

Echinochloa kompensiert Keimlingsverluste durch erhöhte Biomasseproduktion

Echinochloa compensates seedling losses by increased biomass production

Christian Selig*, Friederike de Mol, Bärbel Gerowitt

Phytomedizin, Agrar- und Umweltwissenschaftliche Fakultät, Universität Rostock, 18051 Rostock

*Korrespondierender Autor, christian.selig@uni-rostock.de

DOI 10.5073/jka.2018.458.063



Zusammenfassung

Im Maisanbau ist die Hühnerhirse *Echinochloa crus-galli* (L.) P.Beauv. ein weit verbreitetes Ungras. Herbizidbehandlungen im Keimlingsstadium sind eine übliche Strategie des Unkrautmanagements. In der vorliegenden Studie wurde untersucht, ob i) *E. crus-galli* Variationen der Pflanzendichte über eine höhere Biomasse der Einzelpflanze ausgleichen kann, ii) welchen Einfluss frühe und späte Auflaufzeiträume auf die Biomasseentwicklung der Pflanzen haben, iii) welchen Einfluss Samenprädatoren auf die produzierte Biomasse haben.

Im Sommer 2014 wurden Samen der Hühnerhirse in vier Dichtestufen auf drei Maisfeldern ausgesät. Die Hälfte der Versuchspartellen wurde mit Plastikrahmen vor Samenprädatoren geschützt. In der Vegetationsperiode 2015 sind keimende Hirsen nach Auflaufzeitraum markiert worden. Im Herbst 2015 lagen sechs Kohorten vor. Samenbildende Pflanzen dieser Kohorten wurden geerntet und die durchschnittliche Biomasse pro Pflanze bestimmt.

Weniger Pflanzen führten kaum zu einer Verringerung der Biomasse pro Fläche. Mit einem linearen gemischten Modell wurde gezeigt, dass niedrige Pflanzendichten durch eine erhöhte Biomasse der Einzelpflanze ausgeglichen wurden. Höhere Aussaatdichten und späte Auflaufzeiträume verringerten die maximal erreichbare Biomasse pro Einzelpflanze, veränderten aber nicht den unterkompensierenden Verlauf der Biomasse in Bezug zur Pflanzendichte. Der Verlust von Samen durch samenfressende Tiere führte zu einer leichten Erhöhung der Biomasse der Einzelpflanzen.

Die Ergebnisse sprechen für ein arttypisches Muster, dass in Managementstrategien beachtet werden sollte.

Stichwörter: Dichteabhängigkeit, Hühnerhirse, Keimsaison, Populationsdynamik, Samenprädatoren

Abstract

Echinochloa crus-galli (L.) P. Beauv. (barnyardgrass) is a widespread weed in maize cultivation. Herbicide application at seedling stage is a common weed management practice. The aims of this study are: i) can *E. crus-galli* compensate variations in plant density by increased per plant biomass, ii) the influence of early and late emergence on biomass of plants and iii) the influence of seed predators on plant biomass.

In summer 2014 seeds of barnyardgrass were seeded in four densities in maize fields. Half of the plots were protected from seed predators by plastic frames. In 2015 emerging seedlings were marked in accordance to their germination period. That leads to six cohorts in autumn 2015. Seed producing plants of these cohorts were harvested and mean biomass per plant was estimated.

Lower plant numbers had a minor impact on biomass per area. A linear mixed model indicated that low plant densities were compensated by higher biomass per plant. High seed densities and late germination periods reduced the maximum biomass per plant but did not alter the undercompensating trend in biomass per plant density. Loss of seeds by seed predators led to small increases in plant biomass.

Results indicate the existence of a species specific pattern that needs to be integrated into weed management strategies.

Keywords: Barnyard grass, density dependence, germination periods, population dynamics, seed predation

Einleitung

Die Gemeine Hühnerhirse (*Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv.) ist ein weltweit verbreitetes Ungras (MAUN und BARRETT, 1986). In Deutschland ist sie besonders im Maisanbau verbreitet, wo sie auf etwa der Hälfte aller Felder vorkommt (DE MOL et al., 2015). Als Sommerannuelle durchläuft sie ihren Lebenszyklus in Mittel- und Nordeuropa parallel zum Mais. Dabei kann sie über einen langen Zeitraum des Maiswachstums keimen und erfolgreich Samen bilden (TRAVLOS et al., 2011).

Insbesondere frühe Auflaufzeiträume führen dabei zu hohen Biomassen (TRAVLOS et al., 2011), die mit hohem Konkurrenzdruck auf die Kultur verbunden sind. Hühnerhirse wird immer häufiger zu einem Problem im Unkrautmanagement, insbesondere durch auftretende Herbizidresistenzen (BAJWA et al., 2015).

Generell gilt, dass die Dichte eines Pflanzenbestandes erheblichen Einfluss auf das Wachstum seiner Individuen hat (KIRA et al., 1953). Die Biomasse der Einzelpflanze ist ein häufig genutzter Parameter zur Darstellung von Ertrags-Dichte-Reaktionen (KIRA et al., 1953; HARPER, 1977; WATKINSON, 1980). Pflanzenbestände reagieren in der Regel mit einer Reduktion der individuellen Pflanzenmasse auf eine Erhöhung der Pflanzendichte (dichteabhängige Biomassereduktion), sobald Konkurrenz eintritt. Wie stark die Einzelpflanzenbiomasse bei hoher Dichte reduziert wird, ist art- und populationspezifisch. Die Hühnerhirse zeigt hierbei eine hohe phänotypische Plastizität (NORRIS (1992).

Für den Ackerbau stellt sich die Frage, ob Hühnerhirseverunkrautung mit geringen Dichten zu niedriger Hühnerhirsenbiomasse auf der Fläche führt, oder ob geringe Dichten durch erhöhte Biomasseproduktion der Einzelpflanzen kompensiert werden, so dass die Konkurrenz gegenüber der Kultur erhalten bleibt. Dabei können niedrige Pflanzendichten sowohl durch ein geringes Vorkommen in der Samenbank wie auch durch Samenprädation verursacht sein. Samenprädatoren wie Käfer und Mäuse können einen erheblichen Anteil Samen im Feld fressen und damit der Population entziehen (WESTERMAN et al., 2003).

Um die Auswirkungen der Ausgangssamendichte, der Samenverluste durch Samenfresser und des Auflaufzeitraums der Hühnerhirse auf ihre Biomasseakkumulation zu ermitteln, wurden in Nordostdeutschland auf drei Maisfeldern identische Feldversuche angelegt. Wir untersuchten die Biomasse der Population und der Einzelpflanzen. Insbesondere fragten wir nach der Kompensationsfähigkeit der Hühnerhirse durch Biomasseproduktion.

Material und Methoden

Der Versuch wurde auf drei Feldern in Mecklenburg-Vorpommern durchgeführt. Alle Felder wurden seit mindestens drei Jahren mit einer Mais Selbstfolge ohne wendende Bodenbearbeitung bewirtschaftet. Die vorherrschenden Bodenarten waren Sand, lehmiger Sand und sandiger Lehm. In jedem Feld wurden sechs Blöcke von 10 x 13,5 m mit je 12 Versuchspartzellen (1,5 x 1,5 m) angelegt. Die Hälfte der Partzellen wurde durch 60 cm hohe Plastikrahmen vor dem Eindringen von samenfressenden Organismen (Samenprädatoren) geschützt. Im August 2014 wurden Samen der Hühnerhirse (*Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv.) randomisiert in vier Aussaatdichten (300, 600, 1200 und 2400 Samen m⁻²) in den Partzellen ausgebracht. Die Dichtestufen simulierten unterschiedliches Vorkommen in der Bodensamenbank. Jeweils zwei Partzellen mit und ohne Plastikrahmen pro Block dienten als Kontrollen. Proben der Bodensamenbank vor dem Start des Versuchs zeigten keine bzw. sehr geringe Mengen von Hühnerhirsesamen in der Samenbank. Die Plastikrahmen wurden lediglich zur Maisaussaat für wenige Tage aus den Blöcken entfernt. Herbizidbehandlungen im Frühjahr und Sommer 2015 hatten durch die Wahl des Anwendungszeitpunkts oder des Wirkstoffes keinen Einfluss auf die Hühnerhirse. Der Mais wurde im Mai 2015 ohne zusätzliche Bodenbearbeitung gelegt. Anbaumaßnahmen im Mais wurden ortsüblich durchgeführt.

Ab Auflaufbeginn der Hühnerhirse wurden alle zwei Wochen neue Keimlinge im Kernbereich der Partzellen (0,25 m²) gezählt und mit einem farbigen Zahnstocher markiert. Insgesamt wurden die Keimlinge so in sechs unterschiedlichen Kohorten zusammengefasst. Kohorte 1 wurde am 6. Mai, Kohorte 2 nach der Maisaussaat am 19. Mai erstmalig aufgenommen. Danach folgen Kohorte 3 und 4 jeweils im vierwöchigen Abstand. Kohorte 5 wurde Ende August das erste Mal gezählt, und in Kohorte 6 sind die Pflanzen zusammengefasst, die zur Ernte keiner Kohorte mehr zugeordnet werden konnten. Mitte September wurde auf allen drei Feldern die Hühnerhirse geerntet. Es wurden nur Pflanzen geerntet, die bereits Samen gebildet hatten. Dabei wurden die oberirdischen Pflanzenteile im Ganzen geerntet und nach Kohorten sortiert. Das Material wurde anschließend

bei 60°C getrocknet und die durchschnittliche Biomasse pro Pflanze ohne Infloreszenzen bestimmt.

Der Einfluss der Dichte der Hühnerhirsepflanzen auf die Biomasse pro Pflanze zum Zeitpunkt der Ernte wurde mit einem gemischten linearen Modell beschrieben. Dabei waren Pflanzendichten und Biomassen log-transformiert. Als Kovariablen wurden der Zeitraum des Aufbaus (Kohorten 1 bis 6), die Aussaatdichte der Hirsen in vier Stufen (300, 600, 1200 und 2400 Samen m⁻²), und der Ausschluss von Samenprädatoren (mit bzw. ohne Rahmen) genutzt. Die Felder und die Parzellen im Feld wurden als Zufallsfaktoren betrachtet.

Für die statistischen Auswertungen wurde die Software R mit den Zusatzpaketen lme4 und lmerTest eingesetzt (R CORE TEAM, 2017).

Ergebnisse

Die Kohorten 2, 3 und 4 haben den größten Beitrag zur Biomasse und Anzahl Pflanzen pro Fläche geleistet (Abb. 1).

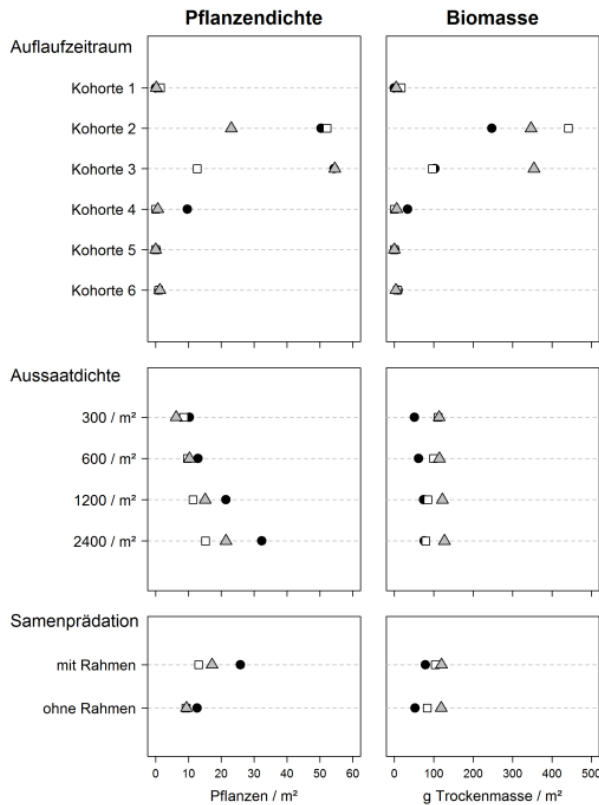


Abb. 1 Hühnerhirsendichte und -trockenmasse für die einzelnen Kohorten (1 – 6), die Aussaatdichten (300 – 2400 Samen / m²) und die Varianten der Samenpräädation (mit bzw. ohne Rahmen). Die Symbole zeigen die Mittelwerte für die drei Felder.

Fig. 1 Density and biomass of barnyardgrass for the different seedling cohorts (1 – 6), the initial seed densities (300 – 2400 seeds / m²) and the seed predation treatment (with and without frame). The symbols show the mean values for each field.

Insgesamt steigt mit höherer Aussaatdichte die Anzahl Pflanzen zum Erntezeitpunkt pro Fläche. Die Biomasse pro Fläche verändert sich jedoch kaum. Der Ausschluss von Prädatoren durch die

Rahmen erhöhte die Pflanzendichte deutlich, während die Biomasse ohne Prädatorenzugang nur wenig anstieg.

Die Ergebnisse des Modells zeigen den Effekt der drei Kovariablen Kohorte, Aussaatdichte und Samenprädation auf die Biomasse pro Pflanze (Tab. 1). Die ANOVA zeigt einen hochsignifikanten Einfluss der Pflanzendichte zur Erntezeit, der Kohorten und der Aussaatdichten auf die Einzelpflanzenbiomasse und einen signifikanten Einfluss des Prädatorenzugangs (Tab. 1). Je früher die Pflanzen aufliefen, umso höher war die maximale Biomasse pro Pflanze zum Erntezeitpunkt. Mehr Pflanzen durch höhere Aussaatdichten verringerten die Biomasse pro Pflanze. In der Variante mit freiem Zugang der Samenprädatoren (ohne Rahmen), war die maximale Biomasse pro Pflanze höher als in der Variante ohne Samenprädation.

Tab. 1 Einfluss von Hühnerhirsendichte zur Biomassenernte, von Kohorten, Prädatorenzugang und Aussaatdichte auf die Biomasse von Hühnerhirs-Einzelpflanzen (log-transformiert) auf drei Feldern. Schätzwerte (Standardfehler) eines Linearen Gemischten Modells mit p-Werten der F-, t- und χ^2 -Statistik. Der Intercept bezieht sich auf Kohorte 1 unter Prädatorenausschluss bei einer Aussaatdichte von 300 Hühnerhirsensamen / m².

Tab. 1 Influence of *Echinochloa crus-galli* density at the time of harvest, of cohorts, predator access and seed densities on biomass of individual *Echinochloa crus-galli* plants (log-transformed) on three fields. Estimates (standard errors) of a linear mixed model with p-values of the F-, t- and χ^2 -statistic. The intercept refers to cohort 1 without predator access at a seeding density of 300 barnyardgrass seeds / m².

Fixe Effekte	p(F)	Faktorstufe	Schätzwert (SE)	p(t)
		Intercept	3,80 (0,27)	5,55e-04 ***
Log(Pflanzen/m ²)	< 2,2e-16 ***	Log(Pflanzen/m ²)	-0,55 (0,03)	< 2,2e-16 ***
Kohorte	< 2,2e-16 ***	Kohorte 2	0,60 (0,12)	2,32e-06 ***
		Kohorte 3	-0,20 (0,12)	1,14e-01
		Kohorte 4	-0,52 (0,13)	9,84e-05 ***
		Kohorte 5	0,11 (0,29)	7,04e-01
		Kohorte 6	-0,25 (0,14)	7,73e-02
Prädatorenzugang	3,20e-02*	mit Prädatoren	0,09 (0,04)	2,85e-02 *
Aussaatdichte	1,30e-09 ***	600 Samen /m ²	-0,11 (0,06)	6,43e-02
		1200 Samen /m ²	-0,21 (0,06)	3,87e-04 ***
		2400 Samen /m ²	-0,40 (0,06)	1,53e-10 ***
Zufallseffekte	p(χ^2)			
Feld	8e-08***			
Parzelle im Feld	2e-02*			

Diese Zusammenhänge waren konstant über die beobachteten Pflanzendichten (Abb. 2a). Abbildung 2b zeigt die Biomasse pro Flächeneinheit, die sich aus der Dichte multipliziert mit der Einzelpflanzenbiomasse ergibt. Kohorte 2 zeigte hier die höchsten Biomassen pro Fläche durch das höchste Einzelpflanzengewicht (Abb. 2a). Die negativen Effekte hoher Aussaatdichten und eines späten Auflaufzeitraums auf die Biomasse werden hier deutlich. Es wurde eine unterkompensierende Dichteabhängigkeit zwischen der Anzahl Pflanzen zum Erntezeitpunkt und der Biomasse pro Pflanze gefunden. Eine Veränderung der Pflanzendichte führte daher nur zu einer geringen Veränderung der Biomasse (Abb. 2b).

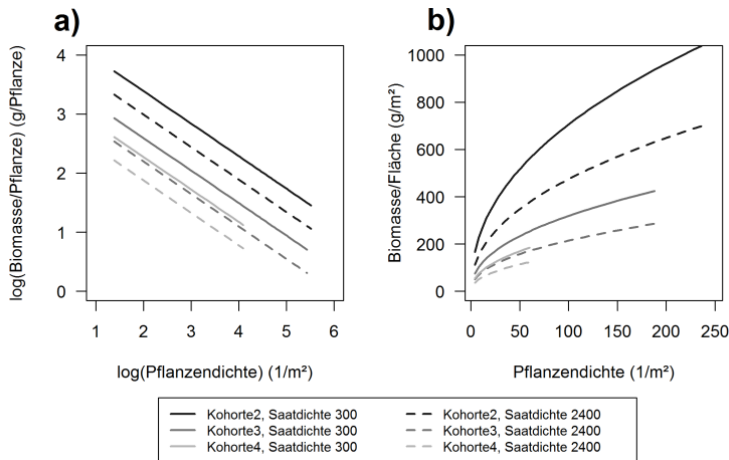


Abb. 2 Geschätzte Biomasse in Abhängigkeit von der Pflanzendichte (Modellparameter siehe Tab. 1). Dargestellt sind die Kohorten mit der höchsten Biomasse (2, 3 und 4) in der niedrigsten (300 Samen / m²) und höchsten (2400 Samen / m²) Aussaatdichte, mit Prädatorenzugang. a) Biomasse der Einzelpflanze. Die Steigung der Geraden entspricht dem Schätzwert der Pflanzen in Tab. 1. b) Biomasse pro Fläche (rücktransformierte Werte). Kurven nur im Bereich gezählter Pflanzendichten (keine Extrapolation).

Fig. 2 Estimation of biomass plotted against plant density (model parameter from Tab. 1). Shown are the cohorts with the highest biomass (2, 3 and 4) in the lowest (300 seeds / m²) and highest (2400 seeds / m²) density, with seed predator access. a) Biomass of the single plant. The slope of the graph is the estimate of plants in Tab. 1. b) Biomass per area (back transformed values). Graphs represent only the range of the observed plant densities (no extrapolation).

Diskussion

Von Ende Mai bis Anfang Juni sowie von Mitte Juni bis Ende Juni keimte der Großteil der gefundenen Pflanzen. Diese Pflanzen hatten zum Erntezeitpunkt auch die meiste Biomasse gebildet. Der Zeitraum Mai und Juni hatte damit eine besondere Bedeutung für das Unkrautmanagement. Allerdings zeigten sich sowohl bei der Pflanzendichte als auch bei der Biomasse feldspezifische Unterschiede und sowohl in der Hauptkeimzeit als auch in der Anzahl Pflanzen pro Auflaufwellen. Das bedeutet, dass auch innerhalb der relativ kleinen Region Nordostdeutschlands keine generellen Bekämpfungsempfehlungen gegeben werden können, sondern dass das Erscheinen der Hühnerhirse beobachtet werden muss, um sinnvolle Bekämpfungsentscheidungen zu treffen.

Dass die Biomasse im Vergleich zur Pflanzendichte für verschiedene Aussaatdichten und unterschiedlichen Prädatorenzugang ähnlicher war, zeigt die Kompensationsmöglichkeit der Hühnerhirse. Im Modell wird die Kompensation der Pflanzendichten durch Biomasse durch den Schätzwert für die Variable $\log(\text{Pflanzen/m}^2)$ in Zahlen ausgedrückt. Würde die Gesamtbiomasse pro Fläche unabhängig von der Pflanzendichte sein, die Biomasse also die Dichte vollständig kompensieren, läge dieser Schätzwert bei -1. Ein unterkompensatorischer Effekt, wie hier ermittelt, bedeutet für das Unkrautmanagement, dass eine Reduktion der Dichten im Sinne einer Konkurrenzmindering für die Kultur sehr wohl erfolgreich ist – allerdings nicht in dem Maße, wie Hühnerhirsenpflanzen vernichtet werden.

Dass ein früher Auflaufzeitraum einen positiven Effekt auf die maximale Biomasse pro Pflanze von *E. crus-galli* hat, zeigten auch BARRETT und WILSON (1981). Ein früher Auflaufzeitraum ermöglicht der Pflanze einen Vorteil gegenüber anderen, später auflaufenden Pflanzen. Auf der Agrarfläche beinhaltet das auch die Konkurrenz zur Feldfrucht. Je später die Hirse keimt, umso weniger Biomasse bildet sie. Dieser Effekt zeigt sich auch bei hohen Aussaatdichten. Die Reduktion der

maximalen Biomasse zum Erntezeitpunkt in den Kohorten und den Aussaatdichten kann auf eine generelle Zunahme inter- und intraspezifischer Konkurrenz zurückgeführt werden, die zu einer Begrenzung der individuellen Biomasse führt (NORRIS et al., 2001). Eine hohe Startdichte von Hühnerhirsepflanzen im Frühjahr bringt daher nur eine geringfügige Steigerung der Biomasse pro Fläche. Da alle in die Auswertung einbezogenen Pflanzen Samen gebildet haben und damit ontogenetisch auf der selben Stufe waren, ist aber auch eine Verlagerung der Pflanzenentwicklung von der Biomasseakkumulation hin zu einer beschleunigten Blüten- bzw. Fruchtausbildung denkbar (SULTAN, 2000). Dies könnte sowohl für die Reaktion auf hohe Pflanzendichten, speziell aber für die unterschiedlichen Auflaufzeiträume gelten.

Der Ausschluss von Samenprädatoren durch die Plastikrahmen hat dazu geführt, dass innerhalb der Rahmen deutlich mehr Pflanzen vorhanden waren als in den Parzellen ohne Rahmen. Die Samenprädatoren haben demnach die Anzahl Samen in den offenen Parzellen reduziert. Durch verringerten Keimlingsaufwuchs hatten auch späte Kohorten geringere innerartliche Konkurrenz. Das Modell zeigt hier eine leicht erhöhte Biomasse pro Pflanze in der Variante ohne Rahmen. Wie in den unterschiedlichen Aussaatdichten wird auch hier die höhere Anzahl Pflanzen durch die Biomasse-Dichte-Reaktion ausgeglichen. Dadurch entsprechen die Biomassen pro Fläche einander in den beiden Varianten. Der Verlust von Samen und damit von Pflanzen durch Samenprädatoren hat somit auf die gebildete Biomasse pro m² kaum Einfluss.

Generell hatte der Auflaufzeitraum einen größeren Effekt auf die Biomasse der Einzelpflanzen als die Aussaatdichte. Die Länge des Vegetationszeitraums spielt damit trotz aller Plastizität der Art eine erhebliche Rolle in der Populationsentwicklung.

Der Zusammenhang zwischen Biomasse und der Menge gebildeter Samen wird in dieser Studie nicht erfasst. Die Frage drängt sich aber auf, da andere Studien auch einen Zusammenhang zwischen hoher vegetativer Masse und hoher reproduzierender Masse, also Samen, sehen (THOMPSON et al., 1991). Sollte ein solcher Zusammenhang für die Hühnerhirse bestehen, könnte es sein, dass wenige, früh auflaufende Individuen mehr Samen produzieren als viele spät keimende (BOSNIC und SWANTON, 1997; TRAVLOS et al., 2011).

Aus diesen Ergebnissen ergibt sich, dass Pflanzenverluste in der Population durch eine höhere Biomasse pro Pflanze nahezu ausgeglichen werden. In den getesteten Aussaatdichten, die in Anbetracht der Samenproduktion von *E. crus-galli* (VAN ACKER, 2009) eher gering erscheinen, zeigt sich eine hohe Plastizität der Einzelpflanzen. Eine nachhaltige Reduzierung der Biomasse muss daher einen Erfolg pro Pflanze erbringen. Eine Kontrollstrategie muss die Fähigkeit der Einzelpflanzen mindern, Individuenverluste in der Population auszugleichen. Dies gilt insbesondere für die zwei in diesem Experiment besonders individuenstarken und Biomasse bringenden Kohorten von Mitte Mai bis Ende Juni.

Danksagung

Das Projekt „Testing for the weed control potential of seed predators in agroecosystems“ WE 5040/2-1 wurde von der DFG gefördert. Großer Dank gilt Dr. Paula Westerman als Betreuerin und Heike Pannwitt als Kollegin in dem Projekt. Ebenso danken wir den beteiligten Landwirten für die Möglichkeit, auf ihren Feldern zu arbeiten. Schließlich bedanken wir uns bei den vielen Helfern, ohne die die umfangreichen Feldarbeiten nicht möglich gewesen wären.

Literatur

- BAJWA, A.A., K. JABRAN, M. SHAHID, H.H. ALI, B. CHAUHAN und S. EHSANULLAH, 2015: Eco-biology and management of *Echinochloa crus-galli*. *Crop Protection* **75**, 151–162.
- BARRETT, C. H. und B.F. WILSON, 1981: Colonizing ability in the *Echinochloa crus-galli* complex (barnyard grass). I. Variation in life history. *Canadian Journal of Botany* **59**, 1844–1860.
- BOSNIC, A.C. und C. J. SWANTON, 1997: Influence of barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) time of emergence and density on corn (*Zea mays*). *Weed Science* **45** (2), 276–282.
- DE MOL, F., C. VON REDWITZ und B. GEROWITT, 2015: Weed species composition of maize fields in Germany is influenced by site and crop sequence. *Weed Research* **55**, 574–585.

HARPER: Population biology of plants. London. Academic Press, 892 S.

KIRA, T., H. OGAWA und N. SAKAZAKI, 1953: Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-yield-density interrelationship in regularly dispersed populations. Journal of the Institute of Polytechnics **D4**, 1–16.

MAUN, M. A. und S. C. H. BARRETT, 1986: The biology of canadian weeds: 77. *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. Canadian Journal of Plant Science **66**, 739–759.

NORRIS, R.F., 1992: Relationship between inflorescence size and seed production in barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*). Weed Science **40** (1), 74–78.

NORRIS, R.F., C.L. ELMORE, M. REJMÁNEK und W.C. AKEY, 2001: Spatial arrangement, density, and competition between barnyardgrass and tomato. Weed Science **49** (1), 69–76.

R CORE TEAM, 2017: R: A Language and Environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

SULTAN, S.E., 2000: Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. Trends in Plant Science **5** (12), 537–542.

THOMPSON, B.K., J. WEINER und S.I. WARWICK, 1991: Size-dependent reproductive output in agricultural weeds. Canadian Journal of Botany **69**, 442–446.

TRAVLOS, I.S., G. ECONOMOU und P.J. KANATAS, 2011: Corn and barnyardgrass competition as influenced by relative time of weed emergence and corn hybrid. Agronomy Journal **103** (1), 1–6.

VAN ACKER, R.C., 2009: Weed biology serves practical weed management. Weed Research **49**, 1–5.

WATKINSON, A.R., 1980: Density-dependence in single-species populations of plants. Journal of Theoretical Biology **83**, 345–357.

WESTERMAN, P.R., J.S. WES, M.J. KROFF und W. VAN DER WERF, 2003: Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. Journal of Applied Ecology **40**, 824–836.