (laatste) virusverwerving, en (4) tijdstip van laatste verplaatsing. De leeftijd van de luis bepaalt de loopsnelheid; oudere luizen lopen sneller. Het tijdstip van laatste virusverwerving bepaalt of de luis (nog) infectieus is. Virusoverdracht wordt bepaald door het loop- en zuiggedrag van de luis. Verondersteld wordt dat zuigtijden van 1 en 2 uur voldoende zijn voor virusoverdracht, resp. verwerving. Loop- en zuiggedrag van de luis worden bepaald door leeftijd en al of niet besmet zijn van de plant waarop deze zich bevindt. Naarmate een plant minder geschikt is als waardplant, dus oud en niet besmet, is de luis minder geneigd tot zuigen en meer geneigd tot lopen. De looprichting is lukraak.
Het model simuleert de verspreiding van het virus, voor een gegeven aantalsont-



Figuur 4.13 Relatiediagram van het verspreidingsmodel van het sterke bietevergelingsvirus. Gebruikte afkortingen: RP = retentieperiode van BYV in de luis; AZP = acquisitie-zuig-periode; aaneengesloten zuigtijd op plant nodig voor verwerving van BYV; TZP = transmissie-zuig-periode; zuigtijd nodig voor virusoverdracht; LP = latentieperiode; tijd tussen besmetting en infectieus worden van plant; IP = incubatieperiode; tijd tussen infectie en verschijnen van symptomen. Bron: van der Werf et al., 1989c.



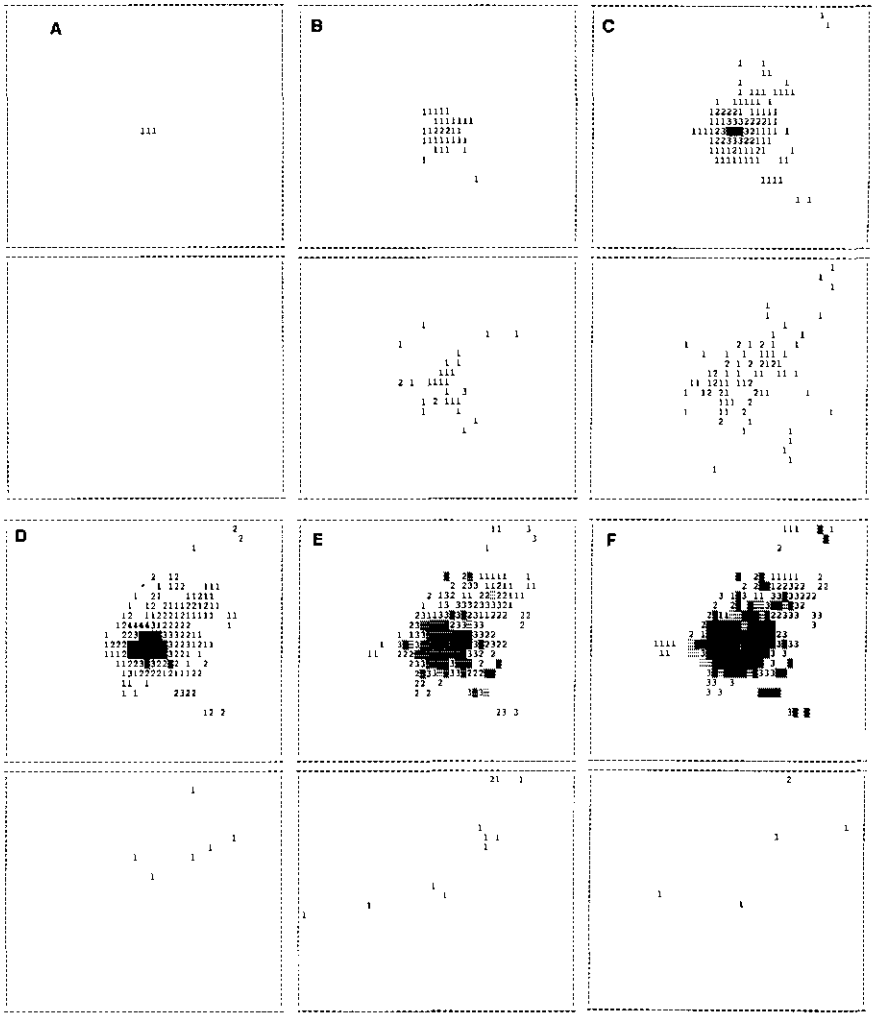
Figuur 4.14 Vergelijking van simulatieuitkomsten met resultaten van de eerder beschreven veldproef over het effect van de zaaidatum op de verspreiding van het sterke bietevergelingsvirus. (A) Experimentele resultaten; (B) simulatie. Bron: van der Werf et al., 1989c.

wikkeling van de luizen. De huidige kennis en de beschikbare informatie over aantallen natuurlijke vijanden in suikerbietenpercelen is namelijk ontoereikend om de aantalsontwikeling van *Myzus persicae* betrouwbaar te kunnen simuleren. In plaats daarvan worden de in de veldproeven gevonden aantallen nagebootst. De waargenomen leeftijdsopbouw van de bladluispopulatie wordt gebruikt om de predatiedruk door natuurlijke vijanden in te schatten; naarmate de predatiedruk groter is zijn oude individuen minder sterk vertegenwoordigd in de populatie. Dit is van belang voor de verspreiding omdat oudere luizen grotere afstanden afleggen. Predatie heeft geen effect op de aantallen luizen. De belangrijkste onderdelen en relaties van het model zijn samengevat in het relatiediagram van Figuur 4.13.

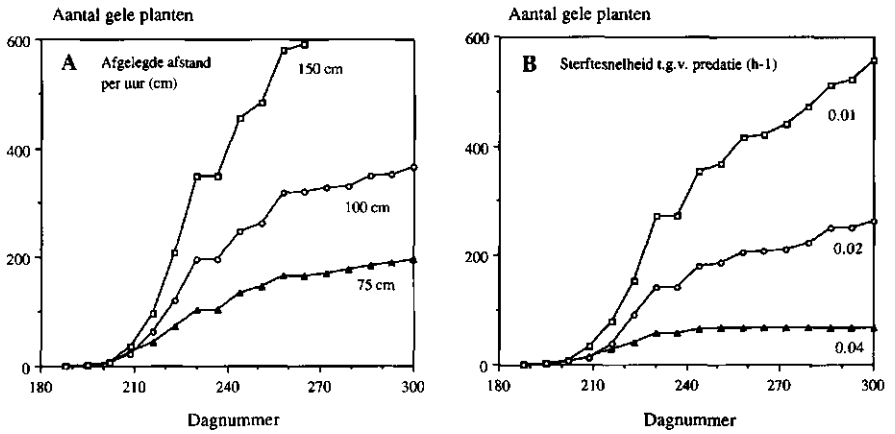
Het model levert als uitvoer zowel de ruimtelijke verdeling van besmette planten en luizen op een aantal tijdstippen als het verloop van het aantal besmette planten met symptomen in de loop van de tijd. Figuur 4.14 laat een vergelijking zien tussen modelsimulaties en de eerder besproken proefresultaten met betrekking tot het effect van zaaidatum op de virusverspreiding. In grote lijnen is er goede overeenstemming. Het model overschat echter de virusverspreiding in een vroeg gezaaid gewas waar veel luizen zijn uitgezet en onderschat de virusverspreiding in een laat gezaaid gewas waarin weinig luizen zijn uitgezet. Kennelijk zijn in het model de aantallen luizen van grote invloed op de mate van virusverspreiding terwijl dat in een werkelijk gewas niet zo is. Daarentegen is in het model de invloed van het gewasstadium gering in vergelijking met de werkelijkheid. Nader onderzoek moet uitwijzen welke relaties in het model onjuist zijn ingevoerd.

Het patroon van de ruimtelijke verspreiding in de tijd (Figuur 4.15) vertoont goede overeenkomst met werkelijke vergelingshaarden. Karakteristiek is dat de bladluispopulatie en de virusverspreiding hun piek hebben bereikt voordat zich in het gewas vergelingssymptomen van enig belang ontwikkelen. Dit demonstreert heel duidelijk dat men zich bij bestrijdingsbeslissingen niet kan laten leiden door symptomen; men zal dan immers veelal te laat zijn. Verder ontwikkelt zich op enige afstand van de hoofd-haard in de rechterbovenhoek een klein neven-haardje. In de praktijk zal dit dikwijls worden opgevat als een resultaat van activiteit van gevleugelde bladluizen, maar het model produceert dit patroon louter op basis van lopende bladluizen.

Een voorlopig model zoals het hier gepresenteerde kan worden onderworpen aan gevoeligheidsanalyse. Parameters worden gevarieerd om het effect op het gedrag van model te onderzoeken. Figuur 4.16 laat zien dat variaties in de loopafstand van de bladluizen en de predatiedruk binnen het biologisch plausibele domein een groot effect hebben op de mate van virusverspreiding. Nader onderzoek aan het bladluisgedrag en de mogelijkheden van uitbating van natuurlijke predatorpopulaties is vereist.



Figuur 4.15 Gesimuleerde verspreidingspatronen van viruszieke planten en bladluizen in de loop van de tijd. De simulatie is uitgevoerd met bladluisdata van een vroeg gezaaid veldje waarin 9 *Myzus persicae* werden geïntroduceerd. De onderdelen A t/m F geven de situatie op twee-weekse intervallen weer: (A) 23 juni, (B) 7 juli, 21 juli (C), (D) 4 augustus, (E) 18 augustus en (F) 1 september. Het bovenste plaatje van elk tweetal geeft de ruimtelijke verdeling van de besmette planten weer terwijl het onderste plaatje de verdeling van de luizen aangeeft. Getallen geven de fractie besmette bladoppervlakte per plant aan: (1) 0-0.1; (2) 0.1-0.2, etc. Planten met symptomen worden aangegeven met grijze blokjes: (▒) 0-30% besmette bladoppervlakte; (▓) 30-60% en (■) 60%. Bron: van der Werf et al., 1989c.



Figuur 4.16: Gevoeligheidsanalyse van virusverspreidingsmodel m.b.t. (A) maximale loopafstand van de vector (cm h^{-1}) en (B) predatiedruk, uitgedrukt als relatieve sterftesnelheid (h^{-1}). Bron: van der Werf et al., 1989c.

4.4 Conclusies

Vanuit de samenleving en het beleid wordt momenteel grote druk uitgeoefend op de landbouw om het gebruik van bestrijdingsmiddelen terug te dringen. Inzicht in de populatiedynamica van gewasbeschadigers is nodig om te bepalen hoe men bij een minimaal pesticidengebruik als randvoorwaarde, toch optimale groeicondities voor de gewassen kan blijven creëren. Populatiedynamisch onderzoek in het veld en met modellen levert zulk inzicht en helpt sleutelvariabelen te identificeren, zoals bijvoorbeeld de aantallen voorjaarsmigranten in het voorbeeld van de graanluizen. Voor operationele beslissingen moet zo'n sleutelvariabele in het veld door waarneming worden vastgesteld. Hiertoe zijn voor graanluizen efficiënte en eenvoudige bemonsteringstechnieken ontwikkeld (Rabbinge & Mantel, 1981). Voorspellende modellen kunnen dienstig zijn om op grond van de veldwaarnemingen voorspellingen over het populatieverloop te doen, en leveren zo de benodigde gegevens over de te verwachten schade en financiële opbrengstderving. Modellen kunnen echter niet in de plaats treden van waarnemingen in het veld. De voorbeelden in dit artikel illustreren verder nog de volgende conclusies:

- De populatiedynamica van bladluizen en van virussen die door bladluizen worden overgedragen is sterk gekoppeld aan het gewasstadium. Kwantificering van de invloed van het gewasstadium is van belang voor de constructie van verklarende en voorspellende modellen.
- Modelbouw is het aangewezen middel voor kwantitatieve synthese van resultaten van gewasecologisch en populatiedynamisch onderzoek. Op deze wijze worden gangbare verklaringen van waargenomen aantalsfluctuaties kwantita-

tief getoetst en wordt de mate waarin populatieschommelingen worden begrepen geëvalueerd.
- Het werken met verklarende modellen verschaft populatiedynamische inzichten die onontbeerlijk zijn bij de ontwikkeling van eenvoudige voorspellende modellen voor de praktijk van de geleide bestrijding.
- Natuurlijke vijanden kunnen onder bepaalde voorwaarden van tijdigheid en aantal bladluisplagen en virus-epidemieën voorkomen. Dit natuurlijke bestrijdingspotentieel wordt in de praktijk van de akkerbouw, door het ontbreken van voldoende inzicht, nog nauwelijks benut.

4.5 Literatuur

Carter, N., 1985. Simulation modelling of the population dynamics of cereal aphids. BioSystems 18, 111-119.

Carter, N., A.F.G. Dixon & R. Rabbinge, 1982. Cereal aphid populations: biology, simulation and prediction. Pudoc , Wageningen. 91pp.

Carter, N., I.F.G. McLean, A.D. Watt & A.F.G. Dixon, 1980. Cereal aphids – a case study and review. Applied Biology 5, 271-348.

Daamen, R.A., 1990. Pathosystem management of powdery mildew in winter wheat. Proefschrift Landbouwuniversiteit, Wageningen, 124 pp.

Dean, G.J., 1974. The effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hem., Aphididae). Bulletin of Entomological Research 63, 401-409.

Dewar, A.M. & N. Carter, 1984. Decision trees to assess the risk of cereal aphid (Hemiptera: Aphididae) outbreaks in summer in England. Bulletin of Entomological Research 74, 387-398.

Drenth, H., J. Hoek, R.A. Daamen, W.A.H. Rossing, W. Stol & F.G. Wijnands, 1989. An evaluation of the crop-physiological and epidemiological information in EPIPRE. Bulletin EPPO / EPPO Bulletin 19, 417-424.

Drenth, H. & W. Stol, 1990. Het EPIPRE-adviesmodel. PAGV verslag nr. 97. CABO verslag no. 115, 130 pp.

Entwistle, J.C. & A.F.G. Dixon, 1986. Short-term forecasting of peak population density of the grain aphid (*Sitobion avenae*) on wheat. Annals of Applied Biology 109, 215-222.

Goudriaan, J. & H.J.W. van Roermund, 1989. Modelling of ageing, development, delays and dispersion. In: Rabbinge, R., S.E. Ward & H.H. van Laar, 1989. Simulation and systems management in crop protection. Pudoc, Wageningen. p. 47-81.

Hughes, G., 1990. Characterizing crop responses to pathchy pathogen attack. Plant Pathology 39, 2-4.

Jones, F.G.W., R.A. Dunning & K.P. Humphries, 1955. The effects of defoliation and loss of stand upon yield of sugar beet. Annals of Applied Biology 43, 63-70.

Rabbinge, R., 1976. Biological control of fruit-tree red spider mite. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen. 234 pp.

Rabbinge, R., 1988. Implementation of integrated crop protection systems. Bulletin SROP/WPRS Bulletin XI/2, 69-73.

Rabbinge, R., G.W. Ankersmit & G.A. Pak, 1979. Epidemiology and simulation of population development of *Sitobion avenae* in winter wheat. Netherlands Journal of Plant Pathology 85, 197-220.

Rabbinge, R., E.M. Drees, M. van der Graaf, F.C.M. Verberne & A. Wesselo, 1981. Damage effects of cereal aphids in wheat. Netherlands Journal of Plant Pathology 87, 217-232.

Rabbinge, R., I.T.M. Jorritsma & J. Schans, 1985. Damage components of powdery mildew in winter wheat. Netherlands Journal of Plant Pathology 91, 235-247.

Rabbinge, R., A.G. Kroon & H.P.J.M. Driessen, 1984. Consequences of clustering in parasite-host relations of the cereal aphid *Sitobion avenae*: a simulation study. Netherlands Journal of Agricultural Science 32, 237-239.

Rabbinge, R. & W.P. Mantel, 1981. Monitoring for cereal aphids in winter wheat. Netherlands Journal of Plant Pathology 87, 25-29.

Rabbinge, R. & C.T. de Wit, 1989. Systems, models and simulation. In: Rabbinge, R., S.E. Ward & H.H. van Laar, 1989. Simulation and systems management in crop protection. Pudoc, Wageningen, p. 3-17.

Roermund, H.J.W. van, J.J.R Groot, W.A.H. Rossing & R. Rabbinge, 1986a. Calculation of aphid damage in winter wheat, using a simulation model. Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijsuniversiteit Gent 51, 1125-1130.

Rossing, W.A.H., 1990. Simulation of damage in winter wheat caused by the grain aphid *Sitobion avenae*. 2. Construction and evaluation of a simulation model. (aangeboden).

Rossing, W.A.H. & R.A. Daamen. Analysis of uncertainty and risk in supervised control of brown rust and aphids in winter wheat. 1. Identification and estimation of uncertainty. In bewerking.

Sopp, P. & S.D. Wratten, 1986. Rates of consumption of cereal aphids by some polyphagous predators in the laboratory. Entomologia experimentalis et Applicata 41, 69-73.

Vereijken, P.H., 1979. Feeding and multiplication of three aphid species and their effect on yield of winter wheat. Agricultural Research Reports 888. 58pp.

Vickerman, G.P., 1977. Monitoring and forecasting insect pests of cereals. Proceedings 1977 British Crop Protection Conference on Pests and Diseases. BCPC, Croydon, p. 227-234.

Watt, A.D., 1979. The effect of cereal growth stages on the reproductive activity of *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. Annals of Applied Biology 91, 147-157.

Watt, A.D. & A.F.G. Dixon, 1981. The effect of cereal growth stages and crowding of aphids on the induction of alatae in *Sitobion avenae* and its consequences for population growth. Ecological Entomology 6, 441-447.

Werf, W. van der, 1988. Yellowing viruses in sugarbeet; epidemiology and damage. Proefschrift Landbouwuniversiteit, Wageningen, 152 pp.

Werf, W. van der, F. Bonnier & D. Peters, 1989a. Retrospective estimation of the date of infection with beet yellowing viruses in sugar-beet under field conditions. Netherlands Journal of Plant Pathology 95, 327-341.

Werf, W. van der, C. Kempenaar & D. Peters, 1989b. The incubation period of beet yellowing viruses in sugar-beet under field conditions. Netherlands Journal of Plant Pathology 95, 241-258.

Werf, W. van der, W.A.H. Rossing, R. Rabbinge, M.D. de Jong & P.J.M. Mols, 1989c. Approaches to modelling the spatial dynamics of pests and diseases. In: R. Cavalloro & V. Delucchi (Eds), 1989: PARASITIS 88. Proceedings of a scientific congress, Barcelona, 25-28 October 1988 (Boletin de Sanidad Vegetal, Fuera de Serie No. 17), 89-119.

Wit, C.T. de, 1953. A physical theory on placement of fertilizers. Verslagen Landbouwkundige Onderzoekingen (Agricultural Research Reports) 59-4. Staatsdrukkerij, 's Gravenhage, 70 pp.

Wratten, S.D., 1977. Reproductive strategy of winged and wingless morphs of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. Annals of Applied Biology 85, 319-331.

Zadoks, J.C., 1981. EPIPRE: A disease and pest management system for winter wheat developed in the Netherlands. EPPO Bulletin 11, 365-369.

Zadoks, J.C., 1989. EPIPRE, a computer-based decision support system for pest and disease control in wheat: Its development and implementation in Europe. In: K.J. Leonard & W.E. Fry (Eds). Plant disease epidemiology. Volume 2, p. 3-29.

Zadoks, J.C., T.T. Chang & C.F. Konzak, 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. Eucarpia Bulletin 7, 42-52.

Zadoks, J.C. & R.D. Schein, 1979. Epidemiology and plant disease management. Oxford University Press. 427 pp.

Zhou, X. & N. Carter, 1989. A simulation model describing the population dynamics and damage potential of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Walker) (Hemiptera: Aphididae), in the UK. Bulletin of Entomological Research 79, 373-380.

5 Onkruidoecologisch modelonderzoek: een bijdrage tot geïntegreerde onkruidbeheersing

L.A.P. Lotz
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO);

M.J. Kropff
Vakgroep Theoretische Produktie-ecologie (TPE),
Landbouwuniversiteit Wageningen

Samenvatting

Een simulatiemodel, waarin concurrentie tussen een gewas en onkruiden gesimuleerd wordt op basis van fysiologische en morfologische processen, werd geparametriseerd voor suikerbiet, wintertarwe en diverse onkruidsoorten. Na validatie van het model met behulp van resultaten van veldexperimenten, werd het model gebruikt om effecten van onkruiden op gewassen nader te onderzoeken. Verschillen in concurrentiekracht tussen gewassen en onkruiden bleken in belangrijke mate bepaald te worden door het opkomsttijdstip en de gewas- of plantarchitectuur (bijvoorbeeld planthoogte). Met behulp van voorbeelden wordt vervolgens gedemonstreerd hoe enerzijds de verkregen inzichten gebruikt kunnen worden voor het opstellen van criteria voor systemen voor geïntegreerde onkruidbeheersing (door middel van vereenvoudigde beschrijvende modellen) en anderzijds kunnen leiden tot verhoging van de concurrentiekracht van het gewas door bepaalde teeltmaatregelen.

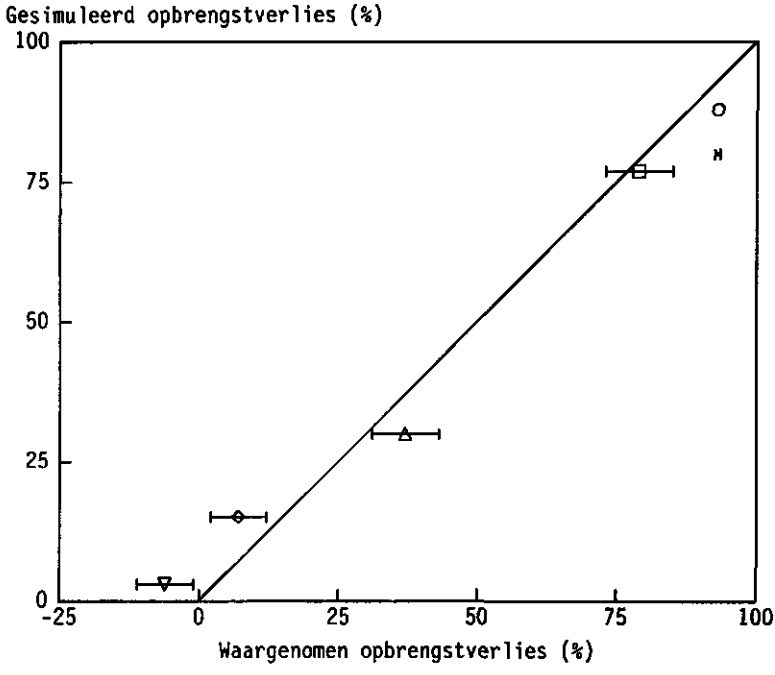
5.1 Inleiding

Het terugdringen van het gebruik van herbiciden in de Nederlandse land- en tuinbouw heeft thans hoge prioriteit (Meerjarenplan Gewasbescherming, 1990). Deze prioriteitstelling is vooral bepaald door toenemende problemen inzake milieuhygiëne en de vorming van resistentie en tolerantie bij onkruiden voor herbiciden. Beide problemen zijn gekoppeld aan het langdurig massaal en eenzijdig gebruik van deze bestrijdingsmiddelen. Tevens zou door een verantwoorde vermindering van het gebruik van herbiciden een verhoging van de rentabiliteit van het agrarisch bedrijf kunnen plaatsvinden, daar in dat geval gewasbescherming mogelijk minder kosten met zich meebrengt.

Negatieve effecten van onkruiden op gewassen zijn onder te verdelen in drie groepen: 1. opbrengstverlies, 2. kwaliteitsvermindering van het produkt en 3. belemmering van oogstwerkzaamheden. Door zaadproduktie of vegetatieve voortplanting hoeven deze problemen zich niet alleen te beperken tot gewassen in het lopend jaar, maar kunnen deze zich ook voordoen in volggewassen. Daarom dient de onkruidbeheersing afgestemd te worden op een gehele gewasrotatie en niet zozeer op een enkele teelt.
In een geïntegreerde bedrijfsvoering zal gestreefd worden de negatieve effecten van onkruiden zoveel mogelijk te voorkomen door middel van specifieke teeltmaatregelen (bijvoorbeeld raskeuze, tijdstip van grondbewerking). Vervolgens zal besloten moeten worden óf en, indien ja, wanneer, hóe (chemisch, mechanisch of biologisch) en in welke mate onkruid bestreden moet worden. In deze bijdrage wordt aangegeven hoe onkruidoecologisch modelonderzoek bij kan dragen tot het opstellen van criteria op grond waarvan besloten wordt of een bestrijdingsmaatregel wordt uitgevoerd en wanneer deze dan plaats dient te vinden. Tevens wordt een voorbeeld gegeven waarin wordt getoond hoe met gebruikmaking van inzicht, verkregen door deze modelstudies, onderdrukking van onkruiden door specifieke teeltmaatregelen verhoogd kan worden.

5.2 Simulatiemodellen voor gewas/onkruid-interacties

Onderzoek, uitgevoerd in een samenwerkingsverband tussen CABO en TPE, heeft geleid tot het opstellen van simulatiemodellen, waarin op grond van fysiologische en morfogenetische processen groei en ontwikkeling van gewassen en onkruiden wordt voorspeld (Spitters & Aerts, 1983; Kropff, 1988; Spitters, 1989). In de modellen wordt de groei van zowel het gewas als het onkruid gesimuleerd. De struktuur van de modellen ziet er globaal als volgt uit. Op grond van de geabsorbeerde straling wordt de momentane CO_2-assimilatie van gewas en de onkruiden op verschillende hoogten in het gewasdek berekend. Door integratie over de gewashoogte en over de dag wordt de totale dagelijkse CO_2-assimilatie van beide verkregen. De dagelijkse netto-groeisnelheid van het gewas en onkruiden wordt berekend door verliezen als gevolg van onderhouds- en groeiademhaling af te trekken. Deze dagelijkse gevormde droge stof wordt, afhankelijk van het ontwikkelingsstadium, verdeeld over diverse organen van respectievelijk het gewas en de onkruiden. Wanneer het vochtgehalte van de bodem beneden een kritische grenswaarde komt, wordt de gereduceerde transpiratie berekend als functie van het vochtgehalte in de bodem en de verdamping. De potentiële assimilatiesnelheid wordt dan met dezelfde factor als de transpiratie gereduceerd, omdat beide processen sterk gekoppeld zijn. In de modelversies die hier gepresenteerd worden, wordt er van uitgegaan dat nutriënten in voldoende mate aanwezig zijn.
Nadat met behulp van experimentele resultaten waarden (deels soortspecifiek) van invoervariabelen werden afgeleid, werd het simulatiemodel gevalideerd met behulp van een vijftal veldexperimenten waarin de concurrentie tussen suikerbiet en het onkruid melganzevoet werd bestudeerd (Kropff, 1988). Figuur 5.1 laat zien



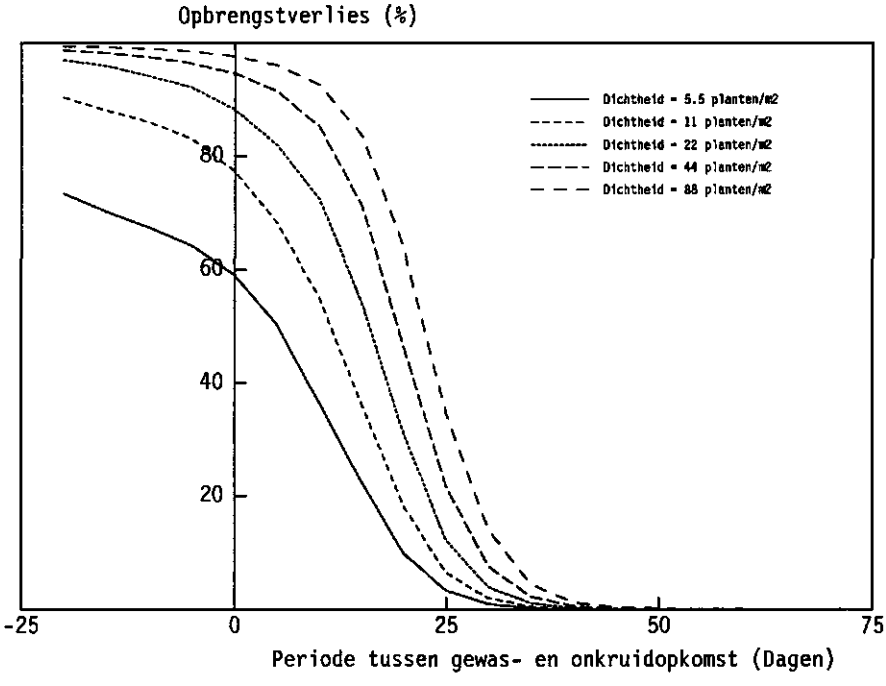
Figuur 5.1 Vergelijking van waargenomen en gesimuleerde opbrengstverliezen in vijf veldexperimenten waarin melganzevoet concurreerde met suikerbiet. Invoervariabelen per experiment: dagelijkse weersgegevens gedurende het groeiseizoen, datum van opkomst en dichtheid van onkruid (naar Kropff, 1988).

dat over een schaderange van ca. 0-90 % gesimuleerde opbrengstverliezen veroorzaakt door concurrentie met onkruiden goed overeenkomen met de waargenomen verliezen. Tevens werd de betrouwbaarheid van het model aangetoond met behulp van resultaten van veldexperimenten in wintertarwe met een groot aantal verschillende onkruidsoorten (Lotz et al., in druk). In deze veldexperimenten werd onderzocht wat het effect is van het nalaten van chemische onkruidbestrijding in wintertarwe. De gesimuleerde opbrengstverliezen (gerelateerd aan veldjes waarin bestrijding had plaatsgevonden) bleken, overeenkomstig de waargenomen verliezen, vrijwel nihil te zijn.

5.3 Onkruidschaderelaties in twee gewassen nader geanalyseerd

Het genoemde simulatiemodel werd, nadat de betrouwbaarheid in voldoende mate was aangetoond, gebruikt om effecten van onkruiden op de gewasopbrengst nader te onderzoeken. Belangrijke vraag daarbij was onder welke omstandigheden (bepaald door opkomsttijdstip van gewas en onkruiden, dichthe-

den en fysiologische en morfologische soortseigenschappen) schade in een gewas door onkruidconcurrentie zal optreden.
Kropff (1988) liet met behulp van een simulatiestudie zien dat in suikerbiet de te verwachten opbrengstderving door onkruiden in belangrijke mate afhangt van zowel de dichtheid als het tijdstip van kieming van de onkruiden (Figuur 5.2). Zo blijkt dat indien melganzevoet kiemt in een periode tot ca. 30 dagen na opkomst van de suikerbiet een aanzienlijke vermindering van de opbrengst



Figuur 5.2 Gesimuleerde opbrengstverliezen in suikerbiet bij verschillende opkomsttijdstippen van melganzevoet (naar Kropff 1988).

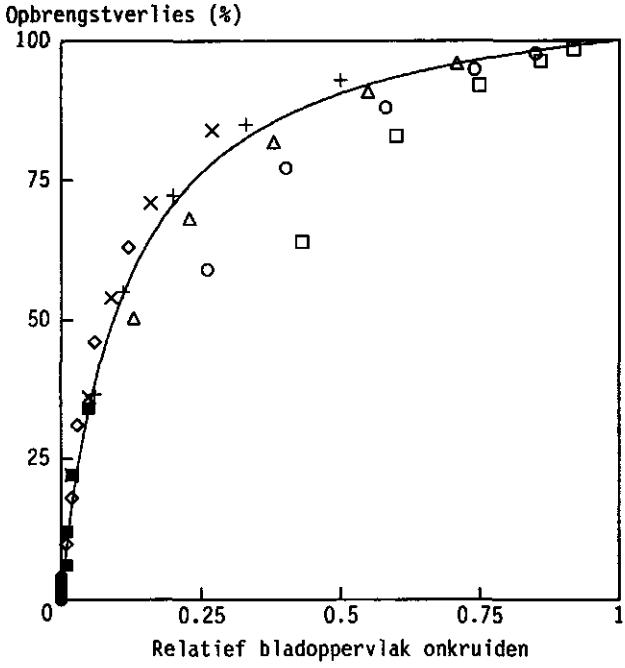
Tabel 5.1 Gesimuleerde opbrengstverliezen in wintertarwe bij verschillende opkomsttijdstippen en maximum hoogten van onkruid. Waarden van parameters van het onkruid waren verder gelijk aan die van melganzevoet. De dichtheid van het onkruid was 100 planten m^{-2} (naar Lotz et al., in druk).

Max. hoogte van van onkruid (cm)	Gesimuleerd opbrengstverlies (%)	
	Onkruid gekiemd in de herfst	Onkruid gekiemd in het voorjaar
25	4,3	0,1
50	6,1	0,1
100	18,6	0,2

verwacht mag worden en bestrijding voor de boer zeker lonend zal zijn. Dit simulatieresultaat hangt nauw samen met het feit dat suikerbiet pas relatief laat in het groeiseizoen een gesloten gewas vormt waarin onkruiden in sterke mate beschaduwd worden.
Lotz et al. (in druk) toonden aan met behulp van resultaten van een groot aantal experimenten en een simulatiestudie dat in wintertarwe pas bij zeer hoge dichtheden van bepaalde onkruidsoorten (bijvoorbeeld kleefkruid) een vermindering van de gewasopbrengst optreedt. Met een simulatiestudie werd vervolgens gedemonstreerd dat een sterke vermindering van opbrengst in wintertarwe alleen verwacht mag worden bij onkruiden die in het najaar kiemen en hoog in het graan opgroeien (Tabel 5.1). Hiermee kan verklaard worden waarom kleefkruid, dat zowel kiemt in het najaar als hoog opgroeit tegen het graan, een concurrentiekrachtig onkruid is. Van de eveneens hoogopgroeiende melganzevoet hoeft geen ernstige schade in wintergraan verwacht te worden, daar dit onkruid pas in het late voorjaar kiemt. Melganzevoet blijkt inderdaad in de praktijk geen onkruid van betekenis in wintertarwe. Deze resultaten kunnen verklaard worden door het feit dat wintertarwe reeds zeer vroeg in het groeiseizoen een gesloten vegetatiedek vormt.

5.4 Toepassingsmogelijkheden van onderzoeksresultaten ten behoeve van geïntegreerde onkruidbeheersing

De voorbeelden in de vorige paragraaf tonen aan hoe met behulp van onkruidoecologisch modelonderzoek en experimentele resultaten duidelijk gemaakt kan worden welke factoren van belang zijn om te voorspellen of onder bepaalde omstandigheden onkruiden tot een onaanvaardbaar schadeniveau zullen leiden. Deze voorspellingen zijn essentieel in een adviessysteem voor geleide bestrijding waarin investeringen in onkruidbeheersing worden afgewogen tegen economische schade door onkruiden. Invoering van een dergelijk systeem zal in de praktijk slechts dan zinvol zijn als de benodigde informatie (als invoervariabele) door de teler relatief eenvoudig te verzamelen is op het moment dat besloten moet worden of een bestrijdingsmaatregel dient plaats te vinden. De relatieve onkruidbedekking gemeten op een bepaald tijdstip na gewasopkomst lijkt daartoe een goede maat, omdat daarin zowel de invloed van de onkruiddichtheid als van de periode tussen gewas- en onkruidopkomst verwerkt wordt (Kropff & Spitters, in druk). Figuur 5.3 laat zien dat, hoewel tijdstippen van opkomst verschillend zijn, op een bepaald aantal dagen na opkomst van de suikerbiet er een eenvoudig te beschrijven relatie bestaat tussen de relatieve bedekking van melganzevoet (bedekking door blad van melganzevoet / totale bladbedekking) en de opbrengstreduktie aan het eind van het seizoen. Nader onderzoek leerde dat deze relatie met dezelfde functie beschreven kan worden voor onkruiden die veel lager blijven dan melganzevoet. Verliezen in opbrengst blijken in dat geval veel geringer te zijn.
In de thans in ontwikkeling zijnde strategieën voor geïntegreerde onkruidbeheersing doet zich de trend voor dat curatieve maatregelen herhaald worden toege-



Figuur 5.3 Gesimuleerd opbrengstverlies in suikerbiet bij verschillende relatieve bedekkingen van melganzevoet op dag 30 na opkomst van het gewas. De verschillende markeringstekens geven verschillen in opkomsttijdstip van het onkruid aan, variërend van 5 dagen voor gewasopkomst (□) tot 35 dagen (•) erna (naar Kropff & Spitters, in druk).

Tabel 5.2 Overleving van onkruiden, gezaaid 30 en 45 dagen na gewasopkomst in drie verschillende rassen van suikerbiet. Het ras Lucy heeft een vlakke, Univers een intermediaire en Carla een rechtopstaande bladstand. Gegeven is het aantal onkruiden aanwezig bij de gewasoogst (n = 48). De totalen hebben betrekking op alle uitgezaaide onkruiden per bieteras (= 100%) (voorlopige resultaten Lotz et al.).

Suikerbiete-ras	Perzikkruid		Vogelmuur		Melganzevoet		Totaal[1]	
	30	45	30	45	30	45		(%)
Lucy	14	10	30	28	28	4	115	40
Univers	26	18	41	31	28	12	156	54
Carla	29	32	39	33	35	15	183	64

[1] Significant verschil tussen totalen per ras: $Chi^2 = 32.6$, d.f. = 2, $P < 0{,}001$

past, waarbij pas gekiemde onkruiden effectief worden bestreden. In suikerbieten blijkt dit te leiden tot aanmerkelijke verlaging van hoeveelheden gebruikte werkzame stof, daar per bespuiting met veel geringere doses van herbiciden goede resultaten worden verkregen. De bovengenoemde schaderelatie kan in een dergelijk curatief systeem gebruikt worden om aan te geven hoe vaak een bepaalde bestrijdingsmaatregel dient plaats te vinden om een onaanvaardbaar hoge opbrengstderving te vermijden. Door deze benadering kan het totaal aantal bestrijdingsingrepen geminimaliseerd worden.
Uit het voorgaande is tevens gebleken dat een vroeg sluiten van het gewas belangrijk is om schade door concurrentie met onkruiden te beperken. Om te onderzoeken in hoeverre in dit verband keuze van bepaalde rassen kan leiden tot een verhoging van de onderdrukking van de onkruiden door het gewas, werd de overleving en ontwikkeling van verschillende onkruidsoorten in drie verschillende rassen van suikerbiet onderzocht. Voorlopige resultaten van één jaar laten zien dat de overleving van verschillende uitgezaaide onkruidsoorten significant lager is in een bieteras met uitstaande bladeren (vroeg-sluitend) vergeleken met de overleving in een bieteras met rechtopstaande bladeren (laat-sluitend) (Tabel 5.2). In deze proeven werden de onkruiden relatief laat gezaaid vergeleken met de opkomst van de suikerbiet en veroorzaakten geen vermindering van de gewasopbrengst meer. Echter, alle tot aan de oogst overlevende onkruiden produceerden zaden. Deze resultaten met betrekking tot overleving van onkruiden suggereren dan ook dat de populatiegroei van onkruiden in enige mate geremd kan worden door keuze van specifieke vroegsluitende bieterassen in een bouwplan.

5.5 Conclusies en perspectieven

Uit de bovengenoemde voorbeelden blijkt duidelijk dat onkruidoecologisch modelonderzoek inzicht geeft om te voorspellen onder welke omstandigheden in bepaalde gewassen schade door onkruiden kan optreden. Met behulp van experimentele resultaten en simulatieonderzoek kan in grote lijnen worden aangegeven of een bepaalde bestrijdingsmaatregel noodzakelijk is en, bijvoorbeeld, hoe vaak deze maatregel dient plaats te vinden. Tevens kan door middel van simulatie onderzocht worden in hoeverre de concurrentiekracht van het gewas verhoogd kan worden door veranderingen aan te brengen in bepaalde teeltmaatregelen (zaaitijdstip, rijafstand, raskeuze). Gezien de grote verschillen tussen gewassen in specifieke kenmerken als opkomsttijdstip, sluitingsdatum en gewashoogte dient voor elk gewas in een rotatie parametrisering van het simulatiemodel plaats te vinden. Met name de basiskennis ten aanzien van de morfologisch ontwikkeling van gewassen ontbreekt nog vaak. Recentelijk is in dit verband een onderzoek gestart binnen het samenwerkingsverband tussen CABO en TPE naar concurrentie van onkruiden in vollegrondsgroenten (Schnieders et al., in prep.) Daar in een teelt vaak sprake is van meerdere of zelfs van een groot aantal verschillende onkruiden dient ook voor deze soorten interspecifieke variatie in fysiologische en morfologische karakteristieken te worden gekwantificeerd. Na-

De invloed van opkomsttijdstip op de groei en ontwikkeling van onkruid in suikerbiet. Melganzevoet kiemde op dag 20 (boven) en dag 40 (beneden) na opkomst van het gewas.

der onderzoek moet uitwijzen in hoeverre daarbij geen rekening hoeft te worden gehouden met eigenschappen van individuele onkruidsoorten en derhalve gewerkt kan worden met groepen van overeenkomstige soorten.
Zoals reeds in de inleiding werd gesteld is het bij de onkruidbeheersing van belang om dichtheden van onkruiden niet alleen te relateren aan opbrengsten in het lopend jaar, maar ook aan opbrengsten van volggewassen. Daar de huidige kennis ten aanzien van effecten van teeltmaatregelen op de produktie van zaden en de dynamica van onkruidzaden in de bodem nog onvolledig is, zijn dergelijke kwantitatieve relaties moeilijk af te leiden. In elk geval kan getracht worden om door bestrijding van het onkruid niet alleen de opbrengst te maximaliseren maar tevens de zaadproduktie van de onkruiden te minimaliseren. Daartoe worden thans in het simulatiemodel voor gewas/onkruid-concurrentie modulen voor zaadproduktie van onkruiden ingebouwd. Ten behoeve van de ontwikkeling van adviessystemen voor onkruidbeheersing dient in dit verband onderzocht te worden in hoeverre een toename van zaadproduktie van een onkruid gepaard gaat met een toename in de dichtheid van dit onkruid in volgende jaren. Een dergelijk verband zou mogelijk afwezig kunnen zijn indien de zaadvoorraad in de bodem zeer groot is vergeleken met de jaarlijkse invoer van zaden in de bodem door zaadproduktie.
Tenslotte biedt het onderzoek perspectieven welke mogelijk pas op langere termijn tot toepassingen voor de landbouwpraktijk zouden kunnen leiden. De resultaten van de simulatiestudies laten namelijk zien dat onder bepaalde omstandigheden (bijvoorbeeld bij geringe hoogtegroei van het onkruid) geen gewasschade optreedt. Nieuw te ontwikkelen bestrijdingstechnieken (mechanisch, chemisch, biologisch) zouden dan ook gericht kunnen zijn op het slechts remmen van de groei of de ontwikkeling van zaden. Indien deze redukties teweeg gebracht kunnen worden met minder nadelige effecten voor het milieu dan wanneer nagestreefd wordt om onkruiden te doden, zou een dergelijke aanpak goed passen in een systeem voor geïntegreerde onkruidbeheersing.

5.6 Literatuur

Kropff, M.J., 1988. Modelling the effects of weeds on crop production. Weed Research 28, 465-471.

Kropff, M.J. & C.J.T. Spitters, in druk. A simple model of crop loss by weed competition from early observations on relative leaf area of the weeds. Weed Research x, xx-xx.

Meerjarenplan Gewasbescherming, 1990. Beleidsvoornemen Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij.

Lotz, L.A.P., M.J. Kropff & R.M.W. Groeneveld, in druk. Modelling weed competition and yield losses to study the effect of omission of herbicides in winter wheat. Netherlands Journal of Agricultural Science 38, xx-xx.

Spitters, C.J.T., 1989. Weeds: population dynamics, germination and competition. In: R. Rabbinge, S.A. Ward & H.H. van Laar (Eds.), Simulation and systems management in crop protection, Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, 147-181.

Spitters, C.J.T. & R. Aerts, 1983. Simulation of competition for light and water in crop-weed associations. Aspects of Applied Biology 4, 467-483.

6 Perspectieven voor biologische onkruidbeheersing

P.C. Scheepens & P.A.M.J. Frantzen,
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO)

Samenvatting

Biologische bestrijding met pathogene schimmels past goed in strategieën van geïntegreerde onkruidbeheersing in cultuurgewasen. Wereldwijd worden 3 schimmels als biologisch onkruidbestrijdingsmiddel in de praktijk toegepast, terwijl nog 6 andere binnenkort toegelaten zullen worden. Tot de laatste groep behoort *Chondrostereum purpureum* ter bestrijding van Amerikaanse vogelkers in Nederlandse bossen.
Tot dusverre is relatief weinig fundamenteel onderzoek verricht aan de interactie van inheemse pathogenen met onkruiden en de invloed van aantasting op de concurrentiekracht en reproduktie van onkruiden. Om die reden kan nog moeilijk worden aangegeven in welk tempo in de toekomst biologische onkruidbestrijdingsmiddelen beschikbaar zullen komen. Het huidige en toekomstige CABO-onderzoek zal zich meer bezig houden met generaliseerbare principes dan met toepassingsgerichte aspecten van biologische bestrijdingsmiddelen.

6.1 Inleiding

Biologische onkruidbeheersing is het aanwenden van levende organismen om schade door onkruid te vermijden. Bij biologische onkruidbeheersing in cultuurgewassen worden als regel organismen ingezet, die selectief één of enkele verwante onkruidsoorten aantasten. Aantastende organismen kunnen uit het oorsprongsgebied van eerder geïntroduceerde onkruiden afkomstig zijn. Na een éénmalige introductie reguleren die zelf hun populatie-omvang naar die van het onkruid, met als gevolg dat na een aantal jaren een evenwicht wordt bereikt bij een lagere dichtheid van het onkruid. Deze klassieke biologische bestrijding biedt voor de intensieve plantaardige produktie in Nederland en veel andere Europese landen een beperkt perspectief (Schroeder, 1984; Scheepens et al., 1990). Niet alleen zijn hier de meeste onkruidsoorten inheems, maar het vermijden van concurrentieschade vereist meestal snel optredende effecten in de concurrentiegevoelige gewasfase. Om dit beheersdoel te bereiken wordt de afgelopen 20 jaar wereldwijd vooral het gebruik van inheemse pathogene schimmels als biologi-

sche onkruidbestrijdingsmiddelen onderzocht (Templeton & TeBeest, 1979; Scheepens & van Zon, 1982; Hasan, 1986).
Perspectieven voor biologische onkruidbeheersing kunnen vanuit verschillende invalshoeken worden bekeken. De maatschappij vraagt om een milieuvriendelijke gewasbescherming. Biologische onkruidbestrijdingsmiddelen voldoen aan deze eis omdat zij specifiek zijn: hun pathogene werking is beperkt tot het organisme waartegen de bestrijding is gericht of hoogstens tot hogere planten. In veel landen gaan de toelatingsregels voor biologische bestrijdingsmiddelen reeds uit van deze stelregel, zodat de toelatingskosten veel lager zijn dan die voor chemische bestrijdingsmiddelen. Voor fabrikanten van biologische bestrijdingsmiddelen is de ontwikkeling van produkten waarvoor een relatief kleine markt bestaat daardoor toch economisch aantrekkelijk geworden. Telers van gewassen zijn meer en meer bereid om milieuvriendelijke technieken te integreren in hun bedrijfsvoering, hoewel deze integratie meestal meer vakkennis vereist dan een vrijwel uitsluitend op chemische bestrijding gebaseerde gewasbescherming. In het navolgende zullen de perspectieven voor biologische onkruidbestrijdingsmiddelen vooral vanuit een wetenschappelijke invalshoek worden belicht.
In paragraaf 6.2 wordt ingegaan op de principes van biologische onkruidbeheersing: waard-pathogeeninteracties en effecten van die interacties op concurrentievermogen en reproduktie van onkruiden. Deze principes worden vervolgens toegelicht met voorbeelden van eigen onderzoek en voorgesteld onderzoek (paragraaf 6.3).

6.2 Onkruidbestrijding met inheemse pathogenen: van empirie tot strategie

Biologische onkruidbestrijding met inheemse pathogenen berust op het kunstmatig verhogen van hun van nature lage aantastingsniveau. Het beheersdoel, meestal vermijding van concurrentie-schade, wordt bereikt, al dan niet in combinatie met andere methoden, als de aantasting daadwerkelijk en tijdig leidt tot verzwakking of sterfte van het onkruid.
Tot dusverre is het onderzoek hier en elders sterk empirisch van karakter geweest. Per onderzoeker of onderzoeksgroep werden eerst zo veel mogelijk pathogenen van één of meer doelonkruiden geïsoleerd en geïdentificeerd. Vervolgens werden hun aantastend vermogen (agressiviteit) en hun vermogen om het doelonkruid en niet-doelplanten te beschadigen (virulentie) getoetst onder geconditioneerde omstandigheden en in het veld, waarbij steeds met de meestbelovende pathogenen in een volgende onderzoeksfase verder werd gewerkt. Bij de toetsing was het uitgangspunt, dat een biologisch onkruidbestrijdingsmiddel minstens even effectief moest zijn als een gangbaar chemisch bestrijdingsmiddel. Onze eigen aanpak bij de bestrijding van hanepoot (*Echinochloa crus-galli*) met *Curvularia lunata* (Scheepens, 1987) en bij de bestrijding van Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*) met *Chondrostereum purpureum* (paragraaf 6.3) zijn daar voorbeelden van. Als resultaat van tot dusverre verrichte inspanningen bij onderzoeksinstellingen en bedrijven worden in de V.S. drie biologische onkruidbestrijdingsmiddelen

commercieel toegepast, terwijl er wereldwijd binnenkort nog zes op de markt worden verwacht (Simmonds & Brosten, 1989).
Door de gevolgde werkwijze is nog niet geheel duidelijk in hoeverre de verkregen resultaten generaliseerbaar zijn. Hiertoe is meer fundamenteel onderzoek nodig in de verspreiding van onkruidpathogenen in ruimte en tijd (epidemiologie) en aan de effecten van aantasting op planten en populaties. Inzicht in de natuurlijke verspreiding van onkruidpathogenen biedt aanknopingspunten over de wijze waarop het aantastingsniveau kan worden vergroot. Door inzicht in de effecten van aantasting kan worden aangegeven hoe de groei- en concurrentiekracht van planten wordt beïnvloed en of/in hoeverre de beheersdoelstelling wordt gerealiseerd.

6.2.1 Epidemiologie van pathogenen in een onkruidpopulatie

Over aantasting van cultuurplanten door pathogenen en het verloop van de aantasting bestaan reeds veel kennis en inzicht. Op plantniveau is de aantasting van onkruiden door pathogenen daar volledig mee te vergelijken. Om het aantastingsverloop te kunnen voorspellen is inzicht nodig in de volgende processen:
- de overleving van het pathogeen tussen twee groeiseizoenen en de wijze waarop infecteerbare delen van de plant worden bereikt;
- het tot stand komen van een parasitaire relatie met de plant (infectie); de invloed van genetische factoren en omgevingsfactoren op infectie;
- de uitbreidingssnelheid van het pathogeen in de plant, van cel tot cel (aantasting); lokale of systemische aantasting; vatbaarheid van verschillende plantstadia en verschillende plantorganen;
- reproduktiecapaciteit en verspreiding van het pathogeen.

Op populatieniveau zal het aantastingsverloop bij een onkruid in het algemeen complexer zijn dan dat bij een cultuurgewas. Aantasting heeft in dit verband zowel betrekking op de frequentie van aantasting in de populatie als op de intensiteit per plant of plantorgaan. Oorzaken hiervoor kunnen onderlinge verschillen in vatbaarheid van onkruidplanten in een populatie zijn. Indien een inheems onkruidpathogeen zelden of nooit een epidemisch niveau bereikt, wordt dit vaak toegeschreven aan resistentie in de plantenpopulatie (Shrum, 1982). Deze conclusie is op zijn minst prematuur, omdat ook de verspreiding van onkruidplanten of vatbare plantstadia in ruimte en tijd minder homogeen zal zijn dan die van een cultuurgewas. Als gevolg daarvan kan eerder dan bij een cultuurgewas ontsnapping van de waard aan infectie door het pathogeen optreden.

6.2.2 Effect van aantasting op concurrentievermogen en reproduktie van onkruiden

De gevolgen van aantasting voor de plant en de populatie, gegeven het aantastingsniveau (frekwentie en intensiteit), worden bepaald door de virulentie van

het pathogeen en gevoeligheid/tolerantie van planten. Één stengellesie kan reeds letaal zijn, zoals b.v. van de schimmel *Colletotrichum gloeosporioides* f.sp. *aeschynomene* op het onkruid *Aeschynomene virginica* (Daniel et al., 1973), terwijl b.v. sommige meeldauwschimmels een hoog aantastingsniveau kunnen bereiken zonder dat verlies aan groeikracht van de waardplant optreedt. Er is zelden een lineair verband tussen aantastingsniveau en (verlies aan) groeikracht van de plant.
Bij het CABO en de Vakgroep Theoretische Produktie-ecologie is een verklarend model ontwikkeld waarmee de concurrentie tussen éénjarige onkruiden en cultuurgewassen kan worden gesimuleerd. Huidig onderzoek is erop gericht om effecten van bestrijdingsmiddelen in het model te verdisconteren. Wij willen dit ook met biologische bestrijdingsmiddelen gaan doen. In eerste instantie is dit modelmatige onderzoek bedoeld als hulpmiddel om inzicht te krijgen in hoe processen, die van invloed zijn op groei en concurrentiekracht, als gevolg van de aantasting veranderen. Voor overblijvende onkruiden is een populatiedynamisch model, zoals bijvoorbeeld ontwikkeld voor knolcyperus (van Groenendael & Habekotté, 1988), waarschijnlijk beter te gebruiken.

6.3 Concretisering van het onderzoeksdoel

6.3.1 Bestrijding van Amerikaanse vogelkers met *Chondrostereum purpureum*

Amerikaanse vogelkers is afkomstig uit Noord-Amerika en is om diverse redenen vooral in de eerste helft van deze eeuw in Nederland en andere Europese landen ingevoerd. Hij heeft zich van nature zo sterk uitgebreid, dat hij in sommige situaties een plaag is geworden. Indien bestrijding noodzakelijk geacht wordt, wordt pleksgewijze uitroeiing nagestreefd.
Op Amerikaanse vogelkers in Nederland komen meerdere inheemse ziekten voor; geen enkele is soortspecifiek. *Chondrostereum purpureum* werd geselecteerd, omdat de door hem veroorzaakte loodglansziekte vaak tot sterfte leidt van aangetaste, vatbare bomen. Uit de literatuur was bekend, dat natuurlijke infectie door *C. purpureum* kan optreden als basidiosporen verse houtwonden bereiken. Na infectie breidt de schimmel zich systemisch uit in het hout. Bovendien was bekend, dat de kans op infectie groter is na inoculatie met mycelium dan na inoculatie met basidiosporen.
Van nature hebben we loodglans in zeer lage frequentie op Amerikaanse vogelkers aangetroffen en dan alleen op eerder afgezette struiken. Na afzetten in de herfst in de directe omgeving van basidiocarpen van *C. purpureum* werd maximaal 10 % ziek. Na inoculatie van Amerikaanse vogelkers met mycelium van *C. purpureum* op wonden werd gemiddeld 90 % ziek en stierf uiteindelijk af (Scheepens & Hoogerbrugge, 1988, 1990). Voor dikke bomen of struiken (doorsnede 5 cm) is het belangrijk dat het mycelium over de gehele stamdiameter wordt verdeeld, omdat de schimmel maar heel langzaam in radiale richting van het hout groeit. Door behandeling van stobben van alle aanwezige bomen of struiken in

een bosperceel kan de beheersdoelstelling worden bereikt. De schimmel is inmiddels aangemeld voor toelating als bestrijdingsmiddel door de Firma Koppert.
Over de epidemiologie van *C. purpureum* was kwalitatief veel bekend voordat wij ons onderzoek begonnen. Deze voorkennis was mede richtingbepalend voor het onderzoek naar de bestrijdingswijze. Inzicht in kwantitatieve aspecten van de epidemiologie was in dit geval nauwelijks nodig om de effectiviteit van de schimmel als bestrijdingsmiddel te verhogen. Dit inzicht bleek wel nodig om de kans op verspreiding naar en infectie van niet-doelplanten (fruitbomen) te kunnen schatten (de Jong, 1988; de Jong et al., 1990).

6.3.2 Bestrijding van akkerdistel met *Puccinia punctiformis*

Akkerdistel is een overblijvende plantesoort, die zich via zaadverspreiding op nieuwe groeiplaatsen kan vestigen. Vanuit het vaak wijdvertakte wortelstelsel worden dan snel en veel secundaire scheuten gevormd (vegetatieve uitbreiding). Om concurrentieschade en zaadverspreiding te voorkomen wordt akkerdistel bestreden. Het onderzoek is in de eerste instantie gericht op vervanging van chemische bestrijding van akkerdistel in grasland.
Distelplanten worden van nature aangetast door de roestschimmel *Puccinia punctiformis*. De aantasting kan lokaal of systemisch zijn. Systemisch geïnfecteerde scheuten sterven meestal snel af en komen zeer zelden tot bloei. Lokale infectie heeft weinig effect op de groei van de plant. Het percentage systemisch geïnfecteerde scheuten is met name op landbouwgronden laag (maximaal 5 %). Doel van het onderzoek is om het aantal systemisch geïnfecteerde scheuten zodanig te vergroten dat beheersing van akkerdistel mogelijk is. Systemische infectie komt tot stand door infectie van knoppen op de wortels door teliosporen (van den Ende et al., 1987).
De belangrijkste onderzoekselementen zijn:

1 produktie en verspreiding van teliosporen in ruimte en tijd in het veld (natuurlijke infectiedruk); sporenproduktie in fytotron en toediening van het bioherbicide in het veld (toegevoegde infectiedruk);
2 kans waarmee sporen wortelknoppen bereiken (inspoeling teliosporen);
3 ontwikkeling van wortelknoppen en sporenkieming in relatie tot de temperatuur;
4 toetsing of resistentie tegen systemische infectie optreedt in akkerdistelpopulaties;
5 effecten van natuurlijke infectiedruk en toegevoegde infectiedruk (bioherbicide) op het aantal systemisch geïnfecteerde scheuten in distelpopulaties;
6 Inbouwen van effecten van aantasting op distelpopulaties in een groei- en concurrentiemodel. Met de verzamelde gegevens zal een aanzet worden gegeven tot het opstellen van een model voor akkerdistel in grasland.

6.3.3 Bestrijding van melganzevoet met *Ascochyta caulina*

Melganzevoet is vaak een dominante soort in akkerbouw en vollegrondsgroenteteelt. Op dit moment vormt hij vooral een probleem in maïs, omdat zich daar populaties hebben vermeerderd die resistent zijn tegen atrazin. Resistente planten hebben ook een verminderde gevoeligheid tegen andere herbiciden, die o.a. in de teelt van biet worden gebruikt.
Aan bestrijding van melganzevoet met de schimmel *Ascochyta caulina* is eerder op het CABO (Haverbeke, 1980) en in de BRD (Eggers & Thun, 1988) aandacht besteed. *A. caulina* is een facultatieve parasiet van *Chenopodium*- en *Atriplex*-soorten; de verwante cultuurgewassen spinazie en biet zijn onvatbaar. De schimmel kan zowel bladeren als stengels van melganzevoet aantasten. Van nature treedt de ziekte pas laat in het seizoen op en is in omvang meestal zeer beperkt. Na inoculatie en onder gunstige omstandigheden zijn jonge planten (tot het 8-bladstadium) zeer kwetsbaar: zij sterven dan meestal binnen een week af als gevolg van blad- en stengelnecrose.
Uitgangshypothese is, dat het beheersdoel bereikt kan worden door éénmalige toepassing van schimmelsporen kort voor het begin van de concurrentiegevoelige periode van het gewas (biet of maïs). Om het aantastingsniveau van planten bij een kunstmatig verhoogde infectiedruk te kunnen voorspellen zijn relevante factoren van onderzoek sporendichtheid, kans op infectie in relatie tot omgevingsfactoren (temperatuur en lengte van de dauwperiode) en plantstadium.
Effecten van aantasting op planten worden vastgesteld door meting van die planteigenschappen die in het concurrentiemodel ingevoerd dienen te worden. De effecten zullen afhankelijk zijn van het plantstadium (verschillen in gevoeligheid van stadia) en welke plantedelen zijn aangetast (bladeren en/of stengels). Verondersteld wordt, dat aantasting van planten die op het moment van toediening aanwezig zijn voldoende zal zijn om het onkruid te beheersen. Om deze hypothese te toetsen zal de aantasting van planten die na toediening van het biologisch bestrijdingsmiddel opkomen, en daarmee de bijdrage van secundaire verspreiding aan het uiteindelijke effect, afzonderlijk worden geschat.

6.4 Conclusie

De toepassing van inheemse pathogene schimmels als biologisch onkruidbestrijdingsmiddel past goed in het kader van geïntegreerde gewasbescherming. De deugdelijkheid van dit concept van biologische onkruidbestrijding is bewezen, zoals wordt gedemonstreerd door de reeds commercieel toegepaste middelen en de middelen die binnenkort op de markt komen.
Het tot nu toe verrichte onderzoek is te weinig generaliseerbaar om het perspectief voor biologische onkruidbeheersing op korte termijn aan te geven. Hiertoe is vooral meer inzicht nodig in de verspreiding van onkruidpathogenen in ruimte en tijd en aan de effecten van aantasting op planten en populaties.
Het huidige en toekomstige CABO-onderzoek is gericht op generaliseerbare principes. Dit onderzoek sluit aan op fundamenteel onderzoek aan de epidemio-

logie van plantpathogene schimmels en onderzoek aan de concurrentie tussen onkruiden en cultuurgewassen. Initiatieven om de onderzoeksresultaten te gebruiken voor de ontwikkeling van biologische bestrijdingsmiddelen worden vooral van het bedrijfsleven verwacht.

6.5 Literatuur

Daniel, J.T., G.E. Templeton, R.J. Smith Jr & W.T. Fox, 1973. Biological control of Northern jointvetch in rice with an endemic fungal disease. Weed Science 21, 303-307.

Ende, G. van den, J. Frantzen & T. Timmers, 1987. Teleutospores as origin of systemic infection of *Cirsium arvense* by *Puccinia punctiformis*. Neth. J. Plant. Pathol. 93, 233-239.

Eggers, Th. & K. Thun, 1988. Biologische Bekämpfung von *Chenopodium album* mit *Ascochyta caulina*? Z. Pflkrankh. PflSchutz, Sonderh. XI, 225-237.

Groenendael, J.M. van & B. Habekotté, 1988. *Cyperus esculentus* L. - biology, population dynamics, and possibilities to control this neophyte. Z. Pflkrankh. PflSchutz, Sonderh. XI, 61-69.

Hasan, S., 1986. Industrial potential of plant pathogens as biocontrol agents of weeds. Symbiosis 2, 151-163.

Haverbeke, T. 1980. Bestrijding van melganzevoet (*Chenopodium album*) met pathogene schimmels onder natuurlijke omstandigheden. Studentenverslag, CABO Wageningen.

Jong, M.D. de, 1988. Risico voor fruitbomen en inheemse bomen na bestrijding van Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*) met loodglansschimmel (*Chondrostereum purpureum*). Thesis, Agricultural University, Wageningen, 138 pp. Appendix: Computer programs for spore dispersal of *Chondrostereum purpureum* within and outside a larch forest, 37 pp.

Jong, M.D. de, P.C. Scheepens & J.C. Zadoks, 1990. Risk analysis for biological control: A Dutch case study in biocontrol of *Prunus serotina* by the fungus *Chondrostereum purpureum*. Plant Disease 74: 189-194.

Scheepens, P.C. 1987. Joint action of *Cochliobolus lunatus* and atrazine on *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv.. Weed Research 27, 43-47.

Scheepens, P.C. & A. Hoogerbrugge, 1988. Bestrijding van Amerikaanse vogelkers met loodglansschimmel (*Chondrostereum purpureum*). Gewasbescherming 19, 141-147.

Scheepens, P.C. & A. Hoogerbrugge, 1990. Control of *Prunus serotina* in forests with the endemic fungus *Chondrostereum purpureum*. In: E.S. Delfosse (Ed.), Proceedings of the 7th International Symposium on Biological Control of Weeds, Rome, 1988. Ist Sper. Patol. Veg. (MAF), 545-552.

Scheepens, P.C. & J.C.J. van Zon, 1982. Microbial herbicides. In: E. Kurstak. (Ed.), Microbial and Viral Pesticides, Marcel Dekker, New York, 623-641.

Scheepens, P.C.; van der Zweerde, W.; Hoogerkamp, M. (1990). Biologische bestrijding van onkruiden. In: J. Stryckers & M. Hoogerkamp (Eds.), Handboek Onkruidkunde. Pudoc, Wageningen, 87-95.

Schroeder, D. 1984. Biological control of weeds and its prospects in Europe. Compte rendus du 7 ème colloque international sur l'écologie, la biologie et la systématique des mauvaises herbes, Paris 1984. COLUMA/EWRS, 123-130.

Shrum, R.D. 1982. Creating epiphytotics. In: R. Charudattan & H.L. Walker (Eds.), Biological Control of Weeds with Plant Pathogens. John Wiley and Sons, New York, 113-136.

Simmonds, B. & D. Brosten, 1989. Microbial herbicide registrations lag. Agrichemical age, November 1989, 8-9 +18-19.

Templeton, G.E. & D.O. TeBeest, 1979. Biological weed control with mycoherbicides. Annual Review of Phytopathology 17, 301-310.

7 Strategie voor vermindering van herbicidengebruik op basis van een verbeterde toedieningswijze

H. de Ruiter
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO)

Samenvatting

De effectiviteit van een herbicide wordt onder meer beïnvloed door de factoren toedieningstechniek, formulering en weersomstandigheden. Door de morfologie en de fysiologie van onkruidplanten centraal te stellen, wordt nagegaan langs welke wijze van toediening de plant in staat is zoveel mogelijk herbicide naar de plaats van werking te transporteren. Een hoger rendement betekent dat minder actieve stof nodig is per bespuiting.
Nagegaan wordt welke methodieken worden gehanteerd om de invloed van genoemde factoren op de effectiviteit van herbiciden te kunnen onderzoeken. Het geheel wordt geïllustreerd met onderzoeksresultaten.

7.1 Inleiding

In 1970 werd de Britse onderzoeker William Gladstone Tempelman benoemd tot "Officer of the British Empire". Deze eervolle onderscheiding werd hem verleend omdat hij in 1940 ontdekte dat groeiregulatoren kunnen worden gebruikt voor selectieve onkruidbestrijding. Ondanks het feit dat 2,4-D (2,4-dichloorfenoxyazijnzuur) nog steeds veelvuldig wordt toegepast zal een dergelijke onderscheiding nu ruim 20 jaar later niet aan de orde zijn.
Nu verschijnen er publikaties over de vervluchtiging van 2,4-D naar de atmosfeer (Breeze en Van Rensburg, 1988) en over resistentie tegen 2,4-D in onkruid (Mercado et al., 1990), dat mogelijk wordt veroorzaakt door veelvuldige toediening van 2,4-D.
Op dit ogenblik wordt langs verschillende wegen geprobeerd het herbicidengebruik terug te dringen. In dit hoofdstuk zal alleen worden ingegaan op de mogelijkheid om de hoeveelheid benodigde herbicide per behandeling te verlagen. Vermindering van het herbicidengebruik door economische schade-drempels en niet-chemische methoden te hanteren, zullen niet aan de orde komen.
De dosering van een herbicide zoals op het ogenblik geadviseerd door de producenten is afgestemd op het verwerven van een goede naam en marktpositie

voor het produkt. Dit betekent dat aan het produkt de eis wordt gesteld dat het onder uiteenlopende omstandigheden (weer, onkruidpopulatie en grondsoort) een goede werking laat zien. Het gevolg is, dat onder voor het produkt gunstige omstandigheden er vaak sprake is van een dosering, die hoger is dan strikt noodzakelijk. Er blijkt per produkt weinig inzicht te bestaan in de wijze waarop de diverse omstandigheden tijdens toediening het eindresultaat bepalen.
Deze omstandigheden of factoren betreffen: de samenstelling van de onkruidpopulatie (soorten en stadia), de weersomstandigheden, de vochtigheid van de bodem, de grondsoort, toedieningstechniek en formulering. Inzicht in de wijze waarop deze factoren de werking van het herbicide beïnvloeden kan leiden tot optimalisatie van een herbicidebehandeling waardoor minder actieve stof nodig is. In deze bijdrage wordt ingegaan op het onderzoek naar de wetmatigheden in de wijze waarop de effectiviteit van bladherbiciden wordt beïnvloed door weersomstandigheden, toedieningstechniek en formulering.

7.2 Benadering

Het is relatief eenvoudig de factoren te benoemen, die het effect van een herbicide bepalen. Het is echter veel lastiger om de invloed van deze factoren te kwantificeren. Om te voorkomen dat processen als de hechting van spuitdruppels of de absorptie van herbiciden door het blad te geïsoleerd worden bestudeerd is de ontwikkeling van een strategie noodzakelijk. Een mijns inziens bruikbare benadering is om de plant centraal te stellen. Voor doding van de plant moet een zekere hoeveelheid herbicide de "targets" bereiken. Deze hoeveelheid is lastig of niet te kwantificeren. Wel kunnen de twee volgende vragen worden gesteld:
- Door welke processen wordt het effect van een herbicide bepaald;
- Hoe kunnen deze processen worden geoptimaliseerd.

De antwoorden op deze vragen met betrekking tot bladherbiciden staan op schematische wijze aangegeven in Tabel 7.1. Welke werkwijze (strategie) kan worden gehanteerd om de genoemde processen te optimaliseren zal per toedieningsfactor (klimaat, techniek en formulering) worden nagegaan.

7.3 Klimaatsfactoren

Bij de invloed van weersomstandigheden kan onderscheid worden gemaakt tussen de omstandigheden voor, tijdens en na een behandeling. De omstandigheden voor de behandeling (temperatuur, licht, luchtvochtigheid, neerslag en wind) kunnen invloed hebben op de morfologie van de plant, de microstructuur van het bladoppervlak, de dikte van de waslaag op het blad, de waterhuishouding en voor het herbicide relevante metabolische omzettingen. Al deze planteigenschappen kunnen het effect van het herbicide beïnvloeden (Tabel 7.1).
De omstandigheden temperatuur, licht en luchtvochtigheid beïnvloeden het transport via xyleem (houtvaten) en floëem (zeefvaten). Aangenomen wordt, dat

Tabel 7.1 Effect van bladherbiciden

Proces	Factor Plant	Verbetering door
Interceptie	Morfologie	Techniek
Retentie	Bladstructuur	Techniek; formulering
Absorptie	Cuticula; celmembraan; transport	Formulering; weersomstandigheden, tijdstip van toediening
Transport	Sink-source relatie; waterhuishouding	Weersomstandigheden; tijdstip van toediening
Metabolisme	Conjugatie; degradatie activering	Tijdstip van toediening/stadium
Adsorptie	Celwanden; membranen	—

Tabel 7.2 Effect van luchtvochtigheid op de vitaliteit van rhizomen van kweekgras (*Elytrygia repens* (L.) Nevski) na behandeling met 0,8 kg/ha glyfosaat (Coupland en Caseley, 1981).

Relatieve luchtvochtigheid (%)	Vitaliteit (%)			
	Periode tussen bespuiting en rhizoomfragmentatie (h)			
	3	6	12	24
90	41	14	0	0
50	89	81	41	6

luchtvochtigheid ook de opname via het bladoppervlak beïnvloedt. De indroogtijd van druppels zal langer zijn bij een hoge luchtvochtigheid, waardoor in water oplosbare herbiciden gedurende een langere periode kunnen worden opgenomen. Tevens wordt aangenomen dat bij een hoge luchtvochtigheid de cuticula zich als een spons volzuigt met water en daardoor meer permeabel wordt voor in water oplosbare herbiciden. Illustratief is een experiment met kweekgras (Tabel 7.2) waarbij direct na toediening van glyfosaat de planten bij een lage of een hoge luchtvochtigheid werden geplaatst (Coupland en Caseley, 1981). Op verschillende tijdstippen na toediening werden de ondergrondse stengels (rhizomen) in stukken geknipt en werd vervolgens de vitaliteit van de knopen gemeten. De resultaten lieten zien dat de luchtvochtigheid gedurende de eerste 24 uur na de behandeling een grote invloed heeft op de effectiviteit van glyfosaat.
De omstandigheden gedurende een langere periode na de behandeling kunnen ook invloed hebben op het effect van een herbicide.
Voor het systemisch herbicide glyfosaat dat doorgaans via het floëem wordt getransporteerd, is bij sparreboompjes aangetoond dat de toxiciteit van het herbicide afnam als de temperatuur na de behandeling gedurende minimaal 2 tot 3 dagen laag (12 °C) was (Lund-Høie, 1983).
Er zijn voldoende aanwijzingen om te veronderstellen dat het tijdstip van toediening gedurende het jaar of op de dag van toediening, de effectiviteit van

herbiciden sterk kan beïnvloeden. Tot op heden is de beschikbare informatie beperkt, vaak niet bruikbaar voor een praktisch advies en sterk produkt-specifiek van karakter.
Het inzicht in de wijze waarop eigenschappen van het herbicide zoals wateroplosbaarheid en mobiliteit (contact/systemisch; xyleem-/floëemtransport) de relatie tussen weersomstandigheden en effectiviteit beïnvloeden is matig ontwikkeld.
Voor ontwikkeling van dit inzicht is onderzoek nodig naar de invloed van weersomstandigheden op de floëembelading, het floëemtransport en de permeabiliteit van de cuticula.
Dat deze benadering perspectief biedt wordt ondersteund door een publikatie van Kudsk (Kudsk et al., 1990). In deze publikatie wordt vermeld dat onderzoek naar de invloed van relatieve luchtvochtigheid op de effectiviteit van een aantal qua chemische structuur niet verwante herbiciden tot de conclusie leidt dat verhoging van de luchtvochtigheid de effectiviteit van relatief polaire actieve stoffen vergrootte.
Bij onderzoek naar de invloed van weersomstandigheden kunnen drie benaderingen worden onderscheiden:

Meting invloed omstandigheden in de veldsituatie en variatie van toedieningstijdstip.
Men kan zich vrij snel een idee vormen over de meest wenselijke combinatie van omstandigheden zonder de invloed van de afzonderlijke factoren te begrijpen. Bij toediening van hoge doseringen zal de invloed van de omstandigheden en de invloed van het toedieningstijdstip niet meetbaar zijn. Daarom is het noodzakelijk meerdere doseringen toe te dienen.

Meting invloed weersomstandigheden in een klimaatkamer.
Deze benadering verschaft inzicht in de invloed per factor. Bij extrapolatie van de resultaten naar de veldsituatie doen zich echter problemen voor; de planten in klimaatkamer kunnen in hun respons op een herbicide aanzienlijk verschillen van planten, die buiten zijn opgegroeid. Een tweede probleem is dat men buiten altijd heeft te maken met een gelijktijdige verandering van meerdere omstandigheden. Om deze reden zijn Deense onderzoekers ertoe overgegaan om dergelijke veranderingen in de klimaatkamer na te bootsen met behulp van een computerprogramma (Kudsk, 1989).

Absorptie- en translocatie-experimenten met radioactief gemerkte herbiciden.
Deze benadering verschaft veel inzicht in de invloed van de afzonderlijke weersomstandigheden. De experimenten worden veelal uitgevoerd met behulp van klimaatkamers; enkele druppels van een herbicide-oplossing worden op een gemarkeerde plaats op een blad opgebracht en op verschillende tijdstippen worden planten geoogst voor meting van de radio-activiteit. Op deze wijze kan worden aangetoond (Tabel 7.3.) dat de relatieve vochtigheid een grote invloed heeft op de translocatie van glyfosaat en dat de temperatuur (22 of 32 °C) van minder belang is (Jordan, 1977).
Bij deze studie bleken de toxische effecten na bespuiting overeen te stemmen met

Tabel 7.3 Absorptie en transport van 0,15 µCi ^{14}C-glyfosaat in *Cynodon dactylon* (L) Pers. na 48 uur bij 22 of 32 °C en 40 of 100% relatieve luchtvochtigheid (Jordan, 1977).

Temperatuur °C	Relatieve lucht-vochtigheid (%)	Percentage van toegediende radio-activiteit		
		Op het blad-oppervlak (%)	In behandeld blad (%)	Getransporteerd[a]
22	40	90,8	0,4	8,8
	100	39,8	2,1	58,1
32	40	84,7	1,3	14,0
	100	29,4	8,7	61,9

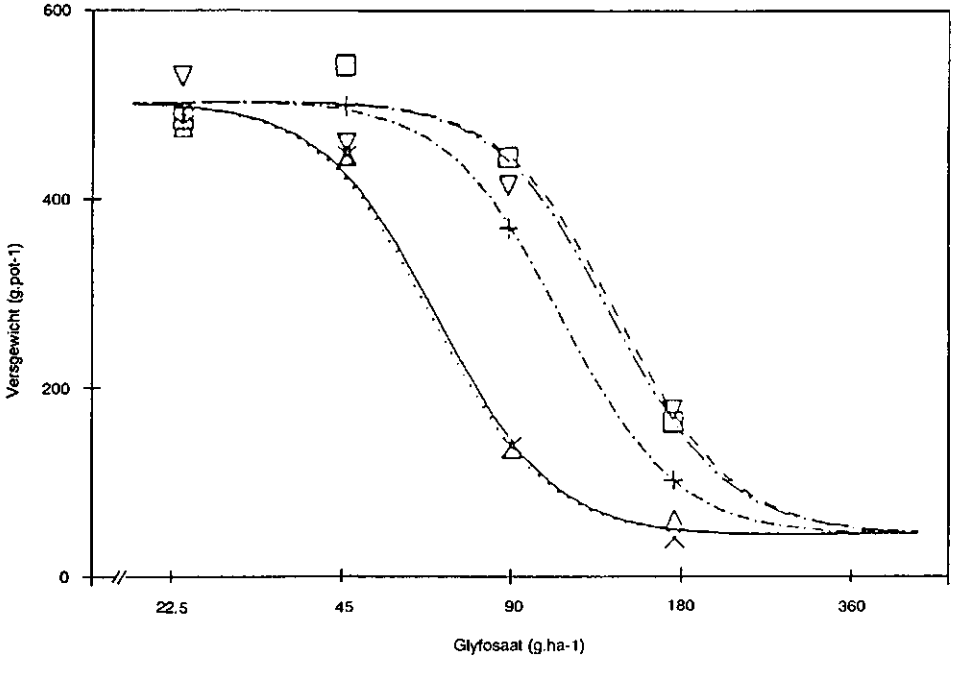
[a] getransporteerd = 100% − (oppervlak (%) + behandeld blad (%)).

de transport-experimenten. Dit hoeft niet altijd zo te zijn doordat bij bespuiting de druppelgrootte en de bevochtiging van de plant doorgaans anders zijn dan bij transport-experimenten met behulp van radioactief gemerkte herbiciden.
Welke van de drie bovengenoemde benaderingen moet worden gekozen hangt af van de vraag, die men zich stelt. Voor een snelle optimalisering per produkt lijkt de veldbenadering en het gebruik van gesimuleerde weersomstandigheden in de klimaatkamer het meest geschikt. Voor het vinden van algemene principes, die de optimalisatie per produkt kunnen vereenvoudigen en versnellen lijkt verklarend onderzoek de beste benadering.

7.4 Toedieningstechniek

De toedieningswijze van herbiciden beïnvloedt de effectiviteit. Bij bespuiting van planten kunnen de volgende factoren worden gevarieerd: de hoeveelheid water per hectare, de druppelgrootte (doptype en luchtdruk) en de snelheid waarmee druppels de dop verlaten (luchtdruk en luchtondersteuning).
Deze factoren beïnvloeden de interceptie van druppels door het blad, de hechting of retentie van druppels op het blad en de absorptie van herbiciden via het bladoppervlak. Als door verandering van watervolume of druppelgrootte de dichtheid van de druppels (aantal druppels per volume-eenheid lucht) verandert zal dat invloed hebben op het aantal druppels dat in contact komt met de plant (interceptie). Verandering van druppelgrootte heeft invloed op de retentie; bij kleinere druppels zal er meer water verdampen en waaien er meer druppels weg (drift). Grote druppels kaatsen vaak af van het bladoppervlak ten gevolge van een hoge bewegingsenergie.
In Nederland wordt bij toediening van herbiciden doorgaans met een druppelgrootte van 200 tot 300 µm gewerkt. Verhoging van de luchtdruk of het gebruik van luchtondersteuning verhoogt de snelheid van de druppels. Dit kan leiden tot

terugkaatsing van het bladoppervlak maar ook tot een betere bevochtiging doordat de druppels verder doordringen. Verandering van toedieningswijze kan ook de absorptie van het herbicide verhogen als plaatsen van de plant worden bevochtigd die meer toegankelijk zijn voor het herbicide.
Voor optimalisering van het effect en om te komen tot besparing van arbeidstijd wordt geëxperimenteerd met kleinere watervolumes (bijvoorbeeld 40 l/ha in plaats van 400 l/ha). Dit heeft meerdere gevolgen: een kleinere druppelgrootte is nodig om de bedekking op peil te houden, hetgeen tot meer drift kan leiden. Om deze drift te verminderen lijkt luchtondersteuning een goede oplossing te bieden. Een kleinere druppel zal bij een lage luchtvochtigheid relatief snel zijn uitgedroogd, wat nadelig is voor de opname van een in water oplosbaar herbicide als glyfosaat. Door gebruik van minder water zal de concentratie van actieve stof en de concentratie van de formuleringscomponenten in de druppel flink kunnen toenemen, wat de absorptie kan beïnvloeden. Bij vermindering van het watervolume neemt de toxiciteit van glyfosaat voor gerstplanten sterk toe (Figuur 7.1).
De methodologie bij onderzoek naar de invloed van toedieningstechniek op de effectiviteit van herbiciden kent dezelfde benaderingen als beschreven bij kli-



Figuur 7.1 Berekende dosis-respons curves en waargenomen effecten na glyfosaat-toediening aan gerst bij watervolumes van 100 l/ha (△) met behulp van een Hardi 4110-10 dop; 100 l/ha (x) met behulp van een Hardi 4110-14 dop; 200 l/ha (+) met behulp van een Hardi 4110-14 dop; 400 l/ha (▽) met behulp van een Hardi 4110-14 dop en 400 l/ha (□) met behulp van een Hardi 4110-20 dop (Kudsk, 1988).

maatsomstandigheden. Bij meting van effectiviteit zullen verschillen alleen zichtbaar kunnen worden gemaakt als meerdere doseringen worden toegediend.
Onderzoek naar de wijze waarop de genoemde factoren invloed uitoefenen op de interceptie, retentie en de opname is nauwelijks uitgevoerd zodat men op dit terrein weinig wetmatigheden kent.

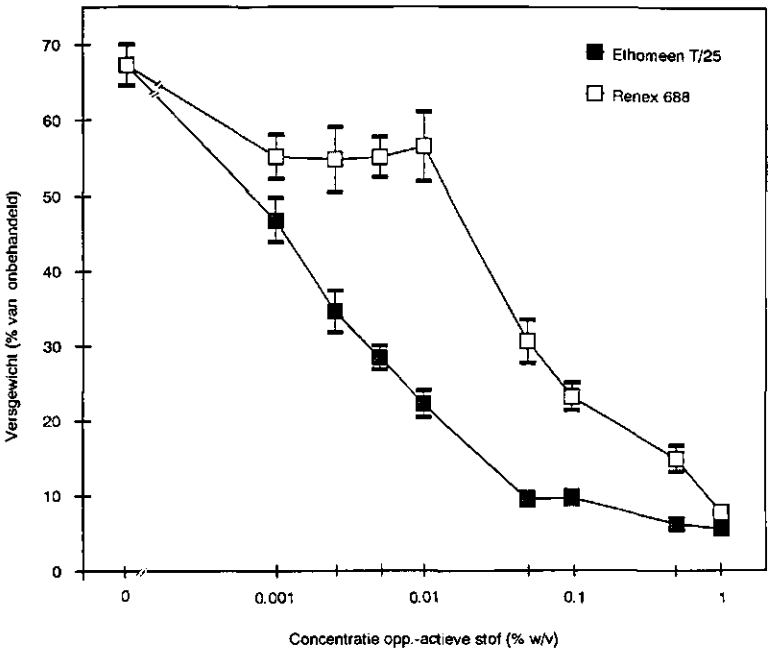
7.5 Formuleringen en hulpstoffen

7.5.1 Achtergrond

De producenten van bestrijdingsmiddelen zorgen ervoor, dat de werkzame stoffen in de vorm van gebruiksklare produkten op de markt verschijnen. Bij dit gebruiksklaar maken, formuleren genaamd, worden uiteenlopende bestanddelen aan de werkzame stoffen toegevoegd. Bij de formulering van herbiciden en andere biociden wordt tot op heden de aandacht vooral gericht op de chemische en de fysische stabiliteit van het geconcentreerde produkt en op een homogene stabiele verdeling in de spuitvloeistof. De toegevoegde stoffen kunnen echter ook een grote invloed hebben op de effectiviteit van een herbicide. Enkele tientallen jaren geleden toonden onderzoekers reeds aan, dat door toevoeging van zogenaamde hulpstoffen als oppervlakte-actieve stoffen, minerale olie, plantaardige olie en zouten de effectiviteit van een produkt kan worden verhoogd. De term hulpstoffen behoeft in dit verband meer uitleg; het gaat meestal om stoffen die reeds in formuleringen worden gebruikt maar die soms extra aan een reeds geformuleerd produkt worden toegevoegd.
Het onderzoek bij het CABO is erop gericht om bij bladherbiciden na te gaan op welke wijze toegevoegde stoffen het effect van een herbicide op de plant beïnvloeden. De achterliggende gedachte is, dat een beter inzicht kan leiden tot lagere doseringen per hectare.
Een tweede aspect is dat via dit onderzoek duidelijk kan worden gemaakt dat veel relatief milieu-onvriendelijke formuleringscomponenten kunnen worden vervangen door niet-vluchtige en/of beter afbreekbare componenten. Dit laatste aspect wint aan actualiteit; de toevoegingen ("inert ingredients") kunnen 95 % van het produkt uitmaken. Het besef groeit dat veel van deze stoffen niet meer thuishoren in moderne gewasbeschermingsmiddelen.

7.5.2 Invloed toevoegingen op de effectiviteit

Bij veldproeven en effectiviteitsproeven in de kas of klimaatkamer kunnen twee doelstellingen worden onderscheiden:
- Vergelijking van verschillende toegevoegde stoffen met betrekking tot invloed op een herbicide. Het is dan noodzakelijk om meerdere doseringen van het herbicide te gebruiken om de effecten te kunnen zien. Deze proeven worden bij voorkeur met een niet geformuleerd produkt uitgevoerd, zodat men geen



Figuur 7.2 Invloed van de concentratie oppervlakte-actieve stof op de toxiciteit van glyfosaat toegediend aan tarweplanten (De Ruiter et al., 1988).

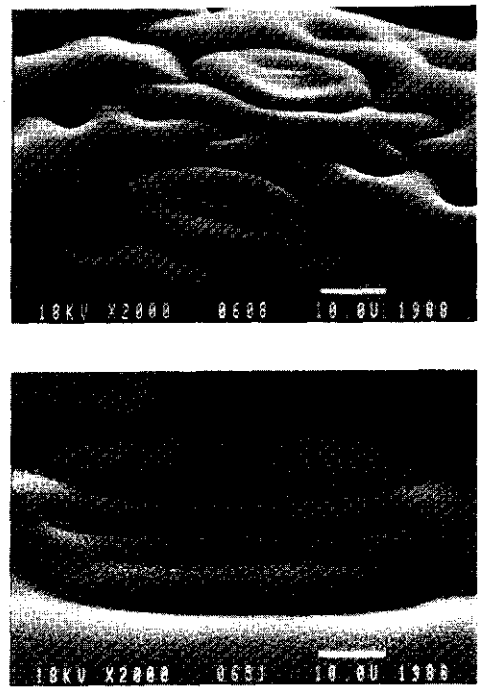
last ondervindt van de al aanwezige formuleringscomponenten.

- Reductie van de dosering van een bestaand geformuleerd produkt. Reductie blijkt vaak te kunnen mits men bij de lagere dosering een toevoeging gebruikt. Bij een viermaal verlaagde dosering zal ook de concentratie van de formuleringscomponenten met een factor vier zijn verlaagd. Extra toevoeging van een component kan dan noodzakelijk zijn om de formulering "op peil" te houden.

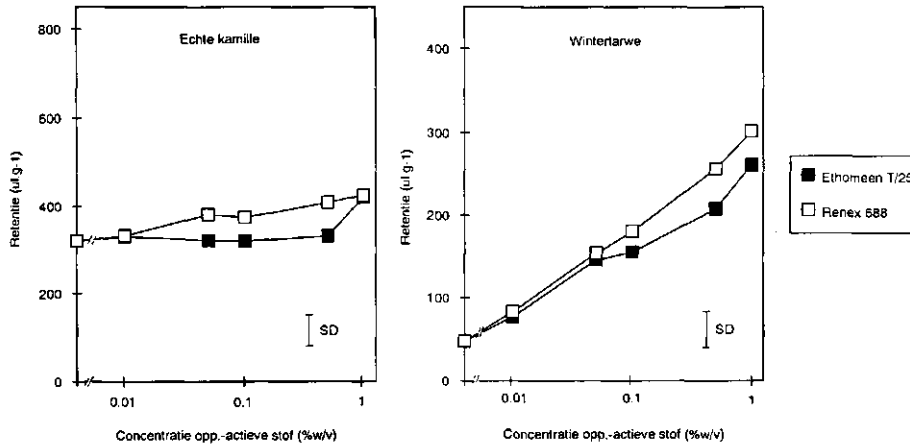
Voor onderzoekers bij overheidsinstellingen kunnen beide benaderingen lastig uitvoerbaar zijn omdat men niet altijd kan beschikken over de actieve stof en de samenstelling van de formulering meestal niet kent.
In zo'n situatie ziet men vaak dat de onderzoeker het produkt als een "black box" beschouwt en het produkt combineert met allerlei toevoegingen. Dat de concentratie van de formuleringscomponent grote invloed heeft op de toxiciteit van glyfosaat wordt geïllusteerd met een experiment uitgevoerd met tarweplanten opgegroeid in een klimaatcel (Figuur 7.2). De effectiviteit van de dosering hangt af van de concentratie oppervlakte-actieve stof. Tevens blijkt, dat het produkt Ethomeen T/25 (geëthoxyleerd talgamine) bij lagere concentraties een grotere invloed uitoefent dan het produkt Renex 688 (nonylfenolpolyglycolether).

7.5.3 Invloed van de formulering op de hechting van druppels

De hechting (retentie) van druppels aan de plant wordt bepaald door de fysische eigenschappen van de druppel (snelheid, massa, oppervlaktespanning bij landing op oppervlak en de contacthoek tussen druppel en bladoppervlak) en de aard van het te bevochtigen oppervlak (beharing, ruwheid, microstructuur, waterafstotend karakter).
Experimenten waarbij de retentie werd gemeten door het toevoegen van een fluorescerende stof aan de spuitvloeistof toonden aan, dat gladde oppervlakken (bijv. zwarte nachtschade, tomaat en kamille) goed zijn te bevochtigen en planten met een kristallijne wasafzetting op het bladoppervlak (erwt, wintertarwe en kweekgras) slecht zijn te bevochtigen (Figuren 7.3 en 7.4). Bij de laatste planten voorkomt het slechte contact met het ruwe oppervlak een goede hechting. Deze planten zijn goed te bevochtigen als een oppervlakte-actieve stof in een relatief hoge concentratie wordt toegevoegd aan de spuitvloeistof (figuur 7.4B). Verder onderzoek (De Ruiter et al., in druk) leidde tot de veronderstelling dat bij moeilijk te bevochtigen planten toevoeging van een relatief grote hoeveelheid oppervlakte-actieve stof nodig is om ervoor te zorgen dat de oppervlaktespanning van de druppel op het moment van botsing voldoende laag is, zodat de druppel blijft liggen.



Figuur 7.3 Microstructuur (2000 x) van echte kamille (boven) en wintertarwe (onder). Het kristallijne oppervlak bij wintertarwe verhindert de hechting van druppels.



Figuur 7.4 Invloed van de concentratie oppervlakte-actieve stof op de retentie van druppels bij echte kamille (A) en wintertarwe (B) (De Ruiter et al., in druk).

Omdat bij de vorming van druppels tijdens het verspuiten het vloeistof-lucht oppervlak sterk wordt vergroot en de tijd voor diffusie van de oppervlakte-actieve stof naar dit grensvlak tijdens de vlucht van de druppel beperkt is, moet relatief veel oppervlakte-actieve stof worden toegevoegd voor verlaging van de oppervlaktespanning.

7.5.4 Invloed van de formulering op de herbicide-opname via het blad

De opname van stoffen vanuit een waterig milieu via het bladoppervlak is een onnatuurlijk proces. De opname wordt bemoeilijkt door de cuticula, die de grenslaag vormt tussen de atmosfeer en de bovengrondse delen van de plant. In het algemeen wordt aan de huidmondjes geen grote rol toegeschreven bij de opname van herbiciden.
De cuticula is qua structuur en chemische samenstelling heterogeen van karakter. Deze heterogeniteit geldt voor verschillende plantesoorten; maar ook binnen een plant zijn veelal verschillen aanwezig tussen jonge en oude bladeren. De mate en de vorm van de wasafzetting op het oppervlak wordt ondermeer bepaald door klimaatsfactoren. De cuticula is door de aanwezigheid van wasachtige stoffen lipofiel van karakter. Dit betekent dat in water oplosbare herbiciden moeilijk vanuit de indrogende druppel naar het plantweefsel kunnen diffunderen. Verondersteld wordt, dat deze herbiciden via de met water gevulde poriën in de cuticula de plant binnendringen, terwijl lipofiele stoffen via wasachtige bestanddelen de plant binnendringen.
De hoeveelheid herbicide, die na een bespuiting wordt opgenomen in de plant wordt niet louter en alleen door de toegankelijkheid van de cuticula bepaald. De

Tabel 7.4 Invloed van de concentratie op de opname van glyfosaat in tarweblad; met en zonder toevoegingen (De Ruiter en Meinen, 1990).

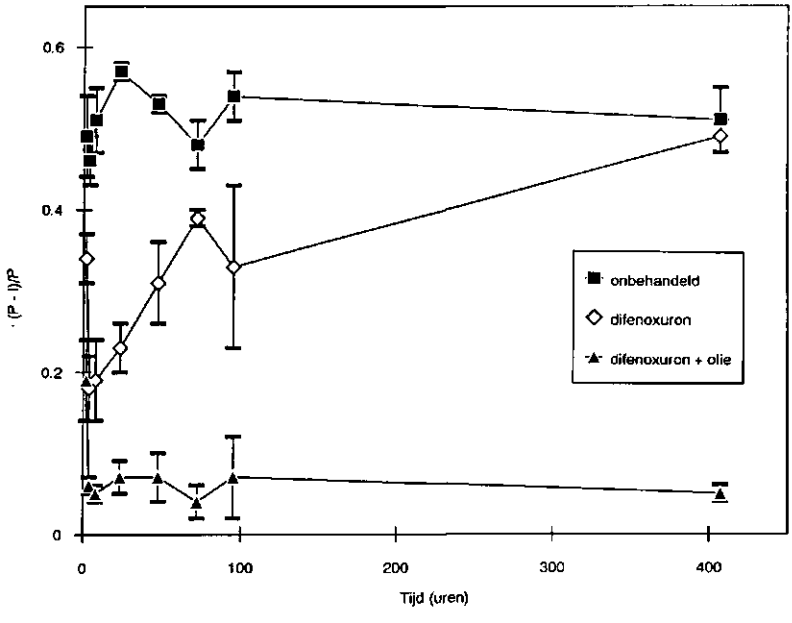
Toevoeging	Absorptie na 24 uur; % van toegediende hoeveelheid		
	Concentratie glyfosaat (mM)		
	0,1	4	32[a])
Geen	20,1	53,1	50,6
Ethomeen C/12[b])	20,1	19,6	58,2
Ethomeen T/25[c])	54,9	61,2	43,0

LSD (0,05) = 12.4%

[a]) 32 mM komt overeen met een toediening van 2,16 kg glyfosaat/ha in 400 l.

[b]) Ethomeen C/12 = geëthoxyleerd kokosamine

[c]) Ethomeen T/25 = geëthoxyleerd talgamine



Figuur 7.5 Invloed van minerale olie (5,7 l/ha) op de remming van de fotosynthese door het herbicide difenoxuron toegediend (0,35 kg/ha in 400 l) aan zwarte nachtschade (Moors, 1990). (P-I)/P is gerelateerd aan de fotosynthese; hoe lager (P-I)/P is, des te groter is de remming van het elektronentransport in de fotosynthese (Habash et al., 1985).

opnamesnelheid van de herbiciden in de sapstromen (xyleem en floëem) en het transport daarin hebben een grote invloed op de steilheid van de concentratiegradiënt tussen de indrogende druppel en het onderliggende weefsel en dientengevolge op de diffusie van het herbicide. Het is algemeen bekend dat met name systemische herbiciden beter werken als het onkruid vitaal is en goed groeit.
De opname van een herbicide is afhankelijk van de concentratie van de actieve stof (Tabel 7.4) en van de aard en de concentratie van de toevoeging. Ter verklaring van de effecten van toevoegingen wordt aan de volgende factoren gedacht: druppelspreiding, indroogtijden van druppels, interacties tussen herbicide en toegevoegde stof, hygroscopiciteit van toegevoegde stoffen en permeabiliteit van de cuticula en de celmembraan. Opname-experimenten worden bijna altijd met 14C-gemerkte herbiciden uitgevoerd. Daarbij worden druppels opgebracht en worden planten op verschillende tijdstippen na de behandeling geoogst. Bij herbiciden die de fotosynthese remmen, doet zich een andere mogelijkheid voor om de opname te volgen. Bij hogere opname zal de fotosynthese meer worden geremd. Deze remming kan indirect worden vastgesteld uit meting van het verloop van de fluorescentie na een donkerperiode. Aanvankelijk zal een deel van de ingestraalde energie vrijkomen via fluorescentie, maar als binnen 1 à 2 seconden de fotosynthese op gang komt zal de fluorescentie afnemen. Als de fotosynthese geremd is zal de fluorescentie niet of veel minder afnemen dan in de ongeremde situatie. Door deze te meten na bespuiting van een plant kan remming van de fotosynthese op een niet-destructieve wijze in de tijd worden gevolgd.

Bij zwarte nachtschade is op deze wijze vastgesteld (Moors, 1990) dat toevoeging van minerale olie aan het middel difenoxuron kan leiden tot een snellere en meer langdurige remming van de fotosynthese (Figuur 7.5). Aangezien de olie zelf dit effect niet veroorzaakt wordt dit effect zeer waarschijnlijk veroorzaakt door een betere opname van difenoxuron.
Deze methode biedt de mogelijkheid om op eenvoudige wijze in korte tijd de effecten van verschillende toevoegingen te vergelijken.

7.5.5 De invloed van de formulering op de het transport van herbiciden

Formuleringscomponenten kunnen zelf ook het blad binnendringen en schade aan het weefsel toebrengen. Doorgaans blijft deze schade beperkt tot het ontstaan van necrotische schade op de plaatsen waar druppels op het blad zijn terechtgekomen.
Er zijn aanwijzingen dat toevoeging van fytotoxische oppervlakte-actieve stoffen aan glyfosaat weliswaar de opname verhoogt doch het verdere transport remt. Om dit te voorkomen is het noodzakelijk te weten of en in welke mate de fytotoxische toevoeging noodzakelijk is.
Een van de methodes om de fytotoxiciteit van toegevoegde stoffen te kwantificeren is meting van verhoogde ethyleenproduktie ten gevolg van de beschadiging.

7.6 Conclusies

Het verspuiten van agrochemicaliën heeft na de Tweede Wereldoorlog een grote vlucht genomen. Nu bijna 50 jaar later blijkt dat het de vraag is of per toegediende dosering van een herbicide wel een optimaal rendement wordt behaald. In de huidige tijd wordt de noodzaak gevoeld om door ontwikkeling van verbeterde formuleringen, verbeterde toedieningstechnieken en door rekening te houden met de weersomstandigheden het rendement sterk te verbeteren waardoor minder actieve stof nodig is.
Deze bijdrage heeft er hopelijk toe geleid dat men zich bewust is welke mogelijkheden er zijn. Het onderzoek uitgevoerd door het CABO kan niet leiden tot pasklare oplossingen voor alle herbiciden die in Nederland worden gebruikt. Wel kan gestreefd worden naar het vinden van wetmatigheden die door onderzoekers werkzaam bij de industrie, de proefstations en de regionale onderzoekscentra kunnen worden toegepast.

7.7 Literatuur

Breeze, V.G. en E. van Rensburg, 1988. Herbicide vapour as an environmental pollutant. Aspects of Applied Biology 17, 339-350.

Coupland, D. en J.C. Caseley, 1981. Environmental influences on the effects of glyphosate on *Agropyron repens*. Proceedings of the AAB Conference. Grass Weeds in Cereals in the United Kingdom, p. 109-114.

De Ruiter, H., A.J.M. Uffing, E. Meinen en A. Prins. Influence of surfactants and plant species on leaf retention of spray solutions. Weed Science, in druk.

De Ruiter, H., M.A.M. Verbeek en A.J.M. Uffing, 1988. Mode of action of a nonionic and a cationic surfactant in relation to glyphosate, in Pesticide Formulations, Innovations and Developments. B. Cross en H.B. Scher eds., American Chemical Symposium Series 371: 44-54.

De Ruiter, H. en E. Meinen, 1990. Relation between the concentration of glyphosate and its foliar absorption. Seventh International Congress of Pesticide Chemistry (IUPAC), Abstract nr. 5A-28.

Habash, D., M.P. Percival en N.R. Baker, 1985. Rapid chlorophyll fluorescence technique for the study of penetration of photosynthetically active herbicides into leaf tissue. Weed Research 25: 389-395.

Jordan, T.N., 1977. Effect of temperature and relative humidity on the toxicity of glyphosate to Bermudagrass (*Cynodon dactylon*). Weed Science 25: 448-451.

Kudsk, P., 1988. The influence of volume rates on the activity of glyphosate and difenzoquat assessed by a parallel-line assay technique. Pesticide Science 24: 21-29.

Kudsk, P., 1989. Experiences with reduced herbicide doses in Denmark and the development of the concept of factor-adjusted doses. Brighton Crop Protection Conference 6A-1: 545-554.

Kudsk, P., T. Olsen en K.E. Thonke, 1990. The influence of temperature, humidity and simulated rain on the performance of thiameturon-methyl. Weed Research 30: 261-269.

Lund-Høie, K., 1983. The influence of temperature on the phytotoxic effect of glyphosate on Norway spruce (*Picea abies* L.), Crop Protection 2(4): 409-416.

Mercado, B.L., S.K. de Datta, T.R. Migo en A.M. Baltazar, 1990. Growth behaviour and leaf morphology of Phillipine strains of *Sphenolcea zeylandica* showing differential response to 2,4-D. Weed Research 30: 245-250.

Moors, J., 1990. De invloed van minerale olie op de effectiviteit van het herbicide difenoxuron bij toediening aan de ui (*Allium cepa*), Stageverslag Larenstein, CABO, Wageningen.

De auteurs

Drs. P.A.M.J. Frantzen

P.A.M.J. Frantzen (1960); Eindexamen Gymnasium "Rolduc", Kerkrade in 1978; Doctoraal examen Biologie, KU Nijmegen in 1984; Vervangende dienstplicht bij de Wetenschapswinkel, VU Amsterdam 1984/1985; Extra bijvak Fytopathologie, LU Wageningen in 1986; Sinds 1987 in Z-formatie CABO, werkzaam aan beheersing van akkerdistel met de roestschimmel Puccinia punctiformis.

Dr. M.J. Kropff

Martin Kropff (33) studeerde biologie, met als hoofdvak oecofysiologie, aan de Rijksuniversiteit Utrecht. Hij behaalde zijn doctoraalexamen in 1984 en aansluitend kwam hij in dienst van de Landbouwuniversiteit Wageningen bij de Vakgroep Luchthygiëne en -verontreiniging, gestationeerd op het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek. Sinds 1985 is hij werkzaam als universitair docent bij de vakgroep Theoretische Productie-ecologie. In 1989 promoveerde hij op een proefschrift getiteld 'Quantification of SO_2 effects on physiological processes, plant growth and crop production'. Zijn onderzoek richt zich op het kwantificeren van de invloed van luchtverontreiniging op gewassen, bossen en vegetaties, en op het verkrijgen van kwantitatief inzicht in gewas/onkruid-interacties teneinde nieuwe strategieën voor onkruidbeheersing te ontwikkelen. Per 1 November 1990 is hij in dienst getreden bij het CABO. Hij zal vanuit de Filipijnen al coördinator gaan werken binnen een samenwerkingsproject van CABO/TPE en het IRRI op het gebied van de systeemanalyse in de rijstproduktie (SARP).

Dr. L.A.P. Lotz

Bert Lotz (32) studeerde biologie, met als hoofdvak plantenoecologie, aan de Rijksuniversiteit Groningen. Hij behaalde zijn doctoraalexamen in 1984 en begon aansluitend een promotieonderzoek bij het Instituut voor Oecologisch Onderzoek. Dit onderzoek naar fenotypische plasticiteit en genetische differentiatie in kenmerken van de levenscyclus van de Grote Weegbree is beschreven in het proefschrift 'Variation in life-history characteristics between and within populations of Plantago major L.' Sinds 1987 is hij in dienst bij het CABO en onderzoekt hij interacties tussen gewassen en onkruiden. Doel van dit onderzoek

is om op grond van nieuw inzicht in oecologische en fysiologische processen met betrekking tot concurrentie en populatiedynamica van onkruiden bouwstenen aan te dragen voor de ontwikkeling van strategieën van onkruidbestrijding in geïntegreerde landbouw.

Ir W.A.H. Rossing

Walter Rossing (32) studeerde Planteziektenkunde aan de Landbouwuniversiteit Wageningen. Van 1984 tot 1986 werkte hij als promotieassistent bij de vakgroep Theoretische Produktie-ecologie van de LUW aan schade door bladluizen in wintertarwe. In dit kader werd een simulatiemodel ontwikkeld en werd bijgedragen aan het adviessysteem EPIPRE. Na een tijdelijke aanstelling als toegevoegd docent bij de vakgroep Fytopathologie, werkt hij sinds 1988 als universitair docent bij de vakgroep Theoretische Produktie-ecologie waar hij zich bezighoudt met onderzoek naar optimalisatie van geleide bestrijding van ziekten en plagen in wintertarwe. Hierbij wordt gebruik gemaakt van simulatie, optimaliseringstechnieken en risicoprogrammering.

Dr.ir. H. de Ruiter

Hans de Ruiter (36) studeerde in 1978 af aan de Landbouwuniversiteit in Wageningen in de Moleculaire Wetenschappen met als hoofdvakken biochemie en biochemische genetica. Na vervulling van de militaire dienstplicht werd een promotieonderzoek uitgevoerd bij de vakgroep Algemene Plantkunde van de Rijksuniversiteit Utrecht. In 1984 verscheen het proefschrift "Studies on the arginine metabolism of developing and germinating pea seeds".
In 1985 werd bij als onderzoeker aangesteld bij het Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO) in Wageningen. Het aandachtsgebied betreft de invloed van de formulering, de toedieningstechniek en de klimaatsomstandigheden op de effectiviteit van herbiciden.

Ir. J. Schans

Ir. Jan Schans (32) studeerde Planteziektenkunde aan de LUW. Van 1984 tot 1988 heeft hij onderzoek verricht aan de schade-effecten en populatiedynamiek van aardappelcysteaaltjes, bij de vakgroepen Nematologie en Theoretische Produktie-ecologie. Sinds 1988 is hij in dienst van het CABO, waar hij zich wijdt aan modelmatig onderzoek van bedrijfssystemen voor akkerbouw, ter ondersteuning van de introductie van geïntegreerde akkerbouw in de praktijk.

Dr.ir. P.C. Scheepens

P.C. Scheepens (1946) is als fytopatholoog afgestudeerd (1973) en gepromoveerd (1978) aan de Landbouwhogeschool te Wageningen. De basis voor zijn proefschrift was een onderzoek dat hij gedurende 4 jaar verrichtte aan de Universiteit van Göttingen (West-Duitsland). Sinds 1978 is hij werkzaam bij het Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek te Wageningen, waar hij is belast met onderzoek aan onkruidbeheersing met pathogenen.

Dr.Ir. W. van der Werf

Wopke van der Werf (Hengelo, 1959) studeerde planteziektenkunde aan de Landbouwuniversiteit, Wageningen, met de afstudeervakken entomologie, fytopathologie, wiskundige statistiek en theoretische teeltkunde. Hij studeerde af in 1983 en trad vervolgens als promotie-assistent in dienst bij de vakgroepen Virologie en Theoretische Teeltkunde (thans Theoretische Produktie-ecologie) van de Landbouwuniversiteit. Hij bewerkte een proefschrift over de epidemiologie en gewasfysiologische effecten van vergelingsvirussen in suikerbieten en verkreeg daarvoor in 1988 de graad van Doctor in de Landbouwwetenschappen. Sindsdien is hij verbonden aan de vakgroep Theoretische Produktie-ecologie en doet onderzoek aan de populatiedynamica van gewasbeschadigers, met name bladluizen en virussen, en bestudeert de wijze waarop en mate waarin groeireductie het gevolg is van aantasting. Hierbij worden kas- en veldproeven gecombineerd met modelonderzoek.