



Diversiteit in de Akkerbouw

**Perspectieven en Mechanismen voor Hogere Opbrengsten en
Minder Kunstmest- en Bestrijdingsmiddelengebruik**

10-07-2009

Door: Aldrik Hinrichs

Supervisor: Dr. R.S. Etienne

*Agriculture represents the single most profound ecological change
in the entire 3.5 billion-year history of life." - Niles Eldredge*

Samenvatting

In de huidige akkerbouw zijn monoculturen met weinig genetische variatie de norm. Dit staat in schril contrast met een ecologische theorie die wijst naar het verband tussen diversiteit en productiviteit. De akkerbouw is echter zeer productief met jaarlijkse hoge opbrengsten. Deze productiviteit wordt mede gerealiseerd door hoge inbreng van kunstmest en bestrijdingsmiddelen, met negatieve gevolgen voor de natuur van dien. De laatste jaren is de akkerbouw explosief gegroeid qua productie en zal deze groei de komende jaren moeten voortzetten. Hoger gebruik van kunstmest en bestrijdingsmiddelen zijn niet wenselijk, net als meer natuur herinrichten als landbouwgrond. Een mogelijkheid ligt in de diversiteit op een akker. Gewassen geteeld in polycultuur kunnen elkaar aanvullen en zo efficiënter gebruik maken van de akker, elkaar faciliteren, wat beperking van ziektes, insecten, onkruid en dus van bestrijdingsmiddelen kan betekenen of efficiënter gebruik maken van de aanwezige nutriënten en zo kunstmest gebruik verminderen.

Inhoudsopgave

Samenvatting.....	2
Inleiding	4
Diversiteit & Productiviteit	5
Simple Sampling Model.....	5
Niche Differentiatie	6
Facilitatie	7
Facilitatie & Competitie.....	8
Diversiteit & Ziektes	8
Diversiteit & Insecten	8
Diversiteit & Onkruid.....	9
Diversiteit & Nutriënten.....	9
Bomen (of Grote Planten in het Algemeen).....	9
Discussie	10
Opbrengst.....	10
Kunstmest.....	11
Bestrijdingsmiddelen.....	11
Conclusie	12
Referenties	13

Inleiding

De wereldgraanproductie is de laatste veertig jaar verdubbeld (*Tilman et al, 2002*), waarbij gezegd moet worden dat de wereldpopulatie in dit zelfde tijdsbestek ook bijna verdubbelde. Deze verdubbeling van de graanproductie werd mogelijk gemaakt door een stroomversnelling aan technologische vooruitgang, de zogenaamde “Groene Revolutie”, die begon na de Tweede Wereldoorlog. In die periode werden voor het eerst kunstmest en verdelgingsmiddelen op grote schaal toegepast, in hoog tempo nieuwe cultivars ontwikkelt, irrigatiesystemen verbeterd en nam het gebruik van aardoppervlak voor de agricultuur toe tot veertig procent (*FAO, 2004*). De kleinschaligheid in de landbouw werd vervangen door uitgestrekte monoculturen, in stand gehouden door een steeds groter wordende inbreng van externe energie in de vorm van kunstmest en bestrijdingsmiddelen.

Deze vooruitgang is echter wel ten koste gegaan van natuurlijke ecosystemen, waarvan sommigen nu niet meer bestaan, bossen werden en worden gekapt, venen gedraineerd, om meer ruimte te bieden aan de agricultuur. Nog wel bestaande ecosystemen worden vervuild met kunstmest en bestrijdingsmiddelen (*Tilman et al, 2002*). Hierdoor wordt niet alleen de gezondheid en stabiliteit van deze natuurlijke ecosystemen aangetast, maar ook de gezondheid van het kunstmatige ecosysteem; het agroecosysteem. Bestrijdingsmiddelen tasten de biodiversiteit aan van agroecosystemen, de ongewenste diversiteit zoals onkruid, vraatzuchtige insecten of pathogenen, maar ook de diversiteit die een positief effect heeft. Zoals de in grond levende bacteriën die een belangrijke rol vervullen in de nutriënten kringloop of mycorrhiza, die gewassen in staat stellen efficiënter gebruik te maken van de beschikbare voedingsstoffen, wat weer leidt tot een hoger gebruik van kunstmest. Dat weer kan leiden tot eutrofiëring van aangrenzende gebieden. Zo tast dit niet alleen de esthetische waarde van het agroecosysteem aan, maar heeft het ook directe consequenties voor de agrariër.

Geschat wordt dat rond het jaar 2050 de wereldbevolking zal zijn gestegen tot meer dan negen miljard (*VN-rapport; The World at Six Billion, 1999*). Dezelfde absolute groei als in laatste veertig jaar. De landbouw zal dan de productie met 33% moeten verhogen om iedereen te blijven voeden. Algemeen is de consensus dat dit mogelijk is (*Waggoner, 1995*), maar hoe kan dit gerealiseerd worden? Drieëndertig procent meer voedsel produceren betekent 33% meer benodigde landbouwgrond, óf bestaande landbouw grond zal nog productiever moeten worden, door hogere inbreng van energie, met alle consequenties voor de natuur van dien.

Wellicht zijn er andere mogelijkheden; een ecologische theorie wijst op het verband tussen biodiversiteit en biomassa productie. In verschillende experimentele studies is dit verband aangetoond (*Tilman et al., 2001; Tilman et al., 1996, Hooper et al., 2005*). Voor de teelt van gewassen is productiviteit natuurlijk van groot belang en wordt dit bewerkstelligd met kunstmest en bestrijdingsmiddelen. Wel worden gewassen geteeld in monoculturen, waarin bijna geen diversiteit is en wat haaks staat op deze theorie en het verband gevonden in de studie van Tilman. Wat nou als er op één akker meerdere soorten zouden worden geteeld, dus in polycultuur? In deze studie zal worden gekeken naar de mogelijkheden die een hogere diversiteit de akkerbouw te bieden heeft, door;

- Te onderzoeken of het diversiteit-productiviteit verband kan worden gebruikt voor hogere opbrengsten in de akkerbouw en;
- Onderzoeken of deze hogere productiviteit kan worden bewerkstelligd met een lager gebruik van kunstmest en bestrijdingsmiddelen.

In deze studie zal niet gekeken worden naar specifieke combinaties van gewassen in polycultuur, maar naar de onderliggende mechanismen, die optreden in polycultuur, die kunnen bijdragen aan

een hogere opbrengst, lager kunstmest en bestrijdingsmiddelen gebruik.

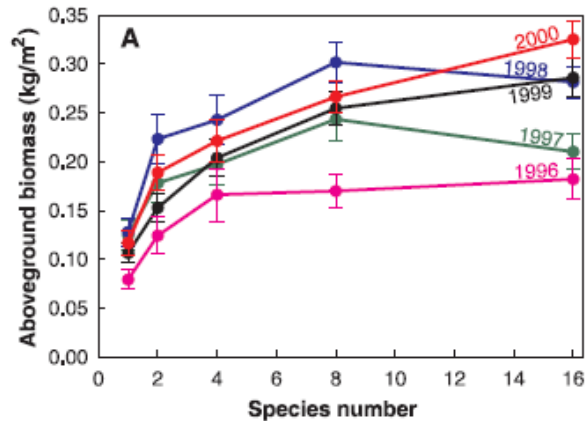
Voor de goede orde; diversiteit kan ten eerste slaan op de diversiteit van de gewassen die de agrariër kiest te verbouwen (de geplande diversiteit), op de diversiteit die deze gekozen diversiteit met zich mee brengt (de geassocieerde diversiteit) of op de diversiteit die zich niet op de akker zelf bevindt, maar in de omliggende gebieden. Ten tweede kan diversiteit van toepassing zijn op het aantal soorten (inter-soortelijke diversiteit) of op de diversiteit binnen soorten, de variatie van het aantal fenotypes en genotypen (intra-soortelijke diversiteit of variatie). Als laatste is er de ordening van de verschillende vormen van diversiteit in de ruimte en in de tijd.

Diversiteit & Productiviteit

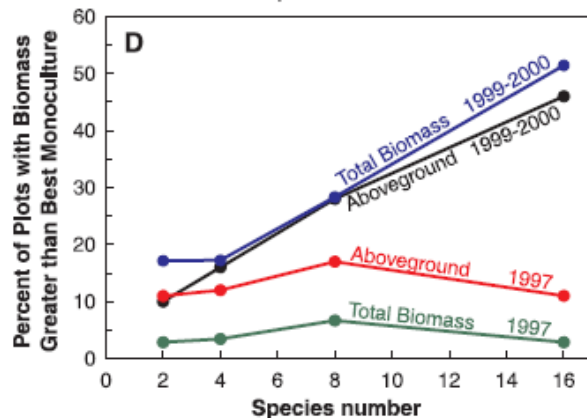
Als voorbeeld een korte beschrijving van het experiment van Tilman et al. dat werd gepubliceerd in 2001. In 1993 werd van een grasland de bestaande vegetatie en de zaadbank in de grond verwijderd. Het nu "schone" land werd ingedeeld in 168 plots van gelijke grootte en ingezaaid met 1, 2, 4, 8 of 16 soorten, random gekozen uit 19 soorten uit 5 functionele groepen. Elke soort werd sowieso in een monocultuur gezaaid, zodat een vergelijking kon worden gemaakt tussen de productie van een soort in mono- en polycultuur. De bedoeling was om, de 7 jaar dat het experiment liep, het met rust te laten zodat effecten van diversiteit op productiviteit op een schaal van jaren kon worden bekeken. Op enkele uitzonderingen na is dit gelukt, zoals in 1994 waar er opnieuw moest worden gezaaid of in 1995, 1996 en 1997 waar de planten extra water kregen in verband met de droogte, die ook het opnieuw inzaaien in 1994 noodzakelijk maakte. In grafiek 1 staat het gevonden verband tussen de soortenrijkdom en de biomassa productie, gemeten in totale bovengrondse biomassa. In grafiek 2 staat het percentage plots weergegeven waarvan de soorten samen in polycultuur een hogere biomassa verkregen dat de hoogst producerende monocultuur. Interessant is dat plots bestaande uit bijvoorbeeld slechts twee soorten meer biomassa produceerden dan deze twee soorten afzonderlijk in monocultuur produceerden, gedeeld door twee, zodat de oppervlakte van de plots weer gelijk is.

Simple Sampling Model

Een eerste verklaring voor het verband tussen diversiteit en productiviteit is dat er helemaal geen verband is, maar dat het gevonden verband puur op toeval berust. Als er in een gebied meer



Grafiek 2. Het verband gevonden in Tilman et al. 2001, tussen diversiteit (het aantal soorten) en de productiviteit (gemeten in de bovengrondse biomassa). De data punten laten het gemiddelde zien +/- de standaarddeviatie.



Grafiek 1. Het percentage van alle plots, naar aantal soorten, die een grotere biomassa hadden dan de monocultuur met de hoogste productie. Het jaar 1999 en 2000 zijn samen genomen en gemiddeld en 1997 niet. (Tilman et al, 2001)

plantensoorten zijn, dan is de kans groter dat er één soort tussen zit met een hoge biomassa productie.

In een homogeen habitat waarin meerdere soorten voorkomen die competitie hebben om slechts één limiterend nutriënt wint uiteindelijk altijd één soort, de soort die het minst van dit nutriënt nodig heeft (Tilman, 1982). Stel er is een plantensoort A, soort A heeft een bepaalde minimum concentratie van dit limiterende nutriënt nodig. Is er te weinig van dit nutriënt, dan kan soort A niet in het habitat leven. Is er wel genoeg van het limiterende nutriënt, dan zal soort A, in monocultuur, de concentratie hiervan reduceren tot de minimum concentratie die soort A nodig heeft van het limiterende nutriënt. Is deze concentratie bereikt, dan kan soort A niet meer verder groeien. Komt er weer wat van het limiterende nutriënt bij, dan kan soort A weer wat groeien. In evenwichtstoestand wordt de biomassa (B) die soort A heeft gegeven door:

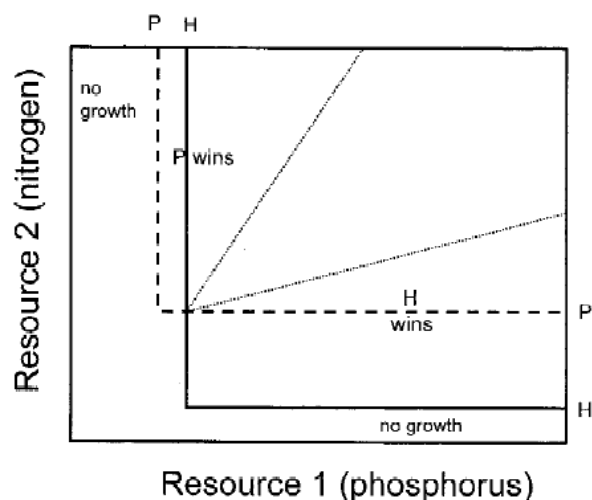
$$B = \alpha Q(S - R_{\text{Soort A}}^*)$$

Waarin α de hoeveelheid van het nutriënt is die per tijdseenheid door de plant wordt opgenomen. $R_{\text{Soort A}}^*$ is de minimum concentratie die soort A nodig heeft om te groeien óf de concentratie waartoe soort A dit nutriënt zal reduceren. Q is de de hoeveelheid van het opgenomen nutriënt dat per tijdseenheid wordt omgezet in biomassa en S is de aanvoer snelheid van het nutriënt. Als er nu ook een soort B aanwezig is, die een lagere minimum concentratie van dit limiterende nutriënt nodig heeft zal deze soort het limiterende nutriënt verder opgebruiken tot zijn eigen R^* waarde. Hierdoor is er voor soort A een tekort aan het nutriënt ontstaan en zal deze soort verdwijnen. Des te meer soorten er in een habitat voorkomen des te groter de kans dat er een soort bij zit met een lage R^* waarde. Deze soort is dus de beste concurrent en daardoor zal de concentratie van het limiterende nutriënt verlaagd worden tot de minimum behoefte van deze soort. Hierdoor zal deze soort uiteindelijk de enige nog aanwezige soort in het habitat zijn en dus de uiteindelijke biomassa en productiviteit bepalen (Tilman et al, 1997).

Dit verklaart echter niet waarom twee soorten, die samen in een polycultuur staan, samen meer biomassa produceren dan deze soorten afzonderlijk doen in een monocultuur. Want, volgens deze theorie zou uiteindelijk één soort verantwoordelijk zijn voor de totale hoeveelheid biomassa. Het waargenomen effect op biomassa door diversiteit zou dan ook alleen een tijdelijk effect zijn, veroorzaakt door de hoge groeisnelheid van een soort die toevallig aanwezig is en dit effect zou moeten verdwijnen als een evenwichtstoestand is bereikt (Huston 1997).

Niche Differentiatie

Planten zijn in hun habitat vaak niet gelimiteerd door slecht één nutriënt, maar vaak door meerdere. Elke plant heeft voor beide nutriënten een andere R^* waarde en is dus een betere concurrent voor bepaalde nutriënten ratio's (Daily, 1995). In een model met meerdere nutriënten kunnen soorten wel naast elkaar voortbestaan en hoeft één soort niet dominant te worden. Stel dat er twee planten zijn; plant P en plan

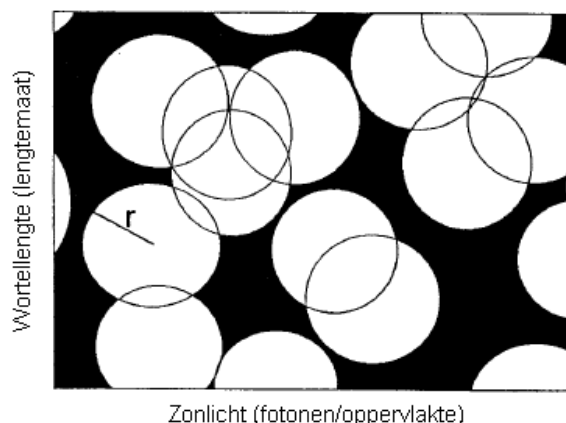


Grafiek 3: Het gebied waarin plant H kan groeien (de solide lijn) en het gebied waarin plant P kan groeien (de dikke gestippelde lijn). De omslaglijnen worden gegeven door de dunne gestippelde lijnen en tussen deze twee lijnen, kunnen de soorten P en H naast elkaar bestaan. (Smith, 2002)

H, die concurreren voor stikstof en fosfor. Elke plant heeft een minimum behoefte voor beide nutriënten, maar ook een omslagpunt, waar in plaats van fosfor, stikstof het limiterende nutriënt wordt of *vice versa*. Langs dit omslagpunt of deze omslaglijn zal een soort de beschikbare nutriënten opmaken totdat de R^* van één van beide bereikt is. Er kan dan nog steeds genoeg van het andere nutriënt zijn, maar dit kan dan niet meer worden gebruikt. In het gebied tussen de twee omslaglijnen, van beide soorten, kunnen deze soorten naast elkaar bestaan (Smith, 2002). Zie grafiek 3.

De vorm waarin gewassen nutriënten opnemen kan verschillen, zo prefereren sommige soorten stikstof in organische vorm en anderen nemen stikstof op in de vorm van NH_4 . (McKane et al., 2002) Samen met de theorie van Smith (2002) verklaard dit, waarom soorten naast elkaar kunnen bestaan.

Planten zijn gedifferentieerd in een groot aantal aspecten, niet alleen in nutriënten gebruik. Planten kunnen, bijvoorbeeld gedifferentieerd zijn in de hoeveelheid licht die zij nodig hebben en in de lengte van de wortels; diep geworteld, oppervlakkig of er tussen in. Elke soort heeft dan een waarde voor wortellengte en zonlicht benodigdheid en “bedekt” zo een gedeelte van het habitat. Een andere soort heeft weer andere waarden en “bedekt” zo een ander gedeelte van het habitat. Elke soort kan dan worden voorgesteld als een cirkel met straal r , waar $2r$ zowel de reikwijdte is voor wortellengte als voor nutriënt gebruik efficiëntie, dit is de niche die deze soort dan invult. Des te meer soorten er dan aanwezig zijn in het habitat, des te groter de oppervlakte van het habitat dat wordt “bedekt”, zie figuur 1 (Tilman, 1997). Een agroecosysteem is een relatief homogeen systeem, met slechts een beperkt aantal niches (Altieri & Nicholls, 2000), door deze niches zo volledig mogelijk te “bedekken” met gewassen, wordt in principe de oppervlakte van een akker vergroot. De belangrijkste factoren van niche differentiatie die potentieel hebben voor de akkerbouw zijn, behalve nutriënten gebruik; wortellengte, zonlicht behoefte en temporale verschillen.



Figuur 1. Hoe meer soorten er in een habitat voorkomen des te groter de kans dat elke niche wordt “bedekt”. Straal r^2 is de waarde die een soort heeft voor een bepaalde factor. (Tilman, 1996)

Plantensoorten verschillen in de manier waarop zij hun wortelsysteem ontwikkelen. Als meerdere soorten met hun wortels verschillende lagen in de grond benutten, dan benutten ze samen een grote portie van de grond. Een grotere portie dan één soort alleen benut, die maar in één laag van de grond zijn wortelsysteem zou ontwikkelen (Willey, 1979). Tevens bepaalt wortellengte in welke laag van de grond planten hun nutriënten en water op kunnen nemen.

Op bepaalde momenten in de tijd verschillen de behoeftes van gewassen aan nutriënten, licht of bijvoorbeeld water (McKane et al., 2002; Willey, 1979). Met de juiste timing kunnen de behoeftes van verschillende planten zodanig op elkaar worden afgestemd, dat concurrentie en niche overlap tot een minimum worden beperkt.

Facilitatie

Een plantensoort kan de omgeving zodanig beïnvloeden dat een andere soort daar voordeel van ondervindt; de ene soort faciliteert de andere soort.

Facilitatie & Competitie

Als er sprake is van facilitaire relatie tussen twee soorten, is er vaak ook sprake van concurrentie. Stel een soort faciliteert een andere. In een situatie waar er weinig individuen van de faciliterende soort zijn per soort die het voordeel van de facilitatie ontvangt, dan is het voordeel voor die ontvangende soort gering. Zijn er veel faciliterende individuen per ontvangend individu, dan zal het effect van facilitatie op den duur verzadigd raken; een extra faciliterend individu zal het positieve effect niet meer verhogen. Dit extra individu kan echter nog wel bijdragen aan de negatieve effecten die het ontvangende individu ontvangt door concurrentie. Er is dus een optimum voor de hoeveelheid facilitatie gevende individuen per facilitatie ontvangende individuen, waar het verschil tussen facilitatie en competitie maximaal is (*Vandermeer, 1998*). Waar dit optimum ligt is sterk afhankelijk van de soorten en de omgeving. Facilitatie kan samen met niche differentiatie de verklaring geven voor het feit dat soorten gezamenlijk in polycultuur een hogere productiviteit kunnen hebben dan in monocultuur.

Diversiteit & Ziektes

In China zijn goede resultaten behaald door verschillende genotypen van een gewas op een akker te kweken. Een van de grootste experimenten die dit deed, was met rijst en gepoogd werd de pathogeen *Magnaporthe grisea* te bestrijden. In het eerste jaar besloeg het experiment 812 hectare en dit werd uitgebreid tot 3342 hectare in het tweede jaar. Op de akkers werden genotypen die vatbaar zijn voor de ziekte en immune genotypen rij om rij gezaaid. De hoeveelheid geoogste rijst nam toe met 89%, doordat *Magnaporthe grisea* nagenoeg verdween en bestrijdingsmiddelen hoefden niet meer te worden gebruikt (*Zhu et al., 2000*).

Bovenstaand resultaat kan worden verklaard doordat de dispersiesnelheid en de groeisnelheid van de pathogeen werden beperkt. Door de hogere diversiteit is de afstand tussen de verschillende genotypen groter geworden, dus de oppervlakte waarop alleen hetzelfde genotype groeit (GUA), is kleiner geworden (*Newton et al., 2009*). De verspreiding van pathogenen werd dus vertraagd, hierdoor is de kans ook groter dat er meerdere genetische variaties van het pathogeen, in het gebied waar één genotype van het vatbare gewas groeit, aanwezig zijn (*Xu & Ridout, 2000*). De genetische variatie binnen de pathogenen populatie is positief gerelateerd aan een daling in de ernstigheid van de ziekte in het gewas (*Dileone & Mundt, 1994*). Een verklaring voor deze daling is, dat het aantal avirulente individuen, in een genetisch diverse pathogeen populatie, toeneemt, deze avirulente individuen kunnen een immuun respons bij een vatbare gastheer in gang zetten (*Finckh & Wolfe, 2006*).

Als laatste kunnen verschillen in het micro-klimaat, veroorzaakt door de diversiteit, voor een reductie in de ziekte zorgen. Door andere groeisnelheden, ontstaan verschillen in lengte van de gewassen op een akker. Deze lengteverschillen zorgen voor schaduw, variaties in temperatuur en luchtvochtigheid (*Zhu et al., 2000*).

Diversiteit & Insecten

In een literatuurstudie dat 150 onderzoeken over effecten van diversiteit in agroecosysteem op de talrijkheid van schadelijke insecten. Totaal werden 198 insecten soorten onderzocht, 53% van deze soorten was minder talrijk in de agroecosystemen met hoge diversiteit en slechts 18% van de insecten soorten was talrijker in deze systemen (*Risch, 1983*).

Geassocieerde verdediging is hiervoor wellicht een verklaring, dit is de bescherming tegen herbivoren die een plant ondervindt als deze wordt omgeven door genetisch of taxonomisch verschillende planten. (Finckh & Wolfe, 2006) Dit kan fysiek, door een barriere te vormen. Een barriere van immune planten of van planten die de gevoelige plant afdekken (Hay, 1986). Behalve fysiek, kan een plant bescherming bieden aan anderen door te zorgen voor visuele, geur- en smaakverwarring, waardoor een plant minder opvalt en moeilijker te vinden is voor het insect. (Pfister & Hay, 1988; Parmesan, 1990)

Een soort kan de omgeving zodanig veranderen, dat de natuurlijke vijanden van de plantenetende insecten worden bevoordeeld (Anil et al., 1998). In een meer diverse en dus complexere omgeving worden generalistische predatoren en parasieten groter in getale, omdat de diversiteit van de prooidieren groter is, er meer alternatieve voedingsbronnen aanwezig zijn en er een grotere verscheidenheid aan micro-habitats is. Gespecialiseerde natuurlijke vijanden zullen meer prooidieren vinden, deze zullen minder snel uitsterven in het habitat, omdat deze in een complexere omgeving makkelijker kunnen ontsnappen (Finckh & Wolfe, 2006).

Diversiteit & Onkruid

De groei van onkruid kan op een akker waarop meerdere soorten groeien, kan worden onderdrukt. Liebman & Dyck (1993) keken naar vierenvijftig studies en vonden dat in zevenenveertig gevallen; het onkruid significant minder biomassa produceerde op een akker waarop twee gewassen staan, dan op een akker waar één van de twee soorten groeit. Dus het mengsel van gewassen deed het beter dan tenminste één van de delen. De biomassa van het onkruid is dus eerder een gemiddelde van het geheel en de delen, dan dat het geheel (de gewassen in polycultuur) het onkruid beter onderdrukten dan de delen (de gewassen in monocultuur) samen. Niche differentiatie is hiervoor een verklaring; er is een kans dat de niche van het onkruid overlapt met de niche van tenminste één van beide gewassen. Concurrentie zal er dan voor zorgen dat het onkruid en het gewas minder biomassa ontwikkelen.

Diversiteit & Nutriënten

Vlinderbloemigen zijn in staat stikstof uit de lucht te fixeren en zo brengen ze extra stikstof in de nutriënten kringloop door dood plantenmateriaal. Dit duurt wel lang en waarschijnlijk zouden andere planten hiervan pas het volgende jaar, dus de volgende oogst, kunnen profiteren. Een mechanisme dat sneller is, is deze. De wortels van stikstof fixerende soorten geven stikstof af, dat vervolgens wordt afgezet in de rhizosfeer, waar een andere plant het stikstof kan opnemen. (Jensen, 1999)

Mycorrhiza zijn schimmels die in symbiose leven met planten en doorgaands worden suikers van de plant "geruild" voor fosfor en vaak ook stikstof, dat voor de mycorrhiza makkelijker is op te nemen. Één mycorrhiza kan meerdere planten infecteren en zo een ondergronds netwerk maken, dat meerdere planten met elkaar verbindt. Zo kan fosfor tussen planten worden getransporteerd van bijvoorbeeld een fosforefficiënte soort naar een fosforinefficiënte soort (Newman & Ritz, 1986). Een ander mechanisme waarmee fosfor getransporteerd kan worden is via de rhizosfeer. Fosforefficiënte soorten maken de grond zuurder, wat de beschikbaarheid van onopgeloste anorganische fosfor vergroot (Li et al., 2007). Vergelijkbare mechanismen voor diffusie van nutriënten via de rhizosfeer zijn waargenomen voor ijzer (Zhang & Li, 2002) en voor kalium (Morris & Garrity, 1993).

Bomen (of Grote Planten in het Algemeen)

Een vorm van nutriënten facilitatie wordt veroorzaakt door dood plantenmateriaal dat wordt afgebroken en weer wordt opgenomen door andere planten. Als dit plantenmateriaal afkomstig is

van bomen, die diep wortelen, kunnen deze, nutriënten weer in de kringloop brengen die anders, als er alleen maar oppervlakkig wortelende soorten groeien, “verloren” gaan. (Callaway, 1995)

Bomen hebben nog een ander voordeel, door de beschikbare hoeveelheid water te verhogen. Ze hebben toegang tot water, waar planten met een oppervlakkig wortelstelsel dit niet hebben. Deze diep gewortelde planten brengen het water omhoog door middel van hydraulische lift. Oppervlakkiger gelegen wortels van de boom brengen dit water dan weer in de grond, zodat planten met alleen oppervlakkige wortels er toegang tot krijgen (Dawson, 1993). Verder zorgen bomen voor schaduw en kunnen zo zaailingen en kleinere planten beschermen tegen schommelingen in de temperatuur en waterverlies reduceren (Callaway, 1995). Als laatste veranderen bomen de grond zodanig dat er meer water wordt vastgehouden en dit water niet dieper wegzakt. Deze verandering komt, onder andere, door de wortels van planten die de structuur van de grond veranderen en door een verhoging van de biomassa in de grond, door dood plantenafval, dat meer water kan vasthouden. (Joffre & Rambal, 1988)

Discussie

Opbrengst

Het lijkt mogelijk door middel van complementerende soorten een hogere opbrengst op een akker te verkrijgen. Zelfs in een hoog input systeem waarin veel kunstmest wordt gebruikt. Een voorbeeld is de teelt van twee variaties van hetzelfde gewas die verschillen in wortellengte. Nutriënten onbereikbaar voor de variant met oppervlakkige wortels zijn dan wel bereikbaar voor de variant die diep wortelt. Van belang is hier de ruimtelijke ordening waarin deze varianten worden gezaaid. Ideaal is natuurlijk dat er totaal geen overlap is tussen de wortelsystemen van de variaties en dus geen ondergrondse competitie.

Momenteel worden er meerdere systemen gebruikt om meerdere soorten of varianten van een soort op één akker te kweken; het zogenaamde intercropping:

Gemengde intercrops: de soorten of varianten worden totaal door elkaar heen gezaaid, zo worden interacties tussen hen gemaximaliseerd, maar zijn niet meer afzonderlijk te onderhouden.

Rij intercrops: soorten of varianten worden om en om in rijen gepoot/gezaaid, wat onderhoud makkelijker maakt, maar het aantal interacties beperkt.

Strip intercrops: soorten of varianten worden in brede stroken gepoot, bestaande uit meerdere planten van dezelfde soort of variant naast elkaar. Dit maakt onderhoud makkelijk, maar alleen de buitenste planten van elke soort of variant hebben interacties met de andere soort of variant.

Plot intercrops: De akker wordt verdeeld in gelijke blokken of vierkanten en hierin groeit één soort of variant. Dit biedt weinig ruimte voor plant-plant interacties (Finckh & Wolfe, 2006).

Afhankelijk van de wortelgroei van de soorten is één methode van intercropping het beste. Stel dat dit gemengde intercropping is, omdat dan elke soort omgeven is door zoveel mogelijk van de andere soort, wat ondergrondse competitie beperkt. Wellicht leidt dit tot meer competitie om licht, wat het positieve effect weer te niet zou doen. Dit kan worden opgelost door een soort te planten, die niet interfereert met wortelgroei en weinig licht nodig heeft voor zijn groei. Lichtbehoefte is echter vaak een trade-off tussen groeisnelheid in het licht en overlevingskansen in de schaduw. (Silvertown, 2004) Een soort in de schaduw zal het daarom minder biomassa produceren, dan een functioneel gelijke soort, die in het volle licht groeit.

Het lijkt dus moeilijk om een systeem zo te creëren waarin soorten niet concurreren. Op een akker met intercrops spelen twee soorten competitie een rol; concurrentie binnen en tussen genotypen (Jolliffe et al., 1984). Als de competitie binnen genotypen groter is dan die tussen genotypen, is er

sprake van een netto positief effect. Want, competitie met een individu van een ander genotype is minder, dus hoe meer individuen van het andere genotype, hoe lager de competitie druk (*Finckh & Wolfe, 2006*).

Kunstmest

Als vlinderbloemigen (stikstof fixerende soorten) op één akker worden geteeld met andere gewassen kunnen deze stikstof (N) leveren, voor de andere gewassen. Hierdoor hoeft er minder stikstof te worden toegevoegd aan het systeem in de vorm van kunstmest. Echter, hoe meer stikstof al in de bodem aanwezig is, hoe minder stikstof deze vlinderbloemigen fixeren (*Anil et al., 1998*). Er is dus een bepaalde limiet, waarna vlinderbloemigen helemaal geen stikstof meer fixeren. Onder optimale omstandigheden kan de fixatie van stikstof oplopen van 300 kg. N per hectare voor *Cajanus cajan* en *Arachnis hypogaea* tot 635 kg. N per hectare voor *Glycine max* (*Peoples et al., 1995*). Het verband tussen de hoeveelheid stikstof in de grond en de hoeveelheid gefixeerde stikstof is asymptotisch, hierdoor zal de bijdrage van vlinderbloemigen al ver voor deze limiet niet meer noemenswaardig zijn (*Peoples et al., 1995*). Jaarlijkse opnames van veel landbouwgewassen voor stikstof liggen rond de 100-160 kg. N per hectare, een zelfde hoeveelheid als jaarlijks wordt toegevoegd met kunstmest. Het gefixeerde stikstof kan via diffusie uit de wortels en via mycorrhiza (*Haystead et al., 1988*) naar het gewas worden getransporteerd. Via dit mechanisme worden geen grote hoeveelheden stikstof getransporteerd (*Anil et al., 1998*) en het is daarom onzeker of vlinderbloemigen alleen zo voldoende stikstof kunnen bijdragen voor een goede groei van het gewas.

Behalve diffusie van stikstof is transport van fosfor, kalium en ijzer tussen gewassen mogelijk. Fosfor transport heeft op fosfor arme grond een bewezen positief effect voor biomassa productie (*Li et al., 2007*). Dit zal in nutriënten rijke grond niet tot een grotere biomassa productie leiden, de diffusie zorgt namelijk voor een “eerlijkere” verdeling van de nutriënten naar behoefte. In een systeem met homogeen verdeelde nutriënten, waarop een gewas groeit dat weinig nutriënten nodig heeft en een gewas dat veel nutriënten nodig heeft, kan dit leiden tot minder kunstmest gebruik, omdat nutriënten tussen de gewassen getransporteerd worden. Hetzelfde effect zou ook bereikt kunnen worden door elke soort apart kunstmest toe te dienen, een “eerlijkere” verdeling is dan immers niet meer nodig.

Een speciale rol lijkt te zijn weggelegd voor bomen. Ten eerste omdat, ze toegang hebben tot nutriënten waar gewassen dat niet hebben en zo het weglekken van nutriënten naar aangrenzende gebieden beperken en ze deze opgenomen nutriënten weer aan het agroecosysteem “terug” geven. Ten tweede omdat bomen een belangrijke rol spelen in de beschikbaarheid van water voor de gewassen, wat voornamelijk belangrijk is in periodes van droogte. Nadelen van bomen zijn de grote hoeveelheden licht die worden weggevangen en toegenomen concurrentie op andere gebieden.

Bestrijdingsmiddelen

Bestrijdingsmiddelen worden gebruikt tegen insecten, ziektes en onkruid. Door meerdere gewassen op één akker te groeien lijkt het mogelijk onkruid en dus gebruik van bestrijdingsmiddelen te beperken, doordat tenminste één van de gewassen concurreert met het onkruid. Dit is niet wenselijk, concurrentie moet tot een minimum beperkt worden omdat de opbrengst er anders onder lijdt. Concurrentie kan beperkt worden door niche differentiatie, bijvoorbeeld temporale verschillen in zonlicht behoefte en groeisnelheid. Een mooi voorbeeld waarin dit is toegepast is de teelt van bonen en *Camelina sativa*, een koolsoort, op één akker. Als alleen bonen worden geteeld, is er op een akker een groot gedeelte van de grond onbedekt, dit biedt kansen voor het onkruid. Kool ontwikkelt zich vroeg in het seizoen tot een grote, dichte rozet, waardoor onkruid geen ruimte en licht heeft om te groeien. Aangezien de bonenplant een stuk hoger wordt dan de koolsoort is er tussen deze gewassen weinig competitie om licht (*Finck & Wolfe, 2006*). De koolsoort heeft een

“verstikkend” effect op het onkruid, door de hoge groeisnelheid vroeg in het seizoen, hierdoor is er weinig competitie tussen de kool en het onkruid. Competitie tussen de bonen en het kool is beperkt doordat de kool al vroeg is volgroeid en het dan niet veel meer uitmaakt dat het in de schaduw van de boon staat.

Ook ziektes kunnen beperkt worden door diversiteit. Als eerste is de grootte van het gebied waarop één genotype (GUA) staat van belang omdat die dispersie en groei van pathogenen beïnvloed. Ergens ligt een optimum, tussen een monocultuur (waar de GUA gelijk is aan de oppervlakte van de akker) en een polycultuur waar de GUA gelijk is aan de oppervlakte die één individu beslaat. De optimale GUA is niet bekend en er zijn veel tegenstrijdige onderzoeksresultaten over gepubliceerde, (*Newton et al., 2009*). Al is de consensus wel dat hoe kleiner de GUA, hoe beter de ziekte kan worden tegengegaan (*Zhu et al., 2000*), wat op zich vreemd is, aangezien bij zeer kleine GUA's de dispersiesnelheid van een pathogeen groter wordt. Het barrière effect van aangrenzende GUA's is immers weggevallen. De verklaring moet dan ook wellicht gezocht worden in het feit dat bij zeer kleine GUA's, verschillen in micro-klimaat groter worden. Dit kan pathogenen bestrijden doordat deze onder bepaalde omstandigheden de hoogste groeisnelheid hebben en de plekken waar deze omstandigheden juist zijn worden beperkt door de verschillen in microklimaat. Anderzijds kan het pathogeen juist helpen, doordat er door verschillen in micro-klimaat schuilplaatsen worden gecreëerd waar de omstandigheden wel goed zijn.

Een mechanisme dat beschermt tegen vraat van insecten is geassocieerde verdediging. Het is echter zeer te betwijfelen hoe zinvol dit voor de akkerbouw is. De kans dat een insect een plant niet meer kan vinden, door geur- en visuele verwarring is zelfs in een polycultuur erg gering. Barrière effecten waar de ene de andere plant fysiek beschermt, zal lijden tot veel concurrentie, voornamelijk om licht. Bestrijding van insecten met hun natuurlijke vijanden kan wel succesvol zijn. Om de natuurlijke vijanden te voeden, zal er echter wel altijd een populatie van insecten aanwezig moeten zijn. Met natuurlijke vijanden kan vraat door insecten daarom niet helemaal worden voorkomen, maar wel worden teruggebracht tot een acceptabel niveau. De toegenomen hoeveelheid micro-habitats, kan zowel een onderkomen bieden aan de natuurlijke vijanden als aan de insecten.

Conclusie

Het positieve verband tussen diversiteit en productiviteit biedt perspectieven voor de landbouw. De mechanismen waardoor dit verband wordt veroorzaakt zijn facilitatie en niche differentiatie, deze bestaan op hun beurt weer uit andere mechanismen. Hogere opbrengsten in polycultuur dan in monocultuur zijn mogelijk, als de competitie tussen de gewassen in polycultuur groter is dan de competitie binnen de gewassen in monocultuur. Volgens een soortgelijk mechanisme kan onkruid worden onderdrukt, de kans dat de niche van het onkruid overlapt (of meer overlap vertoont) met één van de gewassen is groter dan in monocultuur. In de bestrijding van insecten en ziektes lijken micro-habitats van groot belang, deze kunnen echter zowel een positief als negatief effect hebben en een bepaald niveau van vraat of ziekte zal altijd getolereerd moeten worden. Vlinderbloemigen kunnen bijdragen aan de hoeveelheid beschikbare stikstof, maar of ze alleen in de behoefte van de andere gewassen kunnen voorzien is twijfelachtig. Bomen kunnen voorkomen dat nutriënten wegsijpelen, wellicht is het een idee om bijvoorbeeld fruitbomen samen te kweken met een laaggroeiend gewas. Kortom; er zijn veel mogelijkheden, maar het is sterk afhankelijk van de soorten die in polycultuur worden geteeld of er een netto positief effect is. Meer onderzoek is nodig naar specifieke combinaties van gewassen en naar micro-habitats. Om tot de hoogste opbrengsten te komen is een soortencombinatie nodig die alle beschreven mechanismen combineert. Niche differentiatie voor de hoge opbrengsten en mechanismen van facilitatie om opbrengst verminderende factoren te beperken.

Referenties

- Altieri, M. A. & Nicholls, C. I., 2000.** Agroecology and the search for a truly sustainable agriculture.
- Anil, L., et al., 1998.** Temperate intercropping of cereals for forage: a review of the potential for growth and utilization with particular reference to the UK. *Grass and Forage Science* 53; 301-317
- Barnett V., Payne, R. & Steiner, R., 1995.** In: Agricultural Sustainability: Economic, Environmental and Statistical Considerations. *Chichester, England.*
- Callaway, R. M., 1995.** Positive interaction among plants. *The Botanical Review* 61(4); 306-349
- Daily, G. C., 1995.** Restoring value to the World's degraded lands. *Science* 269; 350-354
- Dawson, T. E., 1993.** Hydraulic lift and water use by plants – implications for water balance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95; 565-574
- Dileone, J. A. & Mundt, C. C., 1994.** Effects of wheat cultivar mixtures on populations of *Puccinia striiformis* races. *Plant Pathology* 43; 917-930
- Finckh, M. R. & Wolfe, M. S., 2006.** Diversification strategies. In B. M. Cooke et al.: *The Epidemiology of Plant Disease* 269-308
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), 2004.** The future of agriculture depends on biodiversity. <http://www.fao.org/newsroom/en/focus/2004/51102/index.html>
- Hay, M. E., 1986.** Associational plant defenses and the maintenance of species diversity – turning competitors into accomplices. *The American Naturalist* 128(5); 617-641
- Haystead, A. et al., 1988.** Underground transfer of nitrogen between pasture plants infected with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 108(4); 417-423
- Hooper, D. U. & Dukes, J. S., 2004.** Over yielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters* 7; 95-105
- Huston, M. A., 1997.** Hidden treatments in ecological experiments re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110; 449-460
- Jensen, E.S., 1996.** Barley uptake of N deposited in the rhizosphere of associated field pea. *Soil Biology and Biochemistry* 28(2); 159-168
- Joffre, R. & Rambal, S., 1988.** Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Oecologia Plantarum* 9(4); 405-422
- Jolliffe, P. A., Minjas, A. N. & Runeckles, V. C., 1984.** A reinterpretation of yield relationships in replacement series experiments. *Journal of Applied Ecology* 21; 227-243
- Li, L. et al., 2007.** Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *PNAS* 104(27); 11192-11196
- Liebman, M. & Dyck, E., 1993.** Crop rotation and intercropping strategies for weed management. *Ecological Applications* 3(1); 92-122
- McKane, B. B. et al., 2002.** Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature* 415; 68-71
- Newman, E. I. & Ritz, K., 1986.** Evidence on the pathways of phosphorus transfer between vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *The New Phytologist* 104; 77-87
- Newton, A.C., et al., 2009.** Deployment of diversity for enhanced crop function. *Annals of Applied Biology* 154; 309-322
- Morris, R. A. & Garrity, D. P., 1993.** Resource capture and utilization in intercropping non-nitrogen nutrients. *Field crops research* 34; 319-334
- Mundt, C. C. & Browning, J. A., 1985.** Genetic diversity and cereal rust management. In: *The cereal rusts* (2); 527-559. *Academic Press: Orlando*
- Naeem, S., Håkenson, K., Lawton, J. H., Crawley, M. J. & Thompson, L. J., 1996.** Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. *Oikos* 76; 259-264
- Parmesan, C., 2005.** Evidence against plant “appearance” as a constraint on evolution on insect search efficiency (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of insect behavior* 4(4); 417-430
- Peoples, M. B. et al., 1995.** Enhancing legume N₂ fixation through plant and soil management. *Plant and Soil* 174; 83-101

- Pfister, C. A. & Hay, M. E., 1988.** Associational plant refuges – convergent patterns in marine and terrestrial communities result from differing mechanisms. *Oecologia* 77; 118-129
- Risch, S.J., et al., 1983.** Agroecosystems diversity and pest control: Data, tentative conclusions, and new research directions. *Environmental entomology* 12(3); 625-629
- Smith, V. H., 2002.** Effects of resource supplies on the structure and function of microbial communities. *Antonie van Leeuwenhoek* 81; 99-106
- Silvertown, J., 2004.** Plant coexistence and the niche. *Trends in ecology and evolution* 19(11); 605-611
- Tilman, D., 1982.** Resource competition and community structure: monographs in population biology. *Princeton University Press, Princeton*
- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J., 1996.** Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379; 718-720
- Tilman, D., et al., 1997.** Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Ecology* 94; 1857-1861
- Tilman, D. et al., 2001.** Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294; 843-845
- Tilman, D., et al., 2002.** Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418; 671-677
- Waggoner, P. E., 1995.** How much land can ten billion people spare for nature? Does technology make a difference? *Technology in Society* 17(1); 17-34
- Willey, R. W., 1979.** Intercropping its importance and research needs. Part I competition and yield advantages. *Field Crop Abstracts* 32; 1-10
- Vandermeer, J., 1998.** Maximizing crop yield in alley crops. *Agroforestry Systems* 40; 199-206
- VN-Rapport, 1999.** The World at Six Billion.
<http://www.un.org/esa/population/publications/sixbillion/sixbillion.htm>
- Xu, X. M. & Ridout, M. S., 2000.** Stochastic simulation of the spread of race-specific and race-nonspecific aerial fungal pathogens in cultivar mixtures. *Phytopathology* 49; 207-218
- Zhang, F. & Li, L., 2002.** Using competitive and facilitative interactions in intercropping systems enhances crop productivity and nutrient use efficiency. *Plant and Soil* 248; 305-312
- Zhu, Y., et al., 2000.** Genetic diversity and disease control in rice. *Nature* 406; 718-722